

ISSN 1996–1499

2019 №3



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова
Российской Академии Наук

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор
академик РАН *Дгебуадзе Юрий Юлианович*
Заместитель главного редактора
д.б.н., *Петросян Варос Гарегинович*
Ответственный секретарь
к.б.н., *Дергунова Наталья Николаевна*

Редакционная коллегия

к.б.н., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С., д.б.н., Косой М.Ю.,
д.б.н., Краснов Б.Р., 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.,
д.б.н. Ричардсон Дэвид, к.б.н., Слынько Ю.В., д.б.н., Телеш И.В., к.б.н., Фенева И.Ю.,
к.б.н., Хляп Л.А., д.б.н., Чжибинь Чжан, д.б.н., Шиганова Т.А., д.б.н., Щербина Г.Х.

Тематика журнала

Теоретические вопросы биологических инвазий (теория, моделирование, результаты наблюдений и экспериментов): инвазионные коридоры, векторы инвазий, адаптации видов–вселенцев, уязвимость аборигенных экосистем, оценка риска инвазий, генетические, экологические, биологические, биогеографические и эволюционные аспекты влияния чужеродных видов на биологическое разнообразие биосистем различных уровней организации.

Мониторинг инвазионного процесса (сообщения о нахождении организмов за пределами естественного ареала, динамике расселения, темпах натурализации).

Методы, средства накопления, обработки и представления данных прикладных исследований (новые разработки, моделирование, результаты исследований) с применением фактографических и геоинформационных систем.

Использование результатов исследований биологических инвазий (методы и новые фундаментальные результаты) при изучении морских, пресноводных и наземных видов, популяций, сообществ и экосистем.

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

Индексирование журнала – *AGRICOLA, CNKI, EBSCO Discovery Service, Gale, Gale Academic OneFile, Geobase, Global Health, Google Scholar, Health Reference Center Academic, OCLCWorldCat Discovery Service, ProQuest Agricultural & Environmental Science Database, ProQuest Biological Science Database, ProQuest Natural Science Collection, ProQuest SciTech Premium Collection, ProQuest-ExLibris Primo, ProQuest-ExLibris Summon, SCOPUS, Web of Science Core Collection, PИИЦ.*

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

| | |
|--|-----|
| Бородина А.В., Солдатов А.А. ВЛИЯНИЕ АНОКСИИ НА СОДЕРЖАНИЕ И СОСТАВ КАРОТИНОИДОВ В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА <i>ANADARA KAGOSHIMENSIS</i> (ТОКУНАГА, 1906) | 2 |
| Галкина М.А., Виноградова Ю.К. К ВОПРОСУ О ГИБРИДОГЕННОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ <i>BIDENS</i> × <i>DECIPIENS</i> WARNST | 13 |
| Жохов А.Е., Пугачёва М.Н. ПЕРВАЯ НАХОДКА НЕМАТОДЫ <i>EUSTRONGYLIDES EXCISUS</i> (DORYLAIMEA: DIOСТОРНУМАТИДАЕ) У РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ | 25 |
| Лазарева В.И. РАССЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ И КАМЫ | 29 |
| Липинская Т.П., Макаренко А.И. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ХИЩНОГО ПОВЕДЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО <i>DIKEROGAMMARUS</i> <i>VILLOSUS</i> (SOWINSKY, 1894) И АБОРИГЕННОГО <i>GAMMARUS VARSOVIENSIS</i> JAZDZEWSKI, 1975 ВИДОВ АМФИПОД | 53 |
| Михайлова С.И., Эбель Т.В., Эбель А.Л. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ ПУТЁМ СПЕЙРОХОРИИ В АГРОЦЕНОЗАХ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ | 65 |
| Нездолий В.К., Павлов Д.С. ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ МОЛОДИ РЫБ, СВЯЗАННАЯ С ДРЕЙФОМ ВОДНОГО ГИАЦИНТА (<i>EICHHORNIA CRASSIPES</i>) | 74 |
| Петрова С.Е. ОНТОГЕНЕЗ КАРАНТИННЫХ ИНВАЗИОННЫХ СОРНЯКОВ <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L. И <i>A. TRIFIDA</i> L. (ASTERACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ | 80 |
| Пиркова А.В. ХАРАКТЕРИСТИКА МИТОТИЧЕСКИХ ХРОМОСОМ РАПАНЫ <i>RAPANA VENOSA</i> (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE) | 96 |
| Сажнев А.С., Турбанов И.С. НАХОДКИ СИНАНТРОПНЫХ ВИДОВ ЧУЖЕРОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) В ГНЁЗДАХ МУРАВЬЁВ РОДА <i>FORMICA</i> | 106 |
| Сярки М.Т. ВСЕЛЕНИЕ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ <i>KELICOTTIA BOSTONIENSIS</i> (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВЫГОЗЕРСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ) | 111 |
| Устинова Е.Н. ИЗУЧЕНИЕ СПОСОБНОСТИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ИСПОЛЬЗОВАТЬ В ПИЩУ ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РОДА <i>SOLIDAGO</i> (<i>S. CANADENSIS</i> , <i>S. GIGANTEA</i>) | 117 |

ВЛИЯНИЕ АНОКСИИ НА СОДЕРЖАНИЕ И СОСТАВ КАРОТИНОИДОВ В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)

© 2019 Бородина А.В.^{а, *}, Солдатов А.А.^{а, b, **}

^а ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, 299011, Россия;

^б ФГАОУ ВО Севастопольский государственный университет,
Севастополь, 299053, Россия;

e-mail: *borodinaav@mail.ru, **alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.06.2019. После доработки 06.08.2019. Принята к публикации 19.08.2019

В условиях эксперимента исследовали влияние экспериментальной аноксии на содержание и качественный состав каротиноидов в тканях двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Содержание кислорода в воде понижали путём барботажа её азотом в течение 5 часов. Экспозиция – трое суток. Пробы тканей (жабры, нога, гепатопанкреас) отбирали перед опытом (контроль), а также на 1-е, 2-е и 3-и сутки эксперимента. Температура воды поддерживалась на уровне 16–17 °С. Показано, что в условиях аноксии каротиноиды перераспределяются в пользу респираторных поверхностей. В жабрах увеличивается доля розово-алых пигментов: пектенолона и его эфиров (пектенолоновый комплекс). Во всех исследованных органах в условиях аноксии существенно повышается относительное содержание эфиров пектенолона, а также отмечается незначительный рост уровня эфиров алло-, диато- и зеаксантинов.

Ключевые слова: аноксия, каротиноиды, *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), Чёрное море.

Введение

Появление *Anadara kagoshimensis* (далее анадара) в Чёрном море связывают с заносом личинок данного вида с балластными водами [Шиганова, 2009]. Прежнее название – *Anadara inaequivalvis* (Bruguier, 1789). Нативный ареал моллюска – Японское, Южно-Китайское и Жёлтое моря [Broom, 1985]. Впервые в Чёрном море данный вид был обнаружен у берегов Кавказа в 1968 г. [Киселёва, 1992]. Массовые поселения моллюска у западных и восточных берегов черноморского региона стали отмечаться в начале 1980-х гг. [Маринов, 1990; Киселёва, 1992; Иванов, Синегуб, 2008]. Считается, что на данный момент анадара полностью реализовала свой биотический потенциал в основном на западном и восточном участках шельфа Чёрного моря, превратившись в одну из руководящих форм бентоса [Ревков, 2015, 2016].

Сравнительный анализ показал, что анадара обладает более широким адаптационным потенциалом, чем остальные виды черноморских двустворок. Моллюск устойчив к экстремально низким концентрациям кислорода и может длительно переживать условия аноксии [Cortesi et al., 1992; Zwaan, Babarro, 2002]. При нормоксии он потребляет в 5–6 раз меньше кислорода, чем другой массовый черноморский вид *Mytilus galloprovincialis* [Soldatov et al., 2010]. Основу этой устойчивости определяют присутствие в гемолимфе моллюска эритроцитарного гемоглобина [Cortesi et al., 1992; Holden et al., 1994] и высокое содержание каротиноидов в тканевых структурах [Borodina, 2016].

Содержание каротиноидов в тканях анадары может составлять 3–5 мг 100 г⁻¹ сырого веса [Borodina, 2016]. При помощи методов масс-спектрометрии, тонкослойной и высокоэффективной жидкостной хроматографии

в тканях анадары было идентифицировано 6 видов каротиноидов: β -каротин, пектенолон, пектенол А, зеаксантин, диатоксантин, аллоксантин, а также эфиры пектенолона, алло-, диато- и зеаксантинов [Vorodina, 2016]. Более 90% приходилось на аллоксантин, пектенолон и эфиры алло- и диатоксантина. При этом около 46% от суммарного уровня каротиноидов было сосредоточено в ноге моллюска, что отличало этот вид моллюсков от мидий и устриц [Vorodina, 2016]. Отмечено, что каротиноиды играли существенную роль в поддержании антиоксидантного статуса тканей анадары: чем выше был их уровень, тем ниже была активность ключевых ферментов антиоксидантного комплекса – супероксиддисмутазы, каталазы, ферментов, сопряжённых с ресурсом восстановленного глутатиона [Gostyukhina et al., 2013; Soldatov et al., 2013, 2017].

По мнению ряда авторов, в условиях экспериментальной гипоксии анадара в течение первых часов поддерживает тканевое дыхание за счёт эндогенных ресурсов кислорода [Zwaan et al., 1995]. Роль такого депо могут выполнять каротиноиды: часть их ненасыщенных двойных связей [Карнаухов, 1988]. Каротиноиды, сопряжённые с окислительными ферментами (флавопротеиды, гемопротеиды), могут образовывать систему терминального окисления, в которой конечным акцептором электронов является оксигенированный каротиноид.

В настоящей работе в условиях эксперимента исследуется влияние аноксии на количественный и качественный состав каротиноидов тканей анадары с целью определить их участие в адаптации моллюска к бескислородной среде.

Материал и методика

Объектом исследования являлись двустворчатые моллюски *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), прежнее название – *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789). Животные были предоставлены для исследований мидийно-устричной фермой «Яхонт» ЛТД (район Качивели, южный берег Крыма). Продольный размер раковины – 3–4 см. Перед экспериментом две недели моллюски находились в садке. После

этого, они были перенесены в аквариальную, где содержались на естественном протоке в течение 4–5 дней. Особи были разделены на две группы: контрольную и опытную. Контрольная группа содержалась в условиях нормоксии ($5\text{--}6 \text{ мгО}_2 \text{ л}^{-1}$), опытная – в условиях аноксии ($0 \text{ мгО}_2 \text{ л}^{-1}$) в течение трёх дней. Плотность посадки – 0.3 л особь^{-1} . В работе использовали 4 стеклянные ёмкости, в которые заливали по 2.4–2.5 л морской воды и помещали 8 моллюсков в каждую: контрольная группа, 1-е, 2-е и 3-и сутки эксперимента.

Содержание кислорода в воде понижали путём барботажа её азотом в течение 5 часов. Контроль над содержанием кислорода в воде осуществляли на протяжении всего эксперимента при помощи люминесцентного оксиметра HACH LDO 101. Раз в сутки воду в ёмкостях, где содержались моллюски, замещали на свежую для удаления метаболитов. Содержание кислорода в воде при этом сохранялось на прежнем уровне. Температура воды поддерживалась на уровне $16\text{--}17 \text{ }^\circ\text{C}$.

Животных для препарирования тканей и последующего биохимического анализа отбирали перед постановкой опыта, а также на 1-е, 2-е и 3-и сутки эксперимента. Процедура препарирования тканей (ноги, жабр, гепатопанкреаса – ГП), хранение полученных образцов проводились с соблюдением мер предосторожности, рекомендуемых при работе с пигментами [Maoka, Akimoto, 2008].

Суммарное содержание каротиноидов в тканях (далее ССК) определяли при помощи спектрофотометрического метода [Карнаухов, 1988]. Для разделения пигментов использовали методы тонкослойной (ТСХ), колоночной (КХ) и высокоэффективной жидкостной хроматографии (HPLC). Подробное описание этих методов идентификации каротиноидов, а также применяемой при этом приборной базы было дано ранее [Maoka et al., 2011; Vorodina, 2016].

Суммарные каротиноиды разделяли на жидкостном хроматографе высокого давления Shimadzu LC-6AD (L-6200 Intelligent pump with L-4250 UV-VIS detector Hitachi, Tokyo, Japan), снабжённом колонкой длиной 250 мм

и внутренним диаметром 4.6 мм с неподвижной фазой COSMOSIL 5SL-11 (растворитель ацетон : гексан (2:8), скорость подачи элюента 1.0 мл мин⁻¹, регистрация при 450 нм). При проведении HPLC для более точного разделения и идентификации применяли колонки с обращённой фазой (ODS), где в качестве элюента использовали хлороформ-метанол в соотношении 1:9 при скорости подачи образца 1.0 мл мин⁻¹. Сложные эфиры каротиноидов были предварительно выделены и подвержены реакции омыления в 10%-м растворе КОН в метаноле при комнатной температуре в течение 2 часов. После гидролиза образцы были также исследованы с помощью HPLC на колонке с ODS. Количественное содержание каротиноидов оценивали по результатам HPLC с учётом коэффициента экстинкции $E_{1\%}^{1\text{см}} = 2500$ при 450 нм. Масс-спектры (FAB MS) были получены на спектрометре JMS-NX 110A JEOL (Токуо, Япония), на матрице из мета-нитробензилового спирта. Спектры видимой области определяли на спектрофотометре U-2001, Hitachi (Токуо, Япония) в диэтиловом эфире (Et₂O).

При идентификации каротиноидов использовали их стандартные образцы из коллекции Research Institute for Production Development,

15 Shimogamo-morimoto-cho, Sakyo-ku, Kyoto 606-0805, Japan [Maoka et al., 2001; 2005; 2012], а также базу данных по масс-спектрам [Enzell, Bach, 1995; The Mass Spectrometry..., 2019] (анализ выполнен в Институте продуктов питания г. Киото, Япония, в 2015 г.).

Статистическая обработка и графическое оформление полученной информации проводились при помощи стандартного пакета «Grapher-7». Результаты в таблицах и на рисунках представлены как $\bar{x} \pm S\bar{x}$. Сравнение выборочных совокупностей проводили на основе t-критерия Стьюдента. О нормальности распределения цифровых массивов судили по критерию Пирсона. В работе использовано 32 моллюска: по 8 экземпляров на точку (контрольная группа, 1-е, 2-е и 3-и сутки эксперимента).

Полученные результаты

Идентификация каротиноидов в тканях анадары. В результате трехдневного эксперимента в условиях аноксии у особей анадары были получены суммарные экстракты ноги, гепатопакреаса и жабр, которые были подвергнуты разделению при помощи методов ТСХ и HPLC. На рисунке 1 представлены

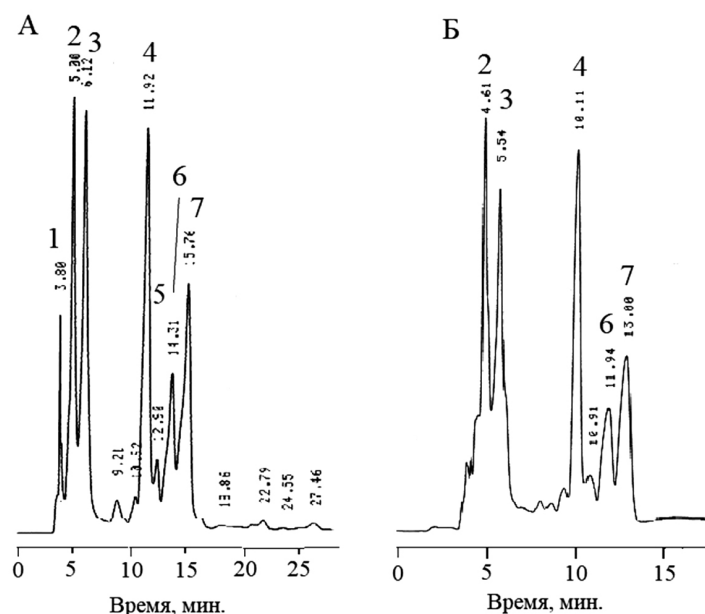


Рис. 1. HPLC-хроматограммы ноги моллюска в контроле (А) и конце опыта (Б). Номера пиков, соотнесённые с временем выхода каждой фракции, соответствуют: 1 – β-каротин; 2 – эфиры пектенолона; 3 – эфиры алло-, диато- и зеаксантинов; 4 – пектенолон; 5 – зеаксантин; 6 – диатоксантин; 7 – аллоксантин.

HPLC-хроматограммы ноги в контроле (А) и на 3-и сутки эксперимента (Б). Порядковый номер каротиноида, указанный в подписи, соответствует номерам, указанным по времени выхода фракции каротиноида на обоих хроматограммах. Не удалось идентифицировать 4–7% каротиноидов. Аналогичные результаты были получены по тканям ГП и жабр. Подобная идентификация была описана нами в ранее опубликованных работах [Vorodina, 2016; Vorodina, Soldatov, 2016]. В ходе настоящих исследований были идентифицированы: β -каротин; пектенолон; зеаксантин; диатоксантин; аллоксантин, а также эфиры пектенолона; алло- и диато-зеаксантинов.

Содержание и качественный состав каротиноидов ноги. Суммарное содержание каротиноидов (ССК) в ноге моллюска на начало эксперимента составляло 1.8–1.9 мг 100 г⁻¹ сырого веса (рис. 2). В 1-е сутки нахождения животных в условиях аноксии отмечали рост содержания пигментов в данном органе на 32–33% ($p < 0.05$). Однако затем происходило равномерное снижение значений данного

показателя. На 3-и сутки эксперимента содержание каротиноидов в ноге достигало минимальных значений – 1.3–1.4 мг 100 г⁻¹ сырого веса, что на 27–28% ниже ($p < 0.01$) контрольных величин.

Изменение качественного состава каротиноидов в ноге моллюска в течение экспериментальной аноксии представлено в таблице 1. Как видно, трёхсуточная аноксия приводила к исчезновению в данном органе β -каротина и зеаксантина. Доля эфиров пектенолона, алло-, диато- и зеаксантинов повышалась на 5–15% ($p < 0.05$). Уровень пектенолона и аллоксантина несколько понижался. Однако различия не были статистически выражены. Относительное содержание диатоксантина сохранялось на уровне контрольных значений.

Содержание и качественный состав каротиноидов жабр. В жабрах картина была принципиально иной. В первые двое суток эксперимента ССК сохранялось на уровне контрольных значений – 1.3–1.6 мг 100 г⁻¹ сырого веса (рис. 2). Однако на 3-и сутки данная величина повышалась более чем в 2 раза ($p < 0.01$)

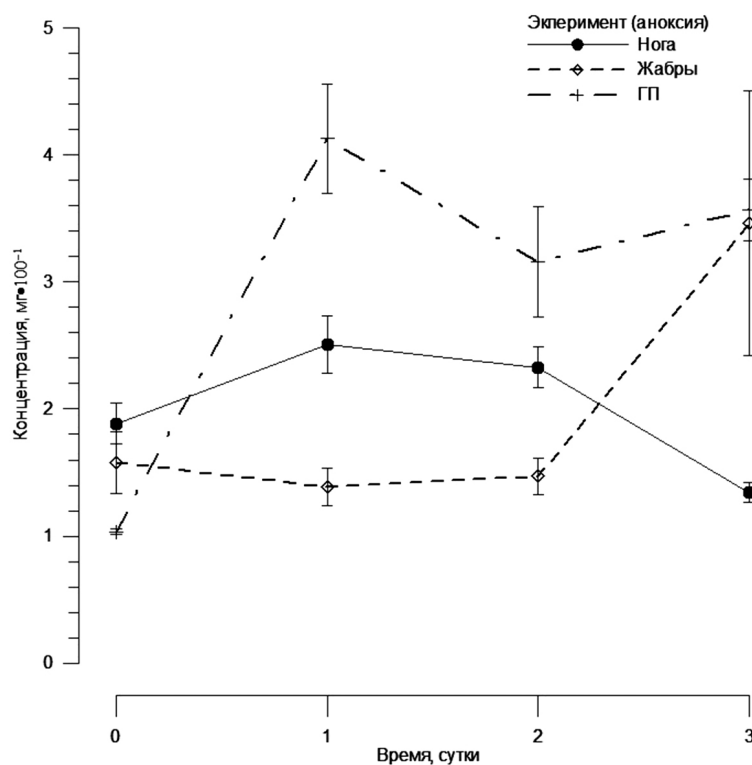


Рис. 2. Суммарное содержание каротиноидов (C_k) в различных тканях анадары.

Таблица 1. Содержание каротиноидов в ноге анадары (в % от ССК)

| Виды каротиноидов | Продолжительность эксперимента, сутки | | | |
|-----------------------------------|---------------------------------------|----------|----------|-----------|
| | Контроль | 1 | 2 | 3 |
| β-каротин | 2.0±0.3 | 3±0.7 | 2±0.2 | – |
| Эфиры пектенолона | 10.0±1.6 | 25±2.1 | 24.0±0.7 | 25.0±1.1 |
| Эфиры алло-, диато-, зеаксантинов | 15.0±0.6 | 20.0±1.2 | 21.0±1.4 | 20.0±0.9* |
| Пектенолон | 27.0±0.9 | 23.0±0.7 | 23.0±0.9 | 23.0±1.1 |
| Аллоксантин | 25.0±1.9 | 15.0±0.9 | 18.0±0.7 | 21.0±1.1 |
| Диатоксантин | 11.0 ± 0.4 | 9.0±0.5 | 11.0±0.7 | 11.0±1.3 |
| Зеаксантин | 3.0 ± 0.4 | 1.0±0.2 | 1.0±0.2 | – |

Примечание: * эфиры зеаксантина не обнаружены.

и достигала 3.3–3.4 мг 100 г⁻¹ сырого веса. При этом орган приобретал кроваво-красную окраску (рис. 3). Эта реакция была отмечена у всех без исключения особей.

Изменение качественного состава каротиноидов в жабрах было близко к рассмотренному в отношении ноги (табл. 2). На 3-и сутки эксперимента β-каротин и зеаксантин в этом органе не определялись. Также существенно повышался уровень эфиров пектенолона на 9% ($p < 0.01$). Рост относительного содержания эфиров алло-, диато- и зеаксантинов был менее выражен. Изменение доли пектенолона, аллоксантина и диатоксантина было незначительно

и укладывалось в пределы статистической погрешности.

Каротиноиды моллюска по цветовой гамме можно разделить на группу розово-алого цвета и группу ярко-жёлтого цвета. В первую входят эфиры пектенолона и сам пектенолон (пектенолоновый комплекс), а основу второй составляют аллоксантин, диатоксантин, зеаксантин и их эфиры, а также β-каротин. Анализ соотношения этих групп показал явный рост содержания пектенолонового комплекса на 3-и сутки экспериментальной аноксии. Индекс красные/жёлтые составил 50:50, тогда как у контрольной группы только 36:64.



А

Б

Рис. 3. Окраска жабр анадары (А – контроль, Б – 3-и сутки эксперимента)

Таблица 2. Содержание каротиноидов в жабрах анадары (в % от ССК)

| Виды каротиноидов | Продолжительность эксперимента, сутки | | | |
|-----------------------------------|---------------------------------------|----------|----------|-----------|
| | Контроль | 1 | 2 | 3 |
| β-каротин | 4.4±0.3 | 4.5±0.3 | 1.0±0.2 | – |
| Эфиры пектенолона | 16.0±1.3 | 16.5±0.9 | 21.0±1.9 | 25.0±1.4 |
| Эфиры алло-, диато-, зеаксантинов | 19.5±1.5 | 17.1±1.0 | 20.0±1.8 | 23.0±1.3* |
| Пектенолон | 21.9±0.9 | 21.5±1.3 | 23.0±1.8 | 25.0±0.9 |
| Аллоксантин | 21.6±1.5 | 20.4±0.9 | 22.0±1.3 | 20.0±0.4 |
| Диатоксантин | 10.0±0.4 | 12.0±0.9 | 10.0±0.6 | 7.0±1.4 |
| Зеаксантин | 2.0±0.4 | 2.0±0.2 | 2.0±0.7 | – |

Примечание: * эфиры зеаксантина не обнаружены

Содержание и качественный состав каротиноидов ГП. В отличие от ноги и жабр в ГП содержание каротиноидов повышалось уже в 1-е сутки эксперимента (рис. 1). Относительно контроля рост составил 4.1–4.2 раза ($p < 0.001$). В последующем он несколько понижался. Однако различия относительно 1-х суток эксперимента не были статистически значимы.

Характер изменения качественного состава каротиноидов в условиях аноксии в ГП был близок к рассмотренному выше. β-каротин и зеаксантин исчезали из ГП уже на 2-е сутки эксперимента (табл. 3). Доля эфиров пектенолона в данном органе увеличивалась на 13% ($p < 0.05$). Незначительный прирост отмечался и в отношении алло-, диато- и зеаксантинов

(3–4%). Уровень пектенолона и диатоксантина практически не изменялся, а доля аллоксантина незначительно понижалась. Все изменения находились в пределах статистической погрешности.

Обсуждение результатов

Из представленной выше информации следует акцентировать внимание на следующих результатах исследования:

- изменение ССК у анадары в условиях экспериментальной аноксии имеет выраженную тканевую специфику;
- в условиях аноксии в тканях существенно повышается относительное содержание эфиров пектенолона, а также отмечается незначи-

Таблица 3. Содержание каротиноидов в ГП анадары (в % от ССК)

| Виды каротиноидов | Продолжительность эксперимента, сутки | | | |
|-----------------------------------|---------------------------------------|----------|-----------|-----------|
| | Контроль | 1 | 2 | 3 |
| β-каротин | 6.0±0.3 | 3.5±0.3 | – | – |
| Эфиры пектенолона | 10.0±1.3 | 16.5±0.9 | 24.0±1.9 | 23.0±1.4 |
| Эфиры алло-, диато-, зеаксантинов | 16.0±1.5 | 18.1±1.0 | 22.0±1.8* | 20.0±1.3* |
| Пектенолон | 24.8±0.9 | 21.5±1.3 | 23.0±1.8 | 24.0±0.9 |
| Аллоксантин | 20.5±1.5 | 18±0.9 | 19.0±1.3 | 17.0±0.4 |
| Диатоксантин | 13.0±0.4 | 11.0±0.9 | 12.0±0.6 | 15.0±1.4 |
| Зеаксантин | 2.7±0.4 | 1.0±0.2 | – | – |

Примечание: * эфиры зеаксантина не обнаружены

тельный рост уровня эфиров алло-, диато- и зеаксантинов;

- трёхсуточная аноксия сопровождается исчезновением зеаксантина и β -каротина из всех органов моллюска;

- покраснение жабр на 3-и сутки эксперимента.

Тканевая специфика ССК. Уровень ССК в тканях контрольной группы моллюсков был близким – 1–2 мг 100 г⁻¹ сырого веса. В течение эксперимента эта величина претерпевала существенные изменения. Различия были особенно заметны на 3-и сутки. На уровне респираторных поверхностей (жабры) ССК увеличивалось более чем в 2 раза. Учитывая способность ксантофилов к процессам оксигенации/деоксигенации при участии ксантиоксидазы [Карнаухов, 1988], эти изменения можно рассматривать как адаптационно значимые. Одновременно величина ССК понижалась в ноге моллюска, что, по-видимому, свидетельствовало о направленном перераспределении каротиноидов в рамках организма. Данное явление описано впервые. Каким образом осуществляется этот процесс сказать сложно. Можно лишь предположить, что в его основе лежит метаболическая трансформация пектенолона. Данный каротиноид не получается моллюском в процессе питания, а образуется из растительного диатоксантина. Это означает, что ткани анадары могут содержать ферментный комплекс, действие которого может быть направлено как на образование, так и разрушение пектенолона, что позволило бы осуществлять межтканевое перераспределение этого пигмента.

Нельзя исключать из внимания и процессы синтеза каротиноидных пигментов в гепатопанкреасе (ГП) анадары. ССК в этом органе в 1-е сутки эксперимента повышалась более чем в 4 раза. Объяснить это только ростом фильтрационной (пищевой) активности невозможно, так как при аноксии она существенно подавляется [Burnett, Stickle, 2001]. К тому же, при проведении эксперимента моллюски находились в условиях ограниченного объёма (2.4–2.5 л), который не мог обеспечить живот-

ных достаточным количеством пищевого субстрата. При этом биосинтетические процессы вполне реальны. Так, пектенолон имеет исключительно животное происхождение [Britton et al., 1998; Маока, 2011]. Он является результатом трансформации диатоксантина по схеме: диатоксантин \rightarrow пектенол $A \rightarrow$ пектенолон [Britton et al., 1998; Маока, 2011]. Пектенол A в минорных количествах ранее был зарегистрирован нами в тканях анадары [Borodina, Soldatov, 2016]. Аллоксантин в тканях анадары может иметь различное происхождение [Маока, 2011]. Однако свидетельств о его дальнейшей трансформации или же наличие предшествующих соединений, в отличие от многих других двустворчатых моллюсков, обнаружено не было. Зеаксантин образуется во многих видах микроводорослей черноморского фитопланктона и, скорее всего, накапливается в тканях анадары в процессе фильтрационного питания. Аналогично относительно диатоксантина и β -каротина [Маока, 2011].

Рост содержания эфиров. Рост содержания эфиров каротиноидов в условиях экспериментальной аноксии отмечали во всех исследуемых тканях анадары. Этот процесс, по-видимому, был следствием адаптивной перестройки тканевого метаболизма в условиях анаэробноза. Чтобы избежать накопления в тканях лактата и сукцината и вызванного этим развития локального ацидоза многие моллюски подавляют активность пируваткиназы посредством ее фосфорилирования [Michaelidis et al., 1999]. Процесс развивается в течение 12-часовой аноксии и сопровождается существенным повышением содержания в тканях жирных кислот [Michaelidis et al., 1999; Fokina et al., 2007]. Каротиноиды в этом случае можно рассматривать как дополнительную ёмкость. Связывая определённое количество свободных жирных кислот, они тем самым поддерживают данную направленность метаболизма в тканях.

Как следует из полученных результатов, в большей степени реакции этерификации подвергалась молекула пектенолона. Содержание эфиров данного пигмента на 3-и сутки эксперимента было на 9–15% ($p < 0.05$) выше

относительно контрольной группы моллюсков. Рост же уровня эфиров среди алло-, диато- и зеаксантинов не превышал 5%. Повышенная этерификация пектенолона, возможно, обусловлена его самым высоким содержанием в тканях анадары (22–27%) относительно других пигментов.

Ранее нами было показано, что для анадары, обитающей в черноморском регионе, видоспецифичным каротиноидом является пектенолон, который накапливается у этого моллюска во всех тканях в двух изомерных формах (9-цис и транс-), в сложноэфирном и свободном состоянии, с суммарной концентрацией, сопоставимой с суммой всех других каротиноидов [Бородина, Солдатов, 2014]. Он не получается моллюском в процессе фильтрационного питания, а является результатом метаболической трансформации: диатоксантин → пектенол $A \rightarrow$ пектенолон. Целесообразность направленного синтеза данного каротиноида, по-видимому, определяется тем, что в сравнении с другими пигментами каротиноидного ряда он более эффективно связывает кислород [Terao, 1989].

Исчезновение зеаксантина и β -каротина. Анализ качественного состава каротиноидов в органах анадары показал, что доля зеаксантина в них не превышала 3%, а β -каротина – 6%. Известно, что данные каротиноиды локализованы преимущественно в мембранных структурах оболочек клеток. β -каротин находится в гидрофобном слое цитоплазматической мембраны, а молекула зеаксантина расположена перпендикулярно липидному бислою, так что её циклогексановые кольца граничат с гидрофильно-гидрофобными поверхностями клетки [Rice-Evans et al., 1997]. Показано активное участие зеаксантина в трансмембранном переносе электронов, протонов и кислорода [Поляков, Лешина, 2006]. Отмечена отрицательная коррелятивная связь между содержанием данного каротиноида в тканях анадары и активностью ряда антиоксидантных ферментов [Soldatov et al., 2013; 2017].

Причин исчезновения зеаксантина и β -каротина в тканях моллюска в течение 3-суточной

аноксии может быть несколько. Учитывая низкий уровень фильтрационной активности моллюсков в течение эксперимента, можно допустить крайне ограниченное поступление β -каротина и зеаксантина в организм анадары и, как следствие, исчезновение в тканях обоих пигментов. При этом часть зеаксантина подвергалась процессам этерификации, о чём было сказано выше.

Следует принять во внимание, что аноксия оказывает существенное влияние и на состояние цитоплазматических мембран. Отмечено снижение их проницаемости [Hochachka et al., 1996] и микровязкости [Фокина и др., 2011]. При этом происходит изменение конформации C_{40} -каротиноидов при «сбросе» кислорода [Максимов и др., 2007], что может способствовать их вымыванию и последующей химической трансформации.

Покраснение жабр. Увеличение доли красных пигментов (пектенолоновый комплекс) в жабрах моллюсков на 3-и сутки аноксии функционально оправдано. Считается, что пектенолон более эффективен в связывании и транспорте кислорода относительно других пигментов [Terao, 1989]. Это должно повышать диффузионную способность водно-гематического барьера. Однако это, по-видимому, не является решающим фактором, который может повлиять на изменение окраски жаберной ткани. Не следует исключать из внимания и вариант гиперемии (отёка). Как уже отмечалось, гемолимфа анадары содержит эритроцитарный гемоглобин [Cortesi et al., 1992; Holden et al., 1994], что также может придать жабрам при отёке соответствующую окраску. Этому может способствовать снижение вязкости цитоплазматических мембран, отмеченное у моллюсков в условиях аноксии [Фокина и др., 2011] и, как следствие, приводить к нарушению целостности жаберного лакунарного эпителия, что должно сопровождаться локальными кровоизлияниями. Случаи гиперемии жаберной ткани в условиях токсического воздействия ранее были отмечены у костистых рыб [Лукин и др., 2010]. Можно допустить, что подобное действие может оказать и аноксия.

Заключение

Представленная информация позволяет сделать ряд обобщений. В условиях 3-суточной экспериментальной аноксии каротиноиды в организме анадары перераспределяются в пользу респираторных поверхностей. В жабрах увеличивается доля розово-алых пигментов: пектенолон и его эфиры (пектенолоновый комплекс). Во всех исследованных органах в условиях аноксии существенно повышается относительное содержание эфиров пектенолона, а также отмечается незначительный рост уровня эфиров алло-, диато- и зеаксантинов. Это, по-видимому, позволяет поддерживать анаэробную ориентацию метаболизма, сопровождающуюся продукцией свободных жирных кислот. Из всех тканей исчезает зеаксантин и β-каротин, что, вероятно, является следствием ограничения фильтрационного питания моллюсков.

Благодарности

Авторы выражают признательность коллегам из Research Institute for Production Development (Kyoto, Japan) и лично доктору Т. Маока за методическую помощь при проведении настоящих исследований.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом». Рег. номер АААА-А 18-118021490093-4.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых

распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Бородина А.В., Солдатов А.А. Каротиноиды тканей массовых видов черноморских моллюсков // Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии / Под ред. Г.Е. Шульмана, А.А. Солдатов; НАН Украины, Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Севастополь, 2014. Гл. 3. С. 87–168.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Материалы III Международной конференции. (г. Керчь, 10–11 октября 2007). Керчь, 2008. С. 45–51.
- Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов. М.: Наука, 1988. 240 с.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1992. С. 84–99.
- Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Беличева Л.А. Оценка состояния организма рыб при загрязнении водных экосистем нефтепродуктами и отходами целлюлозно-бумажного производства // Рыбное хозяйство. 2010. № 6. С. 47–52.
- Максимов Г.В., Волков В.В., Паршина Е.Ю. Исследование конформации каротиноидов в миелиновом нерве при изменении содержания кислорода // ДАН. 2007. Т. 417. № 3. С. 407–409.
- Маринов Т.М. Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря. София: Изд-во Болгарской академии наук, 1990. 195 с.
- Поляков Н.Э., Лёшина Т.В. Некоторые аспекты реакционной способности каротиноидов. Окислительно-восстановительные процессы и комплексообразование // Успехи химии. 2006. Т. 75. № 12. С. 1175–1192.
- Ревков Н.К. Недавний вселенец и перспективный объект аквакультуры в Чёрном море двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): особенности развития поселений у берегов Крыма // Материалы VIII Всес. конф. по пром. беспозвоночным (Калининград, 2–5 сент. 2015 г.). Калининград, 2015. С. 254–257.
- Ревков Н.К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 2. С. 3–17.

- Фокина Н.Н., Нефёдова З.А., Немова Н.Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Тр. КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 121–130.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 56 с.
- Borodina A. V. Effect of food deprivation on transformation of carotenoids in the bivalve mollusc *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // J. Evolutionary Biochem. Physiology. 2016. Vol. 52. No. 4. P. 282–291.
- Borodina A.V., Soldatov A.A. The qualitative composition of carotenoids and their seasonal dynamics in tissues of the bivalve *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Russian Journal of Marine Biology. 2016. Vol. 42. No. 2. P. 166–177.
- Britton G., Liaaen-Jensen S., Pfander H. Carotenoids. Biosynthesis and Metabolism. Basel: Birkhäuser Verlag, 1998. Vol. 3. 414 pp.
- Broom M.J. The biology and culture of marine bivalve molluscs of the Genus *Anadara* // ICLARM studies and reviews. 1985. Vol. 12. 37 pp.
- Burnett L.E., Stickle W.B. Physiological Responses to Hypoxia // Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems. Coastal Estuarine Studies. 2001. P. 101–114.
- Cortesi P., Cattani O., Vitali G., Carpena E., Zwaan A., Thillart G. Physiological and biochemical responses of the bivalve *Scapharca inaequivalvis* to hypoxia and cadmium exposure: Erythrocytes versus other tissues // Marine Coastal Eutrophication. 1992. P. 1041–1054.
- Enzell C. R., Bach S. Mass spectrometry of carotenoids / Eds G. Britton, S. Liaaen-Jensen, H.P. Pfander. Carotenoids, Birkhauser Verlag, Basel, Switerland. 1995. Vol. 1B. P. 261–320.
- Fokina N., Nemova N., Nefedova Z. Fatty acid composition of mussels *Mytilus edulis* under short-term anoxia // Chemistry and physics of lipids. Abstracts from 48th International Conference on the Bioscience of Lipids (Turku, Finland, 4–8 Sept. 2007). Turku, 2007. Vol. 149. P. 60.
- Gostyukhina O.L., Soldatov A.A., Golovina I.V., Borodina A.V. Content of carotenoids and the state of tissue antioxidant enzymatic complex in bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* Br. // J. Evolutionary Biochem. Physiol. 2013. Vol. 49. No. 3. P. 309–315.
- Hochachka P.W., Bick L.T., Doll C.J., Land S.C. Unifying theory of hypoxia tolerance: Molecular/metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 9493–9498.
- Holden J.A., Pipe R.K., Quaglia A., Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequivalvis* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1994. Vol. 74. No. 2. P. 287–299.
- Maoka T. Carotenoids in Marine Animals // Marine Drugs. 2011. Vol. 9. No. 2. P. 278–293.
- Maoka T., Akimoto N. Natural product chemistry in carotenoid, some experimental techniques for structural elucidation and analysis of natural carotenoids // Carotenoid Sci. 2008. Vol. 13. P. 10–17.
- Maoka T., Etoh T., Borodina A.V., Soldatov A.A. A series of 19'-Hexanoyloxyfucoxanthin Derivatives from the Sea Mussel, *Mytilus galloprovincialis*, Grown in Black Sea, Ukraine // J. Agric. Food Chem. 2011. Vol. 59. P. 13059–13064.
- Maoka T., Fujiwara Y., Hashimoto K., Akimoto N. Carotenoids in three species of corbicula Clams, *Corbicula japonica*, *Corbicula sandai*, and *Corbicula sp.* (Chinese fresh water corbicula clam) // J. Agric. Food Chem. 2005. Vol. 53. P. 8357–8364.
- Maoka T., Hashimoto K., Akimoto N., Fujiwara Y. Structures of five new carotenoids from the oyster *Crassostrea gigas* // J. Nat. Prod. 2001. Vol. 64. P. 578–581.
- Maoka T., Ochi J., Mori M., Sakagami Y. Identification of carotenoids in the freshwater shellfish *Unio douglasiae nipponensis*, *Anodonta lauta*, *Cipangopaludina chinensis laeta*, and *Semisulcospira libertina* // J. Oleo Sci. 2012. Vol. 61. P. 69–74.
- Michaelidis B., Pallidou A., Vakouftsi P. Effects of anoxia on the extra- and intracellular acid-base status in the land snail *Helix lucorum* (L.): lack of evidence for a relations hip between pyruvat kinase down-regulation and acid-base status // J. Exp. Biol. 1999. Vol. 202. P. 1667–1675.
- Rice-Evans C., Miller N., Paganga G. Antioxidant properties of phenolic compounds // Trends in plant Science. 1997. Vol. 2. No. 4. P. 152–159.
- Soldatov A.A., Andreenko T.I., Golovina I.V., Stolbov A.Ya. Peculiarities of organization of tissue metabolism in mollusks with different tolerance to external hypoxia // J. Evolutionary Biochem. Physiol. 2010. Vol. 46. No. 4. P. 341–349.
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Borodina A.V., Golovina I.V. Glutathione Antioxidant Complex and Carotenoid Composition in Tissues of the Bivalve Mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // J. Evolutionary Biochem. Physiol. 2017. Vol. 53. No. 4. P. 289–297.
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Borodina A.V., Golovina I.V. Qualitative composition of carotenoids, catalase and superoxide dismutase activities in tissues of the bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) // J. Evolutionary Biochem. Physiol. 2013. Vol. 49. No. 4. P. 389–398.
- Terao J. Antioxidant activity of beta-carotene-related carotenoids in solution // Lipids. 1989. Vol. 24. No. 7. P. 659–661.
- The Mass Spectrometry Society of Japan (MSSJ). (электронная база масс-спектров) // (<http://www.massbank.jp/Search>). Проверено 17.05.2019.
- Zwaan A., Babarro J.M.F. Anoxic survival potential of bivalves: (arte)facts // Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 131. No. 3. P. 615–624.
- Zwaan A., Isani G., Cattani O., Cortesi P. Long-term anaerobic metabolism of erythrocytes of the arcid clam *Scapharca inaequivalvis* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. Vol. 187. No. 1. P. 27–37.

THE INFLUENCE OF ANOXIA ON THE CONTENT AND COMPOSITION OF CAROTINOIDS IN THE TISSUES OF THE BIVALVE INVADER *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)

© 2019 Borodina A.V.^{a,*}, Soldatov A.A.^{a,b,**}

^aFSBIS IMBI RAS, Sevastopol, 299011, the Russian Federation;

^bFSAU EI of Higher Education “Sevastopol State University”,

Sevastopol, 299053 the Russian Federation;

e-mail: *borodinaav@mail.ru, **alekssoldatov@yandex.ru

Under the experimental conditions, the influence of experimental anoxia on the content and qualitative composition of carotenoids in the tissues of the bivalve invader *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) was investigated. The oxygen content in the water was lowered by bubbling it with nitrogen for 5 hours. Exposure lasted three days. Tissue samples (gills, foot, hepatopancreas) were taken before the experiment (control), as well as on the 1st, 2nd and 3rd day of the experiment. The water temperature was maintained at 16–17 °C. It is shown that through anoxia, carotenoids are redistributed in favor of respiratory surfaces. In the gills, the proportion of pink-scarlet pigments increases: pectenolone and its esters (pectenolone complex). In all studied organs under anoxia conditions, the relative content of pectenolone esters significantly increases, and there is also a slight increase in the levels of allo-, diatho-, and zeaxanthin esters.

Key words: anoxia, carotenoids, *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), Black Sea.

УДК [582.991:575.858]:575.174.015.3(4-11)

К ВОПРОСУ О ГИБРИДОГЕННОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ *BIDENS* × *DECIPIENS* WARNST.

© 2019 Галкина М.А.*, Виноградова Ю.К.**

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

Поступила в редакцию 29.03.2019. После доработки 09.08.2019. Принята к публикации 19.08.2019

С помощью анализа нуклеотидных последовательностей ядерного участка ITS подтверждено гибридогенное происхождение вида *Bidens* × *decipiens*, относимого ранее к североамериканскому чужеродному виду *B. connata*. Указано на неправомерность названия «*B. connata*» для таксона, который не произрастает в Северной Америке. Ранее мы тестировали гипотезу о гибридогенном происхождении *B. × decipiens* с помощью ISSR анализа и выявили, что *B. × decipiens* может рассматриваться как комплекс гибридов и бэкриссов *B. cernua* и *B. frondosa*. Анализ ядерного участка ITS и хлоропластного участка trnL-trnF подтвердил гибридогенное происхождение этого таксона и позволил установить, что материнским видом является *B. cernua*, а отцовским – с высокой вероятностью – *B. frondosa*.

Ключевые слова: инвазия, гибридизация, *Bidens*, участок ITS, хлоропластный участок trnL-trnF.

Введение

Проблема воздействия на естественные фитоценозы со стороны инвазионных чужеродных видов находится сейчас в фокусе повышенного внимания учёных всего мира [Gasso et al., 2010; Jeschke, Heger, 2018; Nentwig et al., 2018]. Расширение вторичных ареалов в некоторых случаях ведёт к гибридизации чужеродных видов с близкородственными аборигенными. Доля подобных микроэволюционных преобразований заметно возрастает в связи с увеличением числа антропогенно нарушенных природных местообитаний. Сведения об усилении гибридизационных процессов во вторичном ареале послужили фундаментом для выдвижения одной из гипотез, объясняющих успешность произрастания растений на новой родине [Elton, 1958; Ellstrand, Schierenbeck, 2000]. В непривычных условиях чужеродные виды могут формировать гибриды не только с аборигенными, но и с близкородственными чужеродными растениями, расселяющимися на данной территории. Часто гибриды лучше приспособлены к условиям вторичного ареала, чем родительские таксоны [Abbott et al.,

2003; Bleeker et al., 2007]. Продуктами спонтанной гибридизации с вовлечением одного или обоих чужеродных родителей являются 2% чужеродных видов Европы и 10% инвазионных видов Средней России [Виноградова, Майоров, 2015]. В результате гибридизации сформировались, например, активно расселяющиеся *Reynoutria* × *bohemica*, *Symphytum* × *uplandicum*, *Aster* × *salignus*, *Amelanchier* × *spicata* и др.

Анализ литературы по проблеме влияния гибридизации на инвазионную активность чужеродных видов выявил как сведения в поддержку гипотезы Ч. Элтона об усилении гибридизационных процессов во вторичном ареале, так и информацию, противоречащую этой гипотезе [Виноградова, Галкина, 2019]. Более того, в большинстве случаев данные о гибридогенном характере того или иного таксона приведены только на основе сходства его морфологических признаков с характеристиками предполагаемых родительских видов. Вероятно, эти таксоны действительно возникли путём спонтанной гибридизации, но с уверенностью говорить об этом нельзя. Ведь

морфологические изменения могли появиться как в результате микроэволюции чужеродных видов в новых условиях, так и вследствие влияния неблагоприятных экологических факторов [Галкина и др., 2015].

В связи с этим целью наших многолетних исследований является прогнозирование скорости дальнейшего внедрения в естественные фитоценозы сформировавшихся во вторичном ареале гибридогенных таксонов с проверкой их гибридного характера экспериментальными и молекулярно-генетическими методами, а также тестирование гипотезы о более высокой конкурентоспособности и инвазионной активности гибридов по сравнению с родительскими видами. Данная работа также содержит обобщение наших предыдущих исследований по видам рода *Bidens*.

Bidens connata Muehl. ex Willd. – североамериканский вид, естественный ареал которого простирается от Аляски на севере до Мексики на юге [Strother, Weedon, 2006]. На родине вид обладает высоким полиморфизмом, и описано несколько его разновидностей: *B. connata* var. *ambiversa* Fassett, var. *anomala* Farwell, var. *fallax* (Warnstorff) Sherff, var. *gracilipes* Fernald, var. *inundata* Fernald, var. *petiolata* (Nuttall) Farwell, var. *pinnata* S. Watson, var. *submutica* Fassett [Sherff, 1937, 1962]. Во второй половине XX в. американские ботаники на основе морфологических признаков высказывали предположения о гибридогенной природе *B. connata* [Crowe, Parker, 1981].

В качестве чужеродного этот вид указывался для Европы [Andreau, Vilà, 2010]. Однако европейские растения, называемые «*B. connata*», по морфологии отличаются от американских образцов. У них внешние листочки обёртки отчётливо листовидные, хорошо развиты, длиной 3–6 см, язычковые цветки отсутствуют, первые настоящие листья менее узкие и с более явно выраженным черешком, чем у *B. connata*, и с меньшим числом зубчиков на листьях, а зубчики, в свою очередь, обычно более крупные и менее регулярно расположенные [Mayorov, Vinogradova, 2013].

Растения из европейских популяций описаны как *B. × decipiens* Warnst. в 1895 г. Ти-

повой эксикатный материал, который собрал сам Карл Варнсторф (Carl Warnstorff) для проекта «Европейский гербарий», хранится в гербариях Эдинбурга (E), Франкфурта (FR) и Карлова университета в Праге (PRC) [Global Plants..., 2019]. В Европе местонахождения *B. × decipiens* малочисленны и расположены на значительном расстоянии друг от друга. Через 50 лет после его описания этот таксон был собран во Франции и Чехии, в 1980-х – в Украине и Беларуси. В России отмечен только в XXI в.: в 2001 г. в Московской обл. [Скворцов, Григорьева, 2005], в 2012 г. в Калужской обл. (МНА: Н.М. Решетникова 20.08.2012), в 2012 г. во Владимирской обл. [Серёгин, 2013], в 2013 г. в Калининградской обл. (МНА: Ю.К. Виноградова, Ю.А. Цыплакова 20.08.2013), в 2015 г. в Ивановской обл. [Борисова, Курганов, 2015]. *B. × decipiens* произрастает в малодоступных районах, вдали от транспортных магистралей. Популяции немногочисленные и малой площади, отмечаются в большинстве случаев в непосредственной близости от популяций родительских видов [Галкина и др., 2015; Галкина, Виноградова, 2017], поэтому наиболее логично предположить, что этот гибрид возникает в разных регионах независимо, а не расселяется из инициальной популяции. Карта постепенного расширения ареала данного вида на восток представлена на рисунке 1.

Ранее мы изучили морфологические признаки особей *B. × decipiens* на территории России и установили, что признаки данного вида являются промежуточными между североамериканской инвазионной *B. frondosa* L. и аборигенной *B. cernua* L. Так, семена *B. × decipiens* покрыты волосками двух типов – дуплексными, из двух клеток (как у *B. frondosa*), и простыми многоклеточными (как у *B. cernua*). Кроме того, семена *B. × decipiens* четырёхгранные и имеют 4 ости (как у *B. cernua*) и покрыты бородавочками (как у *B. frondosa*). Корзинки у *B. × decipiens* по размерам и форме сходны с корзинками *B. frondosa*, а листья цельные, как у *B. cernua*. На основании этих данных мы выдвинули гипотезу о гибридогенном происхождении *B. × decipiens* [Виноградова, Галкина, 2015].



Рис. 1. Ареал *Bidens × decipiens* (= «*B. connata*»)

При этом растения из Калининградской обл. отличались от других изученных популяций по более высокому среднему числу междоузлий главного побега и по числу корзинок, но имели наименьшую высоту и более мелкие листья [Галкина и др., 2014].

При выращивании на экспериментальном участке все эти признаки наследовались. Но растения *B. × decipiens* росли медленнее, чем *B. frondosa*, формировали меньше корзинок и образовывали меньшее число семян, то есть были менее конкурентоспособны [Виноградова, Галкина, 2015; Галкина, Виноградова, 2017].

Исследования методом проточной цитометрии показали, что размер генома *B. decipiens* (= *B. connata*) значительно превышает таковой у *B. frondosa* [Kubešová et al., 2010], и такое различие говорит в пользу гипотезы о гибри-

догенном происхождении таксона. В наших предыдущих исследованиях мы выделили ДНК из гербарных образцов предполагаемых гибридов и родительских особей и провели ISSR анализ (сходство межмикросателлитных участков ДНК), на основании которого был сделан вывод, что изучаемый таксон действительно можно рассматривать как комплекс гибридов и бэккроссов, а родительскими видами являются *B. frondosa* и *B. cernua* [Галкина, Виноградова, 2017].

Цель данной работы – на основе анализа нуклеотидных последовательностей ядерных и хлоропластных участков ДНК окончательно подтвердить гипотезу о том, что на территории Европы расселяется *B. × decipiens* – гибридогенный вид европейского происхождения, и дать ответ на вопрос, какой именно из видов-родителей (североамериканская инвази-

онная *B. frondosa* или аборигенная *B. cernua*) является материнским, а какой – отцовским.

Материалы и методы

Выделение ДНК проводилось СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Из гербарного материала 4 таксонов череды, произрастающей на территории Восточной Европы (в России и Беларуси) выделен 31 образец ДНК (табл. 1). Помимо предполагаемых родительских видов мы включили в анализ один образец

B. tripartita L., собранный во Владимирской обл. в окрестностях пос. Тасинский, где все изучаемые таксоны рода *Bidens* произрастали совместно. В Москве *B. × decipiens* отмечена впервые, находка сделана в парке на территории усадьбы Свиблово в 2018 г., гербарный образец хранится в Гербарии ГБС РАН (МНА).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier Thermal Cycler (Biorad, США). Для ядерного участка ITS использовались праймеры

Таблица 1. Образцы исследованных таксонов рода *Bidens* L.

| Номер образца | Номер сиквенса участка ITS/trnL-trnF в ГенБанке | Таксон | Дата и место сбора, примечания |
|---------------|---|--|--|
| de_1a | MK559763/ MK575566 | <i>B. × decipiens</i> (= <i>B. connata</i>) | Калужская обл., Милятинское водохранилище, 2013 N54.4914°, E34.3393° |
| de_1b | MK559764/ MK575567 | | |
| de_1c | MK559765/ MK575568 | | |
| de_1d | MK559766/ MK575569 | | |
| de_2a | MK559767/ MK575570 | | Калининградская обл., 2013 N54.95°, E20.49° |
| de_2b | MK559768/ MK575571 | | |
| de_2c | MK559769/ MK575572 | | Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2014, форма с рассечёнными нижними листьями N55.567°, E40.172° |
| de_2d | MK559770/ – | | |
| de_3a | MK559771/ MK575573 | | |
| de_3b | MK559772/ – | | |
| de_3c | MK559773/ MK575574 | | Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2014, форма с цельными нижними листьями N55.567°, E40.172° |
| de_4a | MK559774/ MK575575 | | |
| de_4b | MK559775/ MK575576 | | <i>B. frondosa</i> |
| fr_5a | MK559780/ MK575581 | | |
| fr_5b | MK559781/ MK575582 | Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2018. N55.567°, E40.172° | |
| fr_5c | MK559782/ MK575583 | | |
| cr_6a | MK559755/ MK575559 | <i>B. cernua</i> | Московская обл., окр. г. Звенигорода, 2014 N55.69°, E36.74° |
| cr_6b | MK559756/ MK575560 | | |
| t_7 | MK559754/ MK575558 | <i>B. tripartita</i> | Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2018. N55.567°, E40.172° |
| cr_8a | MK559757/ MK575561 | <i>B. cernua</i> | |
| cr_8b | MK559758/ MK575562 | | |
| cr_8c | MK559759/ – | | |
| cr_9a | MK559760/ MK575563 | | |
| cr_9b | MK559761/ MK575564 | | |
| cr_9c | MK559762/ MK575565 | <i>B. frondosa</i> | Беларусь, Дзержинск, 2018 N53.693°, E27.165° |
| fr_10a | MK559783/ MK575584 | | |
| fr_10b | MK559784/ MK575585 | <i>B. × decipiens</i> (= <i>B. connata</i>) | Москва, парк в окр. усадьбы Свиблово, 2018 N55.8639°, E37.6396° |
| de_11a | MK559776/ MK575577 | | |
| de_11b | MK559777/ MK575578 | | |
| de_11c | MK559778/ MK575579 | | |
| de_13 | MK559779/ MK575580 | | |

pnс18s10 (прямой) и с26А (обратный) при температуре отжига 50 °С. Для хлоропластного участка *trnL-trnF* использовались праймеры с (прямой) и f (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 65 °С [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования осуществлялась в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводилось на автоматическом секвенаторе в ЗАО Синтол. Дальнейшая обработка нуклеотидных последовательностей проводилась в программе BioEdit. Данные отправлены в базу данных ГенБанк [2019], в которой эти нуклеотидные последовательности можно найти по присвоенным им дополнительным номерам (табл. 1). Построение филогенетических деревьев осуществлялось с помощью программы SplitsTree4, а сети гаплотипов – в программе TCS.

Результаты и обсуждение

Полученные данные показывают, что не все особи, определенные как *B. × decipiens*, мы можем назвать гибридами. Дело в том, что в случаях нуклеотидных замен в последовательности ITS, дифференцирующих *B. frondosa* и *B. cernua*, мы сталкиваемся с гетерозиготностью образцов *B. × decipiens* (и, соответственно, неоднозначностью прочтения последователь-

ности) во многих случаях, но всё же не во всех (как этого следовало бы ожидать для гибрида F₁). При этом для каждого из собранных нами образцов *B. × decipiens* характерно хоть сколько-нибудь таких неоднозначных прочтений нуклеотидов (С или Т, А или Т, А или С) (рис. 2) в случае замен, что, конечно, подтверждает гипотезу о гибридогенном происхождении этого таксона. Популяции *B. × decipiens* из разных частей ареала различаются по числу замен.

Так, образцы с берегов Милятинского водохранилища в Калужской обл. демонстрируют в большинстве случаев наличие неоднозначных прочтений в случае нуклеотидных замен, за исключением образца *de_1a*, у которого гетерозиготность наблюдается не во всех случаях замен. Значит, эта популяция является гибридогенной. Кроме того, на берегах Милятинского водохранилища произрастают и оба родительских вида в непосредственной близости от популяции *B. × decipiens*, что косвенно подтверждает эту точку зрения [Галкина, Рябченко, 2013]. Вероятно, отличия образца *de_1a* связаны с наличием интрогрессии, то есть данный образец является бэккроссом, получившимся в результате скрещивания *B. × decipiens* с *B. cernua*, поскольку у этого образца ITS участок ДНК имеет более сильное сходство с *B. cernua*, чем у других. Такая же

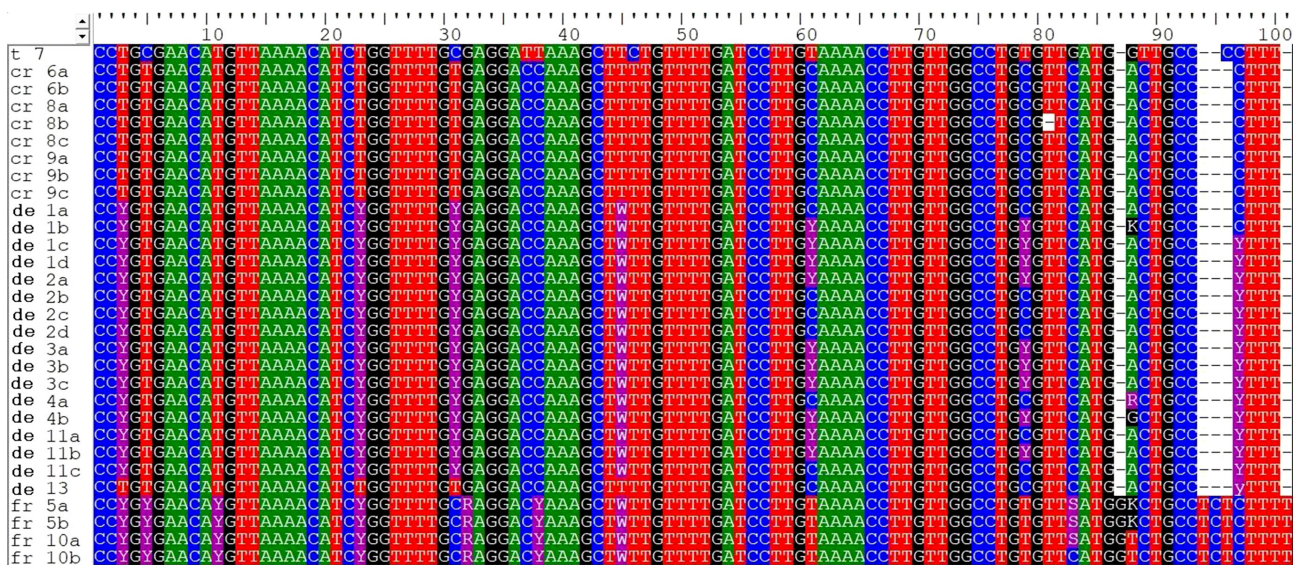


Рис. 2. Фрагмент участка ITS ядерной ДНК различных таксонов рода *Bidens*. Условные обозначения: А – аденин, G – гуанин, С – цитозин, Т – тимин, «-» – делеция, Y – Т или С, W – А или Т, R – А или G, K – G или Т, S – G или С.

ситуация наблюдается и с особями *B. × decipiens* из Беларуси.

Образцы *B. decipiens* из Калининградской обл., напротив, в большинстве случаев демонстрируют сходство с *B. cernua* в случае замен, а не гетерозиготность, за исключением образца de_2a. В данном случае возможны два варианта – в первом случае, мы собрали образцы бэккроссов и видим результат интрогрессии, во втором случае – родительским видом является другая форма *B. frondosa*, а не повсеместно расселившаяся *B. frondosa* var. *frondosa*. Второй вариант заслуживает внимания, поскольку Калининградская обл. ближе, чем другие изученные регионы, расположена к Германии и Польше, где в середине XX в. была отмечена *B. frondosa* f. *anomala* [Виноградова и др., 2010], отличающаяся направленными вверх остями семянков. В последнее время были найдены и другие формы *B. frondosa*: с немногочисленными мелкими язычковыми цветками, с короткими листочками обёртки, не достигающими половины длины корзинки; с длинными листочками наружного круга обёртки; с опушёнными стеблями и листьями; с 5–7 рассечёнными листьями и др. [Galkina et al., 2015]. Для подтверждения или опровержения каждого из вариантов нужны дополнительные исследования в этом регионе с участием нескольких популяций *B. × decipiens* и растущих поблизости родительских видов, что авторы настоящей работы планируют сделать в ближайшее время.

Среди растений *B. × decipiens*, собранных во Владимирской обл., чётко выделяются две формы, различающиеся по нижним листьям – с рассечённой листовой пластинкой (образцы de_3a, de_3b, de_3c) и с цельной листовой пластинкой (de_4a, de_4b). Как оказалось, эти формы имеют генетические различия, но образцы 4a и 4b по последовательностям участка ITS также не являются идентичными. В данном случае оценить, какая из форм ближе к *B. cernua*, а какая к *B. frondosa*, можно только с использованием статистических методов.

Растение, собранное на территории усадьбы Свиблово и на основании совокупности морфологических признаков определённое

как *B. × decipiens*, по участку ITS обладает очень высоким сходством с *B. cernua*. Однако в одном случае этот образец всё-таки обладает гетерозиготностью при нуклеотидных заменах, дифференцирующих *B. cernua* и *B. frondosa*, поэтому мы не можем сказать, что данная особь является формой *B. cernua*, по всей вероятности, это результат интрогрессивной гибридизации (рис. 2). Возможно, в случае интрогрессивной гибридизации образуются бэккроссы не только *B. × decipiens × B. cernua*, но и *B. × decipiens × B. frondosa*.

Интересно, что неоднозначные прочтения определённого нуклеотида наблюдаются и для всех образцов *B. frondosa* в одной и той же позиции, но они не связаны с нуклеотидными заменами у других таксонов (рис. 2). Не исключено, что сама *B. frondosa* является видом гибридогенного происхождения. Об этом, в частности, косвенно свидетельствует высокий полиморфизм этого вида в его естественном ареале.

На основании нуклеотидных последовательностей участка ITS в программе SplitsTree методом UPGMA построена дендрограмма (рис. 3). С высокой вероятностью (со 100%-й бутстреп-поддержкой) выделились две клады и отдельно – образец t_7 (*B. tripartita*). Одна клада отделилась по видовой принадлежности: образцы *B. frondosa* (fr_5a, fr_5b, fr_10a, fr_10b), а в другую вошли все образцы *B. × decipiens* и *B. cernua*, что говорит об их высоком сходстве.

По trnL-trnF участку хлоропластной ДНК образцы *B. × decipiens* и *B. cernua* не имеют различий (это касается всех растений, в том числе и собранных в разных регионах), тогда как *B. frondosa* от данных таксонов дифференцируют 6 замен по 1–2 нуклеотида и делеция из 7 нуклеотидов (рис. 4). *B. tripartita* имеет другую делецию (рис. 4), которая отсутствует у остальных таксонов, что ещё раз косвенно подтверждает её непричастность к гибридогенному происхождению *B. × decipiens*. Это означает, что аборигенная *B. cernua* является материнским видом, а *B. frondosa* – отцовским.

Дендрограмма, составленная методом UPGMA для хлоропластных участков ДНК

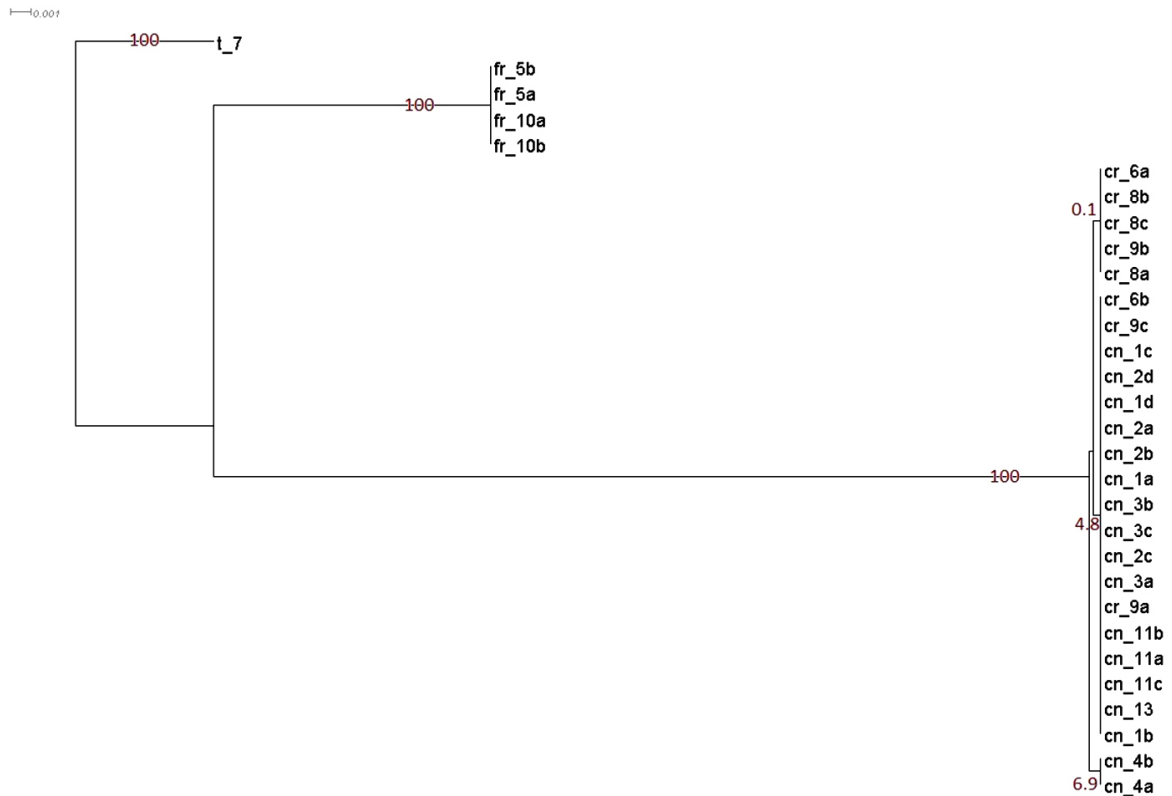


Рис. 3. Дендрограмма, построенная на основании анализа ITS участка ДНК различных таксонов *Bidens* с данными бутстреп-поддержки.

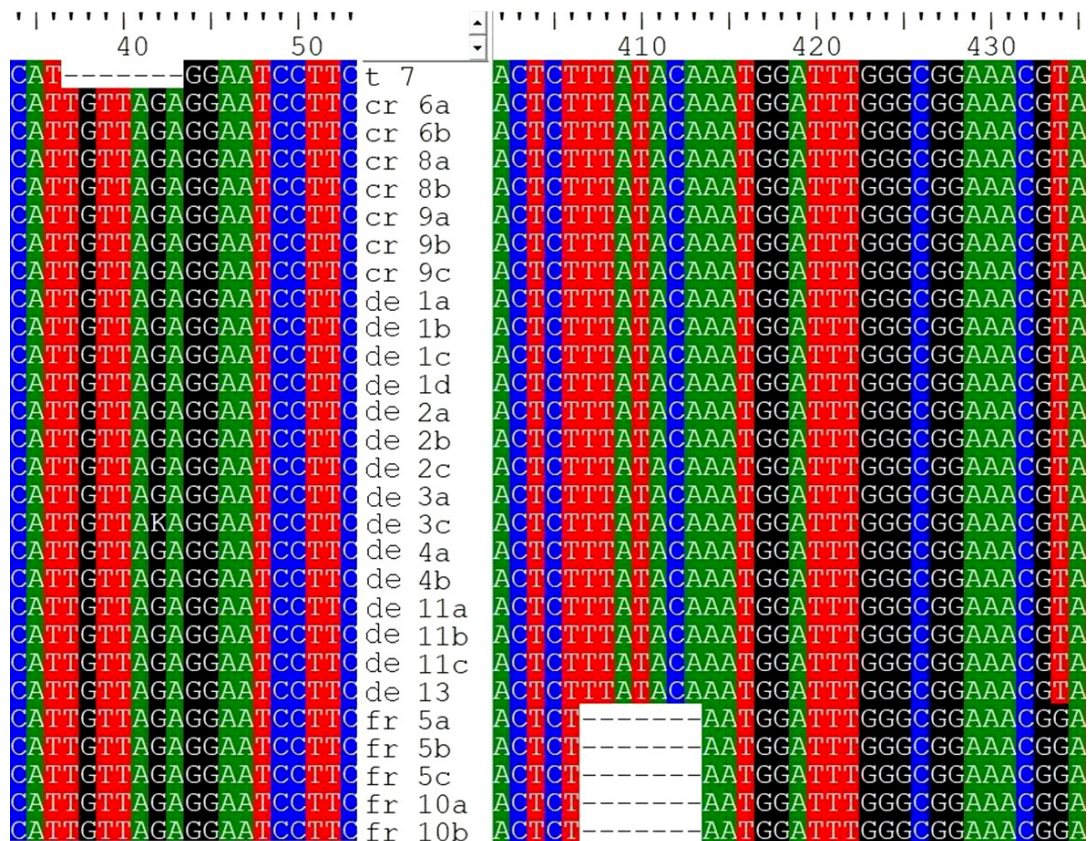


Рис. 4. Фрагменты межгенного спейсера trnL-trnF хлоропластной ДНК различных таксонов рода *Bidens*. Условные обозначения: А – аденин, G – гуанин, С – цитозин, Т – тимин, «-» – делеция.

показывает несколько другую картину. С вероятностью, близкой к 100%, выделились образцы *B. frondosa*, но по хлоропластному участку они показали больший полиморфизм, чем по ядерному. Так, сильнее оказались выражены внутривидовые различия между особями *B. frondosa* из Владимирской обл., чем различия между особями данного вида из разных популяций. Образец *B. tripartita* (t_7) отделился, как и при анализе участка ITS, что логично ввиду наличия делеции из 7 нуклеотидов, отсутствующей у остальных таксонов (рис. 5). *B. × decipiens* и *B. cernua* также вошли в одну кладу, но при этом внутри этой клады отделились все образцы *B. cernua*, кроме собранных в Беларуси, которые вошли в одну субкладу вместе со всеми образцами *B. × decipiens*, что показывает их существенное сходство.

По результатам анализа нуклеотидных последовательностей участков ITS и trnL-trnF все образцы разделились на несколько гаплотипов (рис. 6). При этом практически все образцы *B. × decipiens* (за исключением образца de_4b)

вошли в один гаплотип с несколькими образцами *B. cernua*, что подтверждает гипотезу о том, что этот вид является одним из родителей *B. × decipiens*. В случае с участком trnL-trnF все образцы *B. × decipiens* образовали один гаплотип (рис. 6, В), но при этом каждый образец *B. cernua* оказался отнесён к собственному отдельному гаплотипу, что говорит о высоком полиморфизме этого вида в естественном ареале. Исключение составляют белорусские образцы cr_9a, cr_9b, cr_9c, вошедшие в один гаплотип с образцами *B. × decipiens*.

Чужеродная *Bidens frondosa* входит в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов России [Виноградова и др., 2015; Самые опасные..., 2018], а гибриды чужеродных видов нередко оказываются не менее успешными в условиях новой родины, чем их родители [Zalapa et al., 2009]. Поэтому, несмотря на немногочисленность находок *B. × decipiens* в настоящее время, вид может представлять существенную угрозу флористическому разнообразию России в дальнейшем. В некоторых европейских странах этот вид уже вызывает

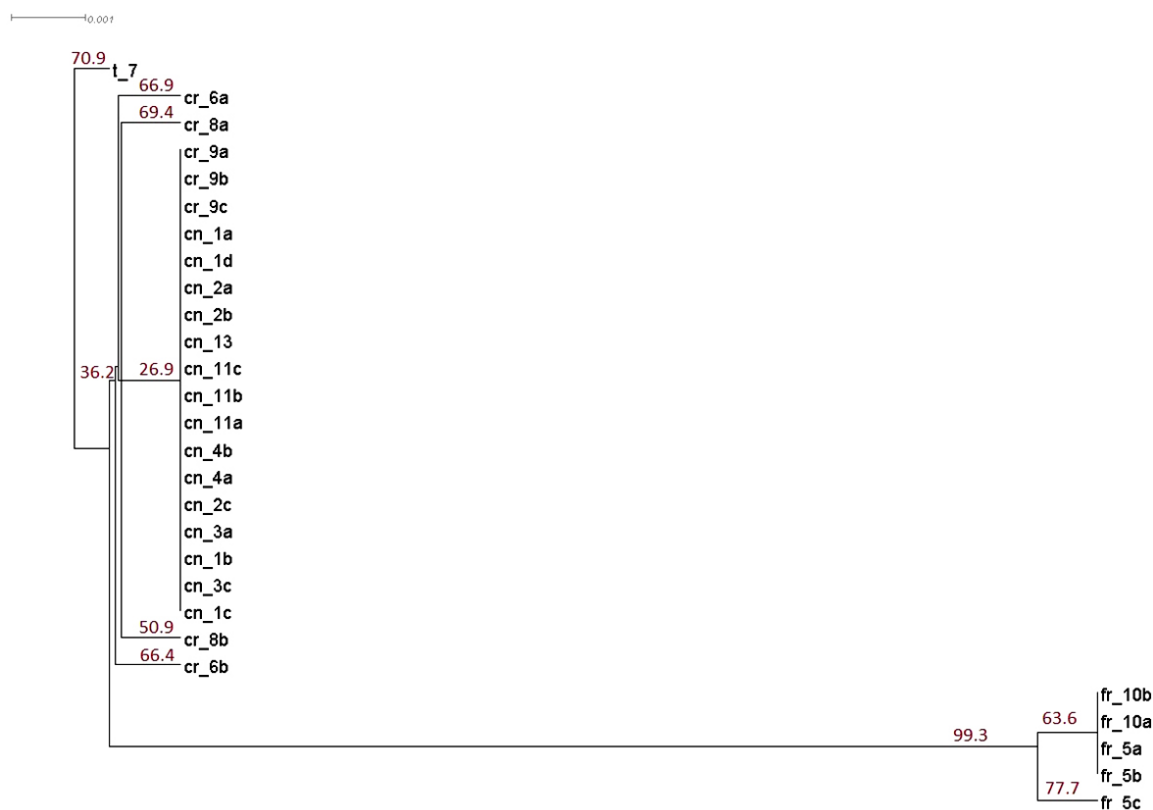


Рис. 5. Дендрогрaмма, построенная на основании анализа хлоропластного межгенного спейсера trnL-trnF различных таксонов *Bidens* с данными бутстреп-поддержки.

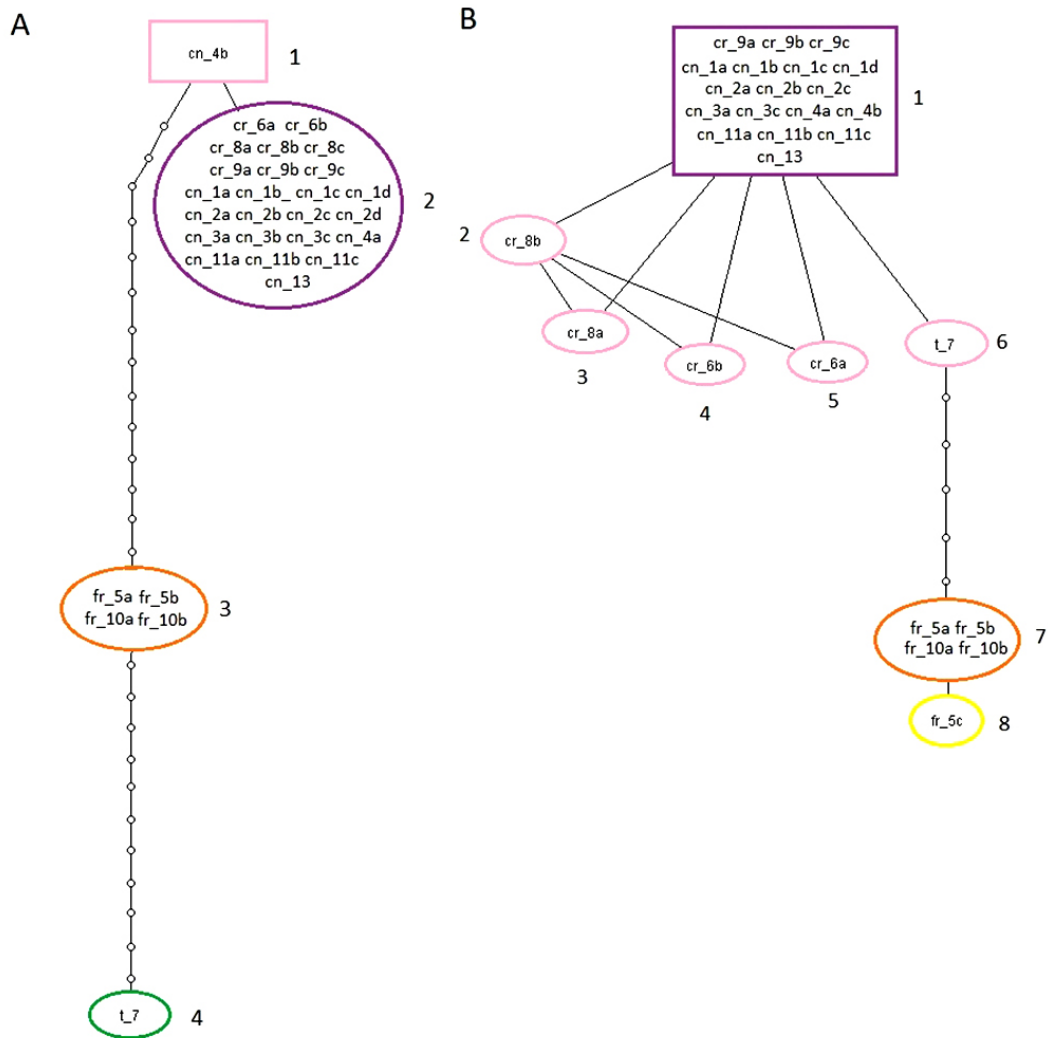


Рис. 6. Сети гаплотипов образцов рода *Bidens* по участкам ДНК: ядерный, ITS (А) и хлоропластный, trnL-trnF (В).

серьёзные опасения, например, в Испании *B. × decipiens* (указана как *B. connata*) ещё не широко распространена, но её уже включили в список потенциально инвазионных видов страны [Andreau, Vilà, 2010]. Швейцарскими ботаниками установлено, что при выращивании *B. × decipiens* совместно с редкими аборигенными видами череда опережала их в наборе биомассы, хотя в целом различия нельзя было назвать значительными [Dawson et al., 2012]. В последнее время *B. × decipiens* (под названием «*B. connata*») включена и в список инвазионных видов Беларуси [Растения-агрессоры..., 2017; Mialik, 2018].

Заключение

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что *B. × decipiens* отличается

низким полиморфизмом. Наиболее полиморфным таксоном является *B. cernua*, и мы можем предположить наличие интрогрессивной гибридизации *B. × decipiens* с материнским видом.

Анализ ITS и trnL-trnF последовательностей показал, что *B. × decipiens* имеет гибридогенное происхождение, и её материнским видом является аборигенная череда *B. cernua*, а отцовским, по всей вероятности, инвазионная *B. frondosa*. Сложности с однозначным определением отцовского вида заключаются в том, что в некоторых случаях мы наблюдаем очень мало неоднозначных прочтений (указывающих на гетерозиготность) в случае нуклеотидных замен, различающих родительские виды. По всей вероятности, *B. × decipiens* в нынешнем виде возникла уже путём интрогрессии, од-

нако стоит отметить, что морфологических различий между предполагаемыми гибридами (белорусские и калужские особи) и предполагаемыми бэкротами (московское растение и калининградские особи) не было выявлено.

Можно предложить и другое объяснение – в качестве второго родительского вида выступает не повсеместно распространившаяся в Европе *B. frondosa* var. *frondosa*, а какая-то другая форма, но тот факт, что в большинстве случаев популяции *B. × decipiens* произрастали совместно с популяциями *B. frondosa* var. *frondosa*, говорит не в пользу этой гипотезы. Стоит отметить, что и сама *B. frondosa*, возможно, является видом гибридного происхождения.

Несмотря на немногочисленность находок *B. × decipiens* в настоящее время, вид может представлять существенную угрозу флористическому разнообразию России в дальнейшем, поскольку он отмечен как инвазивный в ряде стран Европы.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН (№19–119012390082–6) при частичной поддержке гранта РФФИ №18–04–00411.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Борисова Е.А., Курганов А.А. Новые и редкие виды Ивановской области // Бот. журн. 2015. Т. 100. №5. С.504–507.
- Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В. и др. «Чёрная сотня» инвазивных растений России // Информационный бюллетень совета ботанических садов стран СНГ. 2015. Т. 4. № 27. С. 85–89.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. О возможности гибридного происхождения *Bidens connata* // XIII Московское совещание по филогении растений. 50 лет без К.И. Мейера. Матер. междунар. конф. (Москва, 2–6 февраля 2015 г.). М.: МАКС Пресс, 2015. С. 64–69.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. Гибридизация как фактор инвазивной активности чужеродных видов золотарника (*Solidago*) // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 1. С. 1–15.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. Длительность латенции как отражение микроэволюции растений во вторичном ареале // XIII Московское совещание по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера». Матер. междунар. конференции 2–6 февр. 2015 г. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 70–74.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Гибридизация некоторых чужеродных и аборигенных таксонов рода *Bidens* L. в Восточной Европе // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 406–412.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К., Шанцер И.А. Биоморфологические особенности и микроэволюция инвазивных видов рода *Bidens* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 4. С. 382–392.
- Галкина М.А., Махия Л.М., Виноградова Ю.К., Рябченко А.С. Морфологические особенности *Bidens connata* Muehl. ex Willd. в разных частях вторичного ареала (европейская часть России, Украина) // Интродукция растений. 2014. № 2 (62). С. 43–49.
- Галкина М.А., Рябченко А.С. О видах рода *Bidens* на берегах Милятинского водохранилища в Калужской области // Вестник Тв. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. 2013. Вып. 32. № 31. С. 75–83.
- ГенБанк (электронная база данных) // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). Проверено 29.03.2019.
- Растения-агрессоры. Инвазивные виды на территории Беларуси / Д.В. Дубовик и др. Минск: Беларуская Энциклапедыя імя Пятруся Броўкі, 2017. 192 с.
- Самые опасные инвазивные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. (<http://www.sevin.ru/Top100Worst/monograph.html>). Проверено 27.03.2019.
- Серёгин А.П. Важнейшие новые флористические находки во Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, вып. 3. С. 65–66.
- Скворцов В.Э., Григорьева О.В. *Bidens connata* Muehl. ex Willd. (Asteraceae) – новый вид для флоры России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 1. С. 65–67.
- Abbott R.J., James J.K., Milne R.I. et al. Plant introduction, hybridization and gene flow. // Philosophical Transactions of the Royal Society. 2003. No. 358. P. 1123–1132.
- Andreu J., Vilà M. Risk analysis of potential invasive plants of Spain // Journal for Nature Conservation. 2010. Vol. 18. Is. 1. P. 34–44.
- Bleeker W., Schmitz U., Ristow M. Interspecific hybridization between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity // Biological Conservation. 2007. Vol. 137. No. 2. P. 248–253.

- Crowe D.R., Parker W.H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in north-western Ontario // *Taxon*. 1981. Vol. 30. No. 4. P. 749–760.
- Dawson W., Fisher M., van Kleunen M. Common and rare plant species respond differently to fertilisation and competition, whether they are alien or native // *Ecology letters*. 2012. Vol. 15. Is. 8. P. 873–880.
- Ellstrand N.C., Shierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *Proc. Nat. Amer. Soc.* 2000. Vol. 97. No. 13. P. 7043–7050.
- Elton C.S. *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen, 1958. 212 p.
- Galkina M.A., Vinogradova Yu.K., Shanzer I.A. Biomorphological Features and Microevolution of the Invasive Species *Bidens* L. in European Russia // *Biology Bulletin*. 2015. Vol. 42. No. 4. P. 315–325.
- Gasso N., Basnou C., Vila M. Predicting plant invaders in the Mediterranean through a weed risk assessment system // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 463–476. DOI: 10.1007/s10530-009-9451-2/
- Global Plants on JSTOR // (<https://plants.jstor.org>). Проверено 29.03.2019.
- Jeschke J., Heger T. *Invasion biology: hypotheses and evidence*. CABI International, Wallingford. 2018. 190 p.
- Kubešová M., Moravcová L., Suda J., Jarošík V., Pyšek P. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora // *Preslia*. 2010. Vol. 82. P. 81–96.
- Mayorov S.R., Vinogradova Yu.K. Formation of secondary distribution range and intraspecific variability of *Bidens connata* // 12th Reunion on Ecology and Management of Alien Plant Invasions. 22–26 Sept. 2013. Pirenopolis, Brazil, 2013. P. 119.
- Mialik A. Invasive species of the flora of the central part of the Belarusian Polesye // *Actual Environmental Problems: Proceedings of the VIII International Scientific Conference of young scientists, graduates, master and PhD students, November 22–23 2018, Minsk, Republic of Belarus/ ISEI BSU*; edited by S.A. Maskevitch, S.S. Poznjak. Minsk, 2018. P. 131–132.
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Vilà M. More than “100 worst” alien species in Europe // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 1611–1621. doi: 10.1007/s10530-017-1651-6.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Molecular Biology*. 1985. No. 5. P. 69–76.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III // *American Journal of Botany*. 2007. Vol. 94. No. 3. P. 275–288.
- Sherff E.E. The genus *Bidens* // *Publications of Field Museum of natural history. Botan. Ser. V. XVI*. Chicago, USA, 1937. P. 16–74.
- Sherff E.E. Further notes on the distribution of *Bidens connata* vars. *pinnata* and *gracilipes* // *Rhodora*. 1962. Vol. 64. No. 757. P. 23–28.
- Strother J.L., Weedon R.R. *Bidens* Linnaeus, Sp. Flora of North America. Oxford: Univ. Press, 2006. Vol. 21. P. 205–206.
- Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P. Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra* // *American Journal of Botany*. 2009. No. 96. P. 1116–1128.

ON THE ISSUE OF HYBRIDOGENIC ORIGIN OF *BIDENS* × *DECIPIENS* WARNST.

© 2019 Galkina M.A.*, Vinogradova Yu.K.**

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 127276, Russia;
e-mail: *mawa.galkina@gmail.com, **gbsad@mail.ru

By analyzing the nucleotide sequences of the ITS nuclear site, the hybrid origin of the *Bidens* × *decipiens* species, previously referred to the North American alien species *B. connata*, was confirmed. The name “*B. connata*” is indicated as ineligible for a taxon that does not grow in North America. Previously, we tested the hypothesis of hybrid origin of *B. × decipiens* using the ISSR analysis and revealed that *B. × decipiens* can be considered as a complex of hybrids and backcrosses of *B. cernua* and *B. frondosa*. Analysis of the ITS nuclear site and the trnL-trnF chloroplast site confirmed the hybrid origin of this taxon and made it possible to establish that *B. cernua* is the maternal species, and *B. frondosa* with a high probability is the paternal species of the taxon.

Key words: invasion, hybridization, *Bidens*, ITS site, chloroplast trnL-trnF site.

УДК 595.132.1(285.247.413.5)

ПЕРВАЯ НАХОДКА НЕМАТОДЫ *EUSTRONGYLIDES EXCISUS* (DORYLAIMEA: DIOSTORHUMATIDAE) У РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2019 Жохов А.Е., Пугачёва М. Н.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок, Ярославская обл., 152742, Россия
e-mail: aezhokhov@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.02.2019. После доработки 27.05.2019. Принята к публикации 19.08.2019.

Личинка нематоды *Eustrongylides excisus* (один экземпляр) впервые найдена у ерша в Рыбинском водохранилище (Ярославская обл., Россия) в 2015 г. Появление этой нематоды в водохранилище связано с расширением ареала большого баклана – её основного дефинитивного хозяина. *E. excisus* – это ещё один вид паразита, расширяющий свой ареал на север в бассейне Волги.

Ключевые слова: нематода, *Eustrongylides excisus*, расширение ареала, паразиты рыб, Волга.

Введение

Взрослые нематоды *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 паразитируют в стенке железистого желудка большого *Phalacrocorax carbo sinensis* (Blumenbach, 1798) и малого *Phalacrocorax pygmaeus* (Palass, 1773) бакланов, розового *Pelecanus onocrotalus* L., 1758 и кудрявого *Pelecanus crispus* Bruch, 1832 пеликанов, а также у каспийского тюленя *Phoca caspica* Gmelin, 1788. У рыб паразитируют личинки третьей и четвёртой стадии [Карманова, 1968]. Личинки третьей стадии локализируются в полости тела рыб в свободном состоянии или свернувшись кольцом под тонкой серозной оболочкой на поверхности внутренних органов. Личинки четвёртой стадии почти всегда образуют соединительнотканную капсулу, которые локализируются в полости тела. Рыбы служат для этой нематоды вторым промежуточным и резервуарным хозяевами [Карманова, 1968].

В дельте Волги личинки *Eustrongylides excisus* были найдены у 33 видов рыб [Семёнова и др., 2007; Чепурная, 2010], в Волгоградском водохранилище – у судака, щуки, язя, жереха и белуги [Богданова, 1958; Богданова, 1961; Решетникова, 1967; Донцов, Марков, 1981]. В период 2009–2015 гг. личинки *E. excisus* были

обнаружены в Саратовском водохранилище у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) и бычка-головача *Ponticola gorlap* (Iijin, 1949) [Минеева, 2018]. Выше по Волге эта нематода ранее не встречалась [Жохов, Молодожникова, 2008]. В литературе есть указание о находке личинок *E. excisus* у окуня в озёрах Лозское и Азатское, Вологодская обл. [Тирахов, 1998]. Мы сомневаемся в правильности определения этих нематод, так как большой баклан здесь не встречался. Скорее всего, речь идёт о личинке другого вида, *Eustrongylides tubifex* (Nitzsch in Rudolphi, 1819). Ранее мы нашли личинок *E. tubifex* у окуня и ерша в озёрах Дарвинского заповедника, Вологодская обл. [Жохов, Тютин, 1994]. Их присутствие здесь связано с гнездованием чернозобой гагары *Gavia arctica* L., 1758.

Материал и методы

При изучении паразитов ерша в нижнем течении р. Ильдь (приток р. Сутки, впадающей в Волжский плёс Рыбинского водохранилища, 58°00'27" с. ш., 38°14'37" в. д.) в феврале 2015 г. у одной из 112 рыб в полости тела была найдена капсула с личинкой *Eustrongylides excisus*. Из различных участков Волжского плёса водохранилища в период с 2014 по 2018 г. было иссле-

довано 328 окуней и 101 бычок *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837). У них нематоды *E. excisus* не обнаружены. Во время рейса на научно-исследовательском судне «Академик Топчиев» в августе 2017 г. из Саратовского, Куйбышевского и Чебоксарского водохранилищ было исследовано 26 судаков и 3 сома, у которых нематоды также не найдены.

Результаты и обсуждение

Описание личинки (рис. 1). Капсула и сама личинка-IV имели красноватую окраску. Длина тела личинки 21 мм, ширина в середине тела 0.234 мм, длина ротовой полости 0.092 мм, длина пищевода 5.29 мм. На расстоянии 0.123 мм от головного конца тела находится нервное кольцо, позади которого видны 7 цервикальных желёз (рис. 1А). На головном конце расположены два ряда папилл. Анус терминальный.

Основным хозяином *Eustrongylides excisus* считается большой баклан [Карманова, 1968], заражённость которого в дельте Волги может достигать 90% [Карманова, 1968; Семёнова и др., 2007]. Резервуарными хозяевами выступают рыбы-ихтиофаги, среди последних – в первую очередь окунь [Карманова, 1968].

Появление этой нематоды в Рыбинском водохранилище связано с расширением ареала большого баклана в Волжском бассейне. Материковый подвид большого баклана *Phalacrocorax carbo sinensis* встречается по побережьям Балтийского, Чёрного, Азовского и Каспийского морей, на оз. Байкал, в Приморье. Материковый подвид в последние годы расширяет свой ареал на север [Луговой, 2011]. В бассейне Волги северная граница гнездового ареала большого баклана ранее доходила до Волгограда [Дементьев и др., 1951]. С 2000-х гг. большой баклан стал многочисленным в различных участках Саратовского и Куйбышевского водохранилищ, вплоть до устья р. Камы. Имеются данные о его гнездовании здесь [Ладанов, 2016]. Последнее десятилетие большой баклан постоянно наблюдался на Рыбинском водохранилище, его гнёзда найдены на территории Дарвинского заповедника и в районе п. Борок (устье р. Латки, Волжский плёс водохранилища) [Павлов Д.Д., личное

сообщение]. Расширение гнездового ареала баклана на север, как и большой белой цапли [Петрова, Павлов, 2016], связано с потеплением климата.

Появление нематоды *Eustrongylides excisus* в Рыбинском водохранилище может быть трево-

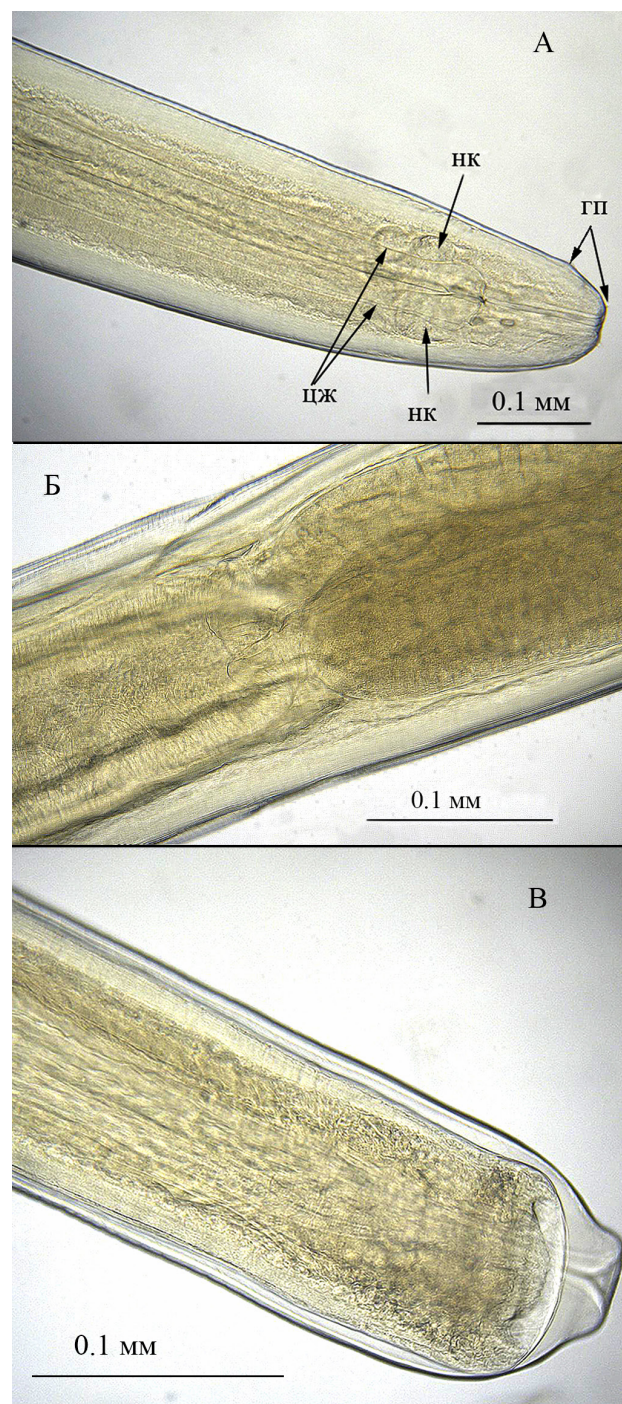


Рис. 1. *Eustrongylides excisus*, личинка 4-й стадии, самка, из ерша: А – головной конец; Б – область перехода пищевода в кишечник; В – хвостовой конец; нк – нервное кольцо; гп – головные папиллы; цж – цервикальные железы.

жным сигналом для эпизоотологической ситуации в водоёме. Личинки *E. excisus* патогенны для рыб. Локализуясь в мышцах, в стенке желудка и кишечника рыб-ихтиофагов, личинки вызывают сильное уплотнение и гиперемиию тканей; у осетровых происходит разрушение тканей; у окуней локализация цист в яичниках приводит к кастрации [Карманова, 1968].

Заключение

Подводя итог, хочется отметить, что присутствие многочисленных стай большого баклана на водохранилищах Волги наблюдается в течение уже примерно 15 лет, но это не привело к широкому распространению *Eustrongylides excisus* – обычного для него паразита. Единичные находки личинок нематоды сделаны только у мелких бентосоядных рыб (ёрш, бычки) в Рыбинском и Саратовском водохранилищах. *E. excisus* – это ещё один вид паразита, который расширяет свой ареал в бассейне Волги.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (тема № 0122-2014-0007).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Богданова А.Е. Сезонные изменения паразитофауны щуки и леща р. Волги // Работы по гельминтологии. К 80-летию акад. К. И. Скрябина. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 72–78.

Богданова Е.А. Паразитофауна некоторых промысловых видов рыб Волги до образования Сталинградского

водохранилища // Тр. совещ. Ихтиологической комиссии АН СССР. 1961. Вып. 10. С. 169–177.

Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Птушенко Е.С., Спангенберг Е.П., Судилова А.М. Птицы Советского Союза / Отв. ред. Г.П. Дементьев, Н.А. Гладков. М.: Советская Наука, 1951. Т. 1. 652 с.

Донцов Ю.С., Марков Г.С. Влияние зарегулирования Дона на паразитофауну судака // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1981. С. 17–24.

Жохов А.Е., Молодужникова Н.М. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. V. Нематоды (Nematoda) и волосатики (Gordiacea) // Паразитология. 2008. Т. 42, № 2. С. 114–128.

Жохов А.Е., Тютин А.В. Паразитофауна рыб в условиях acidификации озёр // Структура и функционирование экосистем acidных озёр. Тр. ИБВВ РАН. СПб.: Наука, 1994. Вып. 70 (73). С. 186–201.

Карманова Е.М. Диоктофимидеи животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии. М.: Наука, 1968. Т. 20. С. 103–119.

Ладанов В. Нашествие большого баклана (Электронный документ). 2016 // Птицы Среднего Поволжья // (<http://volgabirds.ru/home/novosti/70-nashestvie-bolshogo-baklana>). Проверено 20.01.2019.

Луговой А.Е. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные / В.А. Андронов, Т.Б. Ардамацкая, Ю.Б. Артюхов и др. Отв. ред.: С.Г. Приклонский, В.А. Зубакин, Е.А. Коблик. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 54–83.

Минеева О.В. Нематоды бычковых рыб (Perciformes, Gobiidae) в Саратовском водохранилище // Известия Самарского НЦ РАН. 2018. Т. 20. № 2. С. 67–72.

Петрова О.Р., Павлов Д.Д. Первое обнаружение гнездовой большой белой цапли *Casmerodius albus* в Ярославской области // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 2. С. 128–133.

Решетникова А.В. Паразиты рыб нижнего бьефа Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС // Тр. Волгоград. отд. ГОСНИОРХ. 1967. Т. 3. С. 299–320.

Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря: Монография / Астраханский гос. техн. ун-т. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 558 с.

Тирахов А.Д. Паразиты рыб озёр Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1998. 158 с.

Чепурная А.Г. Фауна паразитов рыб в разнотипных водоёмах Нижнего Поволжья // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2010. № 1. С. 62–65.

FIRST RECORD OF *EUSTRONGYLIDES EXCISUS* (DORYLAIMEA: DIOCTOPHYMATIDAE) IN FISH OF THE RYBINSK RESERVOIR

© 2019 Zhokhov A.E., Pugacheva M.N.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, Yaroslavl oblast, 152742, Russia
e-mail: aezhokhov@yandex.ru

The data on the find of *Eustrongylides excisus* larvae-IV in 2015 from ruff of the Rybinsk Reservoir (Yaroslavl oblast, Russia) are presented. The appearance of this nematode in the reservoir is associated with the expansion of the range of the cormorant, its main definitive host. *E. excisus* is another parasite species with northward expansion in the Volga Basin.

Key words: nematode, *Eustrongylides excisus*, expansion of the range, fish parasites, Volga.

УДК 574.587(275.2):591

РАССЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ И КАМЫ

© 2019 Лазарева В.И.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия;
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2019. После доработки 24.08.2019. Принята к публикации 29.08.2019

В августе 2015–2017 гг. исследован зоопланктон восьми водохранилищ р. Волги и незарегулированного участка реки между городами Волгоград и Астрахань, а также трёх водохранилищ Камы. Понто-каспийские виды обнаружены в Волге ниже г. Казани (южнее 55°32' с. ш.) и в р. Каме от устья до верховьев Камского водохранилища (59°20' с. ш.). В волжских водохранилищах зарегистрировано шесть вселенцев (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi* и *Podonevadne trigona ovum*), в камских – три (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*). Впервые установлено, что копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* расселились и натурализовались на акватории всех трёх камских водохранилищ (в пределах 1000 км от Волги), кладоцера *Cercopagis pengoi* сформировала разорванный ареал с группировками местообитаний в устьевой области Камы (55°12' – 55°26' с. ш.) и севернее, вблизи г. Перми (57°53' – 58°26' с. ш.). Граница ареалов *Calanipeda aquaedulcis*, *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* сдвинулась к северу по Волге на 300–400 км и на 300 км по Каме, они заселили почти всё Куйбышевское водохранилище за исключением верховьев его Волжского плёса. Не отмечено расширение ареала кладоцеры *Podonevadne trigona ovum*, которая найдена только в Волгоградском водохранилище (46°18' с. ш.). Обнаружено, что к 2017 г. средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis* стала обычной (встречаемость в более 90% проб), локально многочисленной в Волге от г. Астрахани (52° с. ш.) до устья Камы (55°12' с. ш.) и в Каме от устья до верховьев Камского плёса Куйбышевского водохранилища (55°24' с. ш.). Окончательно установлено, что в Волге и Каме обитает новый вид *Eurytemora caspica* (описан в 2013 г.), а не *E. affinis*, как это считали ранее. Обсуждаются перспективы дальнейшего расселения понто-каспийских видов вверх по рекам Волге и Каме, а также их значение в зоопланктоне водоёмов.

Ключевые слова. Реки Волга и Кама, водохранилища, понто-каспийские вселенцы, расселение, обилие, популяционные характеристики.

Введение

С 1960-х гг. в Северном полушарии отмечают повышение температуры воздуха и воды водоёмов, в России начало потепления датируют 1976 г., причём темп потепления здесь выше, чем в Западной Европе [Доклад..., 2019]. На примере Рыбинского вдхр. показано, что в 1976–2015 гг. на 20 сут увеличилась продолжительность безлёдного периода и на 14 сут «биологического лета» – периода с температурой воды выше 10 °С, а средняя температура воды в июле возросла на 0.9 °С

[Законнова, Литвинов, 2016]. Зарегистрирован рост уровня минерализации вод Волги, которая к 2015 г. возросла в среднем на 50 мг/л по сравнению с 1960–1970 гг. [Цельмович, Отюкова, 2018]. Это важно для натурализации солоноватоводных форм. Вызванное потеплением климата изменение среды обитания создаёт предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [Биологические инвазии..., 2004; Occhipinti-Ambrogi, 2007]. Основными векторами расселения чужеродных видов считают гидростроительство,

преднамеренную интродукцию, судоходство и аквакультуру [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Биологические инвазии..., 2004; Gollasch, 2006]. Натурализация зоопланктонных видов-вселенцев происходит успешнее в условиях высокого трофического статуса экосистем и пресса планктофагов [Дгебуадзе и др., 2006]. В настоящее время трофность экосистем водохранилищ волжского каскада достаточно высока. По содержанию хлорофилла *a* фитопланктона водоёмы Средней Волги и Камы характеризуются как эвтрофные или близкие к эвтрофным, а Нижней Волги – как мезотрофные [Беляева и др., 2018; Минеева, Макарова, 2018].

Из планктонных ракообразных до зарегулирования вверх по Волге до г. Саратова проникал один вид *Heterocope caspia* Sars, 1897 [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. После заполнения в 1955–1960 гг. Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ северной границей распространения этого вида стала зона слияния вод Волги и Камы, с середины 1960-х гг. в обоих этих водоёмах гетерокопа стала массовой в тёплое время года [Волга и её жизнь, 1978; Тимохина, 2000]. В 1960-х гг. в Волгоградское вдхр. вселилась *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 [Вьюшкова, Гурова, 1968], а в 1970 г. – *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) [Вьюшкова, 1971]. В середине 1970-х в Волге впервые появился *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), которого обнаружили в приплотинном участке Куйбышевского вдхр. и который до середины 2000-х встречался крайне редко [Романова, 2010]. В середине 2000-х гг. этот вид заселил расположенные ниже по каскаду Саратовское и Волгоградское водохранилища и стал постоянным обитателем нижней части Куйбышевского [Бычек, 2008; Роров, 2011]. В начале 1980-х гг. в Куйбышевском вдхр. появилась *Eurytemora* cf. *affinis* (Рорре, 1880), с 1984 г. вид доминировал среди калянид в первой половине лета [Тимохина, 2000]. В 2000-х гг. он отмечен как обычный (встречаемость >40%) в Саратовском вдхр. [Попов, 2007; Мухортова, 2011]. В 2015 г. было установлено [Лазарева и др., 2018а], что в Волге и Каме обитает не *E.* cf. *affinis*,

а новый вид *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013, выделенный из группы видов «*affinis*» [Sukhikh, Alekseev, 2013]. Последним понто-каспийским рачком, вселившимся и натурализовавшимся в Волге, стала *Podonevadne trigona ovum* (Zernov, 1901), которую в Волгоградском вдхр. регистрируют с начала 2000-х гг. [Малинина, 2003].

Из представленного краткого обзора следует, что после создания водохранилищ на Нижней Волге началось быстрое продвижение вверх по реке солоноватоводных понто-каспийских ракообразных, чему весьма способствовало интенсивное судоходство. Одни вселенцы (*P. t. ovum* и *Cornigerius m. maeoticus*) представлены в Волге исключительно понто-азовскими формами [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987], которые, вероятно, проникли в реку из Азовского моря и Цимлянского вдхр. по каналу Волга – Дон, строительство которого закончилось в начале 1950-х., – другие (*Calanipeda aquaedulcis*) могли вселиться также из северного Каспия.

К началу 2010-х гг. четыре вселенца (копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*, а также клadoцеры *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*) заселили Волгоградское, Саратовское и Куйбышевское водохранилища (клагоцеры только нижнюю, южную часть последнего) [Бычек, 2008; Мухортова, 2011; Роров, 2011]. Средиземноморскую копеподу *Calanipeda aquaedulcis* изредка отмечали в Нижней Волге [Роров, 2011; Романова и др., 2016]. В конце 2010-х гг. клadoцера *Podonevadne trigona ovum* находили в Волгоградском и Саратовском водохранилищах [Malinina, Kolozin, 2017]. О вселении понто-каспийских видов в камские водохранилища ранее не сообщалось [Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Истомина и др., 2016].

Летом 2015–2017 гг. Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН проведены четыре больших маршрутных экспедиции по Волге от верхней части Ивановского вдхр. до г. Астрахани, в августе 2016 г. обследованы все три водохранилища Камы. Цель исследования – выявить новые места находок вселенцев из Каспийского и Азовского морей,

оценить их встречаемость и обилие, изучить структуру популяции и особенности биологии в Волге и Каме.

Материал и методы

В Волго-Камском каскаде 11 водохранилищ, восемь из них (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) расположены на р. Волге, три (Камское, Воткинское и Нижнекамское) – на р. Каме. Сток из камских водоёмов поступает в Камский плёс Куйбышевского вдхр. Создание Волго-Камского каскада завершилось в начале 1980-х гг. после заполнения Нижнекамского (1979 г.) и Чебоксарского (1981 г.) водохранилищ [Эдельштейн, 1998]. Выделяют Верхнюю Волгу, нижней границей которой служит плотина Рыбинской ГЭС, Среднюю Волгу с южной границей по Жигулёвской ГЭС и Нижнюю Волгу, включающую два водохранилища (Саратовское и Волгоградское) и участок незарегулированной реки ниже Волжской ГЭС [Волга и её жизнь, 1978; Эдельштейн, 1998].

В статье представлены результаты обследования зоопланктона всех восьми водохранилищ Волги в августе 2015–2017 гг. и незарегулированного участка Нижней Волги между городами Волгоград и Астрахань в августе 2017 г, а также трёх водохранилищ Камы в августе 2016 г. Пробы отбирали преимущественно в пелагиали по 8–20 станций на каждом водоёме (всего более 130 станций), в 2017 г. дополнительно обследовали устьевые области крупных притоков. Подробное описание точек отбора проб, общей схемы работ и гидрофизических параметров вод водохранилищ приведено в статье Лазаревой с соавторами [2018в]. Концентрацию растворённого кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли ручными зондами YSI ProODO и YSI-85 и (YSI, Inc., USA).

Ракообразных учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеей 105 мкм), облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоёма. Сборы фиксировали 4%-м формалином

и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию проводили с использованием работ [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010; Sukhikh, Alekseev, 2013].

Вертикальное распределение зоопланктона исследовали с помощью большого (10 л) планктобатометра Дьяченко-Кожевникова. Облавливали последовательно весь столб воды от поверхности до дна с шагом 1 м. Сборы интегрировали по четырём горизонтам (0–5 м, 6–10 или 11 м, 11–15 или 12–20 м и 16–21 или 21–32 м) в зависимости от глубины в точке отбора проб и вертикального распределения кислорода. В пробах определяли численность, биомассу ракообразных и отдельно – популяций вселенцев, их встречаемость, линейные размеры особей и индивидуальную плодовитость самок.

Результаты исследования

Условия обитания вселенцев. Понто-каспийские вселенцы обнаружены в трёх водохранилищах Волги (Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) и участке реки ниже г. Волгограда, а также во всех водохранилищах Камы (рис. 1). Все водохранилища, в которых найдены чужеродные виды, крупные (более 1000 км²), глубокие (средняя глубина более 6 м, максимальная до 41 м) с высокой (выше 4 раз в год) и очень высокой (до 19 раз в год) скоростью водообмена (табл. 1).

Глубина в точках отбора проб в русле р. Камы варьировала от 8 до 23 м, средние её значения в трёх камских водохранилищах были близки (11–16 м). Прозрачность воды по белому диску составляла 90–170 см. Цветность была низкой 25–45 град. Cr–Co, наибольшие значения отмечены в Воткинском вдхр. Уровень pH воды водохранилищ Камы изменялся в пределах 7.8–8.6. Глубина в русле Волги ниже её слияния с Камой составляла 6–28 м, средние её значения для отдельных водохранилищ 14–18 м, для незарегулированного участка Волги – 12 м. Прозрачность воды варьировала в пределах 70–220 см, минимальные значения

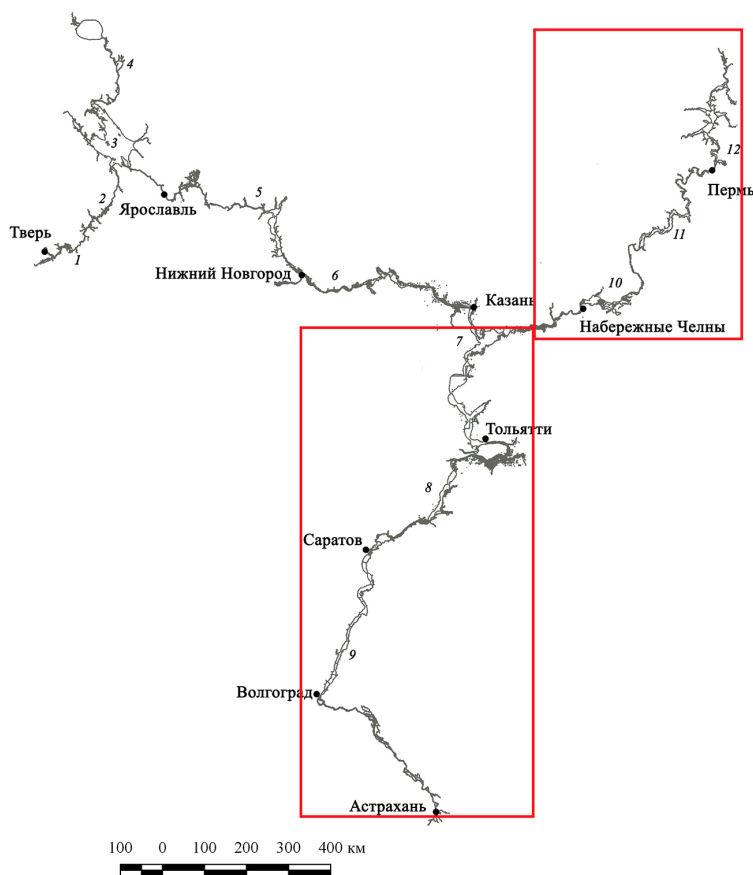


Рис. 1. Карта-схема водохранилищ Волго-Камского каскада и районы (красный контур) обнаружения понто-каспийских видов зоопланктона. Водохранилища: 1 – Ивановское, 2 – Угличское, 3 – Рыбинское, 4 – Шекснинское, 5 – Горьковское, 6 – Чебоксарское, 7 – Куйбышевское, 8 – Саратовское, 9 – Волгоградское, 10 – Нижнекамское, 11 – Воткинское, 12 – Камское.

отмечены ниже г. Волгограда. Цветность воды снижалась вниз по течению реки от 50–60 град. Сг–Со в Куйбышевском вдхр. до 30–35 град. Сг–Со в незарегулированном участке нижней Волги. Уровень рН воды повсеместно был высоким 8.1–9.0. Электропроводность вод водохранилищ, отражающая общее содержание

солей, в летнюю межень варьировала в Каме в пределах 270–490 мкСм/см, в Волге – 315–395 мкСм/см, её максимальные значения отмечены в Камском и Куйбышевском водохранилищах.

Летом прогрев вод водохранилищ возрастает с севера на юг, среднемноголетние значения температуры поверхности воды минимальны в

Таблица 1. Общая характеристика водохранилищ Волги и Камы, в которых найдены виды-вселенцы [по: Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998].

| Водохранилище | Годы заполнения | Площадь, км ² | Глубина, м | | K _{вод} , год ⁻¹ |
|---------------|-----------------|--------------------------|------------|--------------|--------------------------------------|
| | | | средняя | максимальная | |
| Камское | 1954–1956 | 1915 | 6.4 | 30 | 4.4 |
| Воткинское | 1961–1964 | 1120 | 8.4 | 28 | 5.7 |
| Нижнекамское | 1979–1981 | 1000 | 8.0 | 14 | 6.6 |
| Куйбышевское | 1955–1957 | 6150 | 9.3 | 41 | 4.2 |
| Саратовское | 1967–1968 | 1830 | 7.0 | 31 | 19.1 |
| Волгоградское | 1958–1960 | 3117 | 10.0 | 41 | 8.0 |

Примечание. K_{вод} – коэффициент условного водообмена, год⁻¹.

Камском вдхр. (18.0 °С) и максимальны в Нижней Волге (22.5 °С) [Многолетние данные..., 1988; Литвинов, Рощупко, 1993]. В конце августа 2015 г. температура воды в Средней и Нижней Волге была на 1.5 °С ниже нормы для этого месяца, а в те же сроки 2016–2017 гг. – существенно (на 1.4–4.4 °С в Волге и на 5–6 °С в Каме) выше нормы. Наиболее сильно (выше 24 °С) вода прогревалась летом 2016 г. Температура придонной воды во всех водохранилищах была лишь на 0.1–2.3 °С ниже, чем у поверхности. Наибольшую разницу между поверхностной и придонной температурой воды (3–7 °С) регистрировали в условиях прямой стратификации на глубоководных (13–24 м) участках в Камском и Воткинском водохранилищах, её минимальные значения у дна составляли 18–21 °С.

Встречаемость вселенцев. В 2015–2017 гг. в волжских водохранилищах обнаружено шесть солоноватоводных понто-каспийских видов, в камских – три вида (табл. 2). Наибольшее количество вселенцев выявлено в Куйбышевском (5 видов) и Волгоградском (6 видов) водохранилищах. В незарегулированном участке Нижней Волги найдено три вида, в остальных водоёмах – по 2–3. Большинство вселенцев не поднимались по Волге выше старого устья Камы (1660 км от Каспия), исключение составили *Cornigerius maeoticus* и *Heterocope caspia*, обнаруженные в Волжском плёсе Куйбышевского вдхр. ниже г. Казани (55° с. ш.).

В 2016 г. впервые отмечены *H. caspia* (рис. 2) и *Eurytemora caspica* (рис. 3) в Камском плёсе Куйбышевского вдхр. и во всех трёх камских водохранилищах до устья р. Кондас (Камское вдхр., 59° с. ш., около 2700 км от Каспия), *Calanipeda aquaedulcis* (рис. 4) расселилась только до устьевой области Камы до 55°24' с. ш. (табл. 3). Копеподы *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Calanipeda aquaedulcis* заселили фактически всю Волгу ниже устья Камы, лишь в Саратовском вдхр. *Eurytemora caspica* в указанные годы не найдена (табл. 4). Кладоцера *Cornigerius maeoticus* (рис. 5 в) sporadически встречалась в Волгоградском, Саратовском и Куйбышевском водохранилищах, вид не обнаружен в верхней части Волжского плёса Куйбышевского вдхр. и в незарегулированном участке Волги ниже г. Волгограда. Крупный рачок *Cercopagis pengoi* (рис. 5 а) отмечен в Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах (кроме Волжского плёса последнего), а также в верховье Воткинского и приплотинном участке Камского водохранилища (до 58° с. ш.). *Podonevadne trigona ovum* (рис. 5 б) найдена только в верхнем участке Волгоградского вдхр. (табл. 4).

В зоне слияния Волги с Камой сформировалась чёткая граница смены северного комплекса фауны ракообразных южным, представленным в основном чужеродными видами. Некоторые из них (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*) формировали в августе

Таблица 2. Встречаемость понто-каспийских чужеродных видов в водохранилищах Волги и Камы летом 2015–2017 гг.

| Вид | Водохранилища | | | | | | |
|--|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | Ка | Вот | НКа | Ку | С | Вол | НВ |
| <i>Heterocope caspia</i> | +++ | +++ | +++ | +++ | +++ | +++ | +++ |
| <i>Eurytemora caspica</i> | +++ | +++ | ++ | ++ | – | ++ | ++ |
| <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | – | – | – | ++ | ++ | ++ | +++ |
| <i>Cornigerius maeoticus maeoticus</i> | – | – | – | ++ | ++ | + | – |
| <i>Cercopagis pengoi</i> | + | + | – | + | – | + | – |
| <i>Podonevadne trigona ovum</i> | – | – | – | – | – | + | – |
| Всего видов: | 3 | 3 | 2 | 5 | 3 | 6 | 3 |

Примечание. Водохранилища: Ка – Камское, Вот – Воткинское, НКа – Нижнекамское, Ку – Куйбышевское, С – Саратовское, Вол – Волгоградское, НВ – незарегулированная Нижняя Волга. Встречаемость: +++ – вид встречается в большинстве проб (>80%), ++ – обычен (30–79% проб), + – редок (<30% проб), «–» – вид не обнаружен.

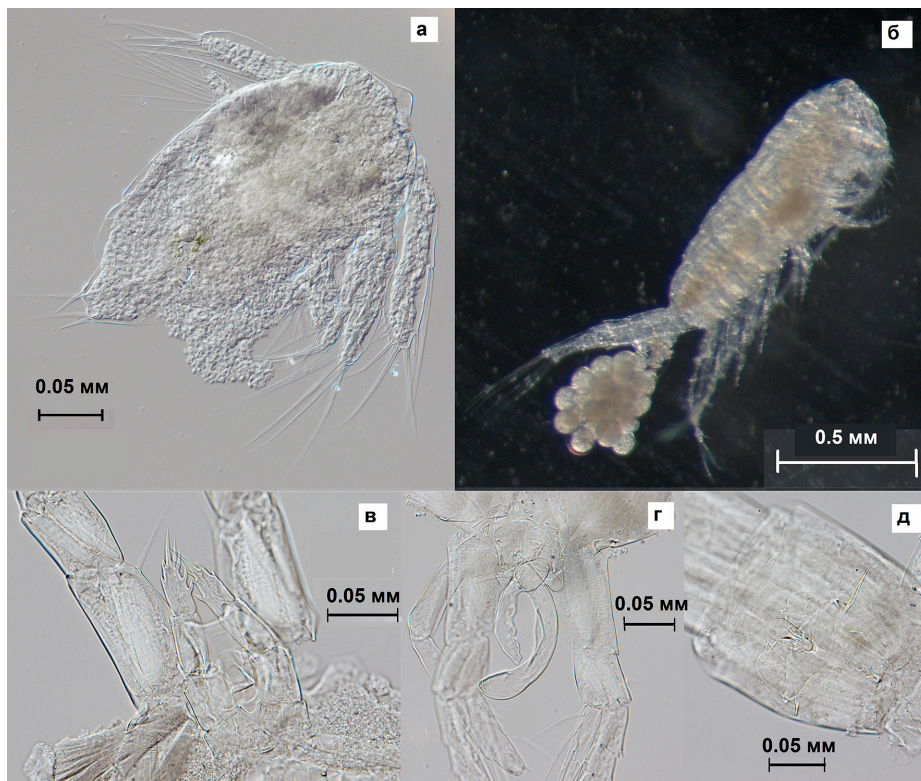


Рис. 2. Науплиус (а), взрослая самка с яйцевым мешком (б), строение пятой пары ног (P5) самки (в) и самца (г), генитальный сегмент с генитальной пластинкой самки (д) *Heteroscope caspia* из р. Волги.



Рис. 3. Самка (а), самец (б), вооружение заднего края науплиуса (в), строение P5 самца (г) и самки (д) *Eurytemora caspica* из камских водохранилищ.

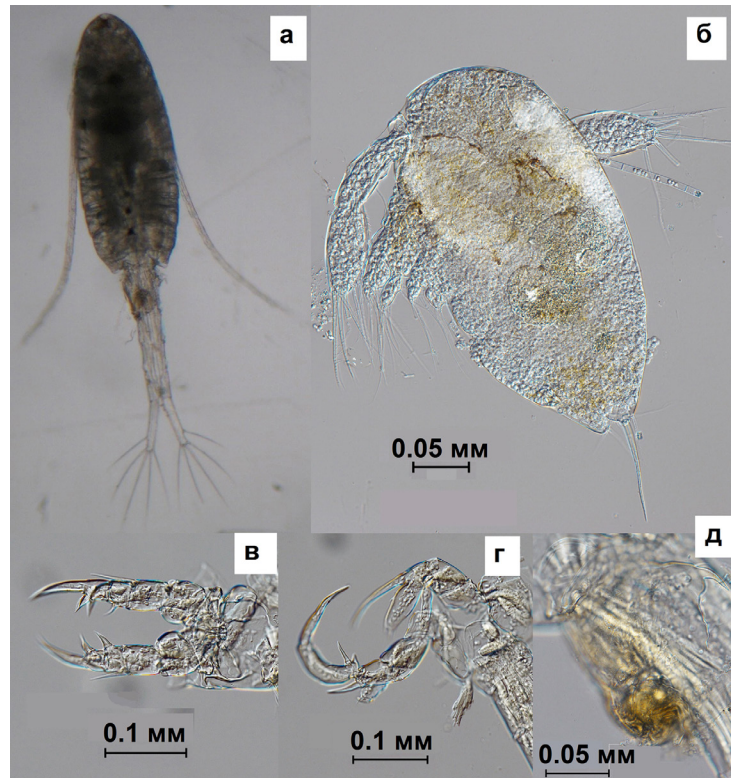


Рис. 4. Самка (а), науплиус (б), строение P5 самки (в) и самца (г), генитальный сегмент самки с крючком (д) *Calanipeda aquaedulcis* из водохранилищ Волги.

до 80% обилия планктонных ракообразных. Указанные два вида и *Eurytemora caspica* в планктонных сборах встречались чаще всего, *E. caspica* в камских водохранилищах была даже более обычна, чем в волжских (табл. 2).

Численность вселенцев. Обилие чужеродных видов в водохранилищах рек Волги и Камы распределено крайне не равномерно и

варьировало от нескольких экземпляров до десятков тысяч в 1 м³, преобладали копеподы (рис. 6). Повсеместно наиболее многочисленна *Heterocope caspia*, которая формировала 80–95% общей численности вселенцев в камских водохранилищах и 90–93% в волжских. Её доля снижалась до 70% в незарегулированном участке р. Волги, где сравнительно высока

Таблица 3. Места находок понто-каспийских видов в водохранилищах р. Камы в августе 2016 г.

| Водохранилище | Координаты, с. ш., в. д. | Биотоп | Виды | Расстояние от устья Волги, км |
|---------------|----------------------------|--|---|-------------------------------|
| Камское | 59°19.536', 56°30.141' | Кама против устья р. Кондас, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> | 2670 |
| | 58°52.470', 56°15.443' | Кама ниже устья рек Иньва и Косьва, гл. 13 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2509 |
| | 58°39.979', 56° 50.152' | Кама против устья р. Обва, гл. 14 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2578 |
| | 58°26.218', 56°23.982' | Кама ниже г. Добрянка, гл. 19 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 2548 |
| | 58°08.918', 56°20.476' | Кама против устья р. Чусовая, гл. 11–24 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 2500 |

| | | | | |
|--------------|---------------------------|--|--|------|
| Воткинское | 58°04.317', 55°42.051' | Кама ниже г. Краснокамска, гл. 6 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2438 |
| | 57°52.654', 55°19.188' | Кама против устья р. Нытва, гл. 11 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 2390 |
| | 57°39.387', 55°24.325' | Кама против устья р. Очер, гл. 12 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2355 |
| | 57°18.283', 55°30.557' | Кама против устья р. Тулва, гл. 10 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2298 |
| | 57°05.328', 54°56.730' | Кама выше п. Елово, гл. 18 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2228 |
| | 56°58.786', 54°10.921' | Кама против г. Воткинска, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2176 |
| | 56°49.793', 54°06.557' | Кама у г. Чайковский, гл. 21 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2154 |
| Нижнекамское | 56°50.171', 53°51.388' | Кама ниже устья р. Сива, гл. 3 м | <i>Heterocope caspia</i> | 2128 |
| | 56°25.893', 53°51.631' | Кама ниже г. Сарапула, гл. 5 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2073 |
| | 56°02.765', 53°50.892' | Кама ниже п. Вятское, гл. 9 м | <i>Eurytemoracaspica</i> | 2043 |
| | 55°52.631', 53°28.868' | Кама против устья р. Белая, гл. 9 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 2016 |
| | 55°52.508', 52°37.139' | Кама против устья р. Иж, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 1949 |
| | 55°42.511', 52°17.699' | Кама у г. Набережные Челны, гл. 16 м | <i>Heterocope caspia</i> | 1910 |
| Куйбышевское | 55°44.057', 52°00.514' | Кама ниже г. Елабуги, гл. 11 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 1884 |
| | 55°34.956', 51°29.636' | Кама против устья р. Вятка, гл. 21 м | <i>Heterocope caspia</i> | 1843 |
| | 55°23.653', 50°32.120' | Кама ниже г. Чистополя, гл. 11 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 1768 |
| | 55°26.034', 50°08.220' | Кама против п. Рыбная Слобода, гл. 9 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 1727 |
| | 55°20.103', 49°50.993' | Кама у п. Балахчино, гл. 12 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1713 |
| | 55°12.374', 49°21.690' | Кама против с. Атабаево, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 1661 |

численность *Calanipeda aquaedulcis* (более 2 тыс. экз./м³ или 30% обилия вселенцев) (рис. 6 а). В р. Кама высокая численность *Heterocope caspia* (более 10 тыс. экз./м³) наблюдалась в верхнем и среднем участках Воткинского вдхр., на расстоянии 2300–2400 км от Каспия (рис. 6 б). Здесь вид образовывал до 17% численности ракообразных и до 24% общей биомассы зоопланктона. В р. Волга максимальное количество *H. caspia* (более 30 тыс. экз./м³) отмечено в Камском плёсе и Черемшанском

заливе Куйбышевского вдхр. (на расстоянии 1710 и 1470 км от Каспия, соответственно), а также в нижней части Волгоградского вдхр. (720 км от Каспия). В указанных местообитаниях этот вселенец образовывал 24–29% численности ракообразных и 14–25% общей биомассы зоопланктона. Таким образом, этот вид локально входил в состав доминантов летнего зоопланктона.

Calanipeda aquaedulcis наиболее многочисленна (до 7 тыс. экз./м³) в Волго-Камском и

Таблица 4. Места находок понто-каспийских видов в водохранилищах р. Волги в августе 2015–2017 гг.

| Водохранилище | Координаты, с. ш., в. д. | Биотоп | Виды | Расстояние от устья Волги, км |
|---------------|---------------------------|--|--|-------------------------------|
| Куйбышевское | 55°32.102', 49°01.143' | Волга у п. Шеланга, гл. 14 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 1721 |
| | 55°14.776', 49°16.355' | Волга выше п. Камское устье, гл. 16 м | <i>Heterocope caspia</i> | 1681 |
| | 54°57.419', 48°51.083' | Волга выше п. Тетюши, гл. 33 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 1631 |
| | 54°36.606', 48°41.846' | Волга против с. Кременки, гл. 20 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 1581 |
| | 54°35.403', 48°25.959' | Волга у п. Ундоры, гл. 11 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1566 |
| | 54°07.929', 48°34.166' | Волга ниже г. Новоульяновска, гл. 17 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 1512 |
| | 53°51.026', 48°57.268' | Волга против устья р. Большой Черемшан, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1470 |
| | 53°57.202', 49°06.467' | Черемшанский залив, гл. 12 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1471 |
| | 53°26.462', 49°09.452' | Волга у Волжского утёса, гл. 30 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 1415 |
| | 53°21.277', 49°13.169' | р. Уса 4 км выше устья, гл. 17 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1416 |
| | 53°26.330', 49°25.087' | Волга против г. Тольятти, гл. 30 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1401 |

| | | | | |
|---------------|---------------------------|--|---|------|
| Саратовское | 53°27.882', 49°42.558' | Волга ниже Жигулёвской ГЭС, гл. 10 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1384 |
| | 53°26.000', 50°00.573' | Волга выше п. Ширяево, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1361 |
| | 53°09.822', 49°38.227' | Волга ниже г. Самары, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1290 |
| | 53°08.604', 48°35.774' | Волга выше г. Сызрани, гл. 18 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 1216 |
| | 52°53.978', 48°35.462' | Волга выше п. Приволжье, гл. 10 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1171 |
| | 52°32.964', 48°10.168' | Волга выше г. Хвалынска, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1121 |
| | 52°13.530', 48°06.116' | р. Малый Иргиз 3 км выше устья, гл. 12 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 1086 |
| | 52°08.88', 47°52.77' | Волга против г. Балаково, гл. 20 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 1066 |
| Волгоградское | 52°02.516', 47°35.468' | Волга ниже Саратовской ГЭС, гл. 17 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Podonevadne trigona ovum</i> | 1046 |
| | 52°00.742', 47°20.618' | Волга ниже г. Вольска, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Podonevadne trigona ovum</i> | 1030 |
| | 52°00.697', 47°22.876' | р. Большой Иргиз 3 км выше устья, гл. 5 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 1018 |
| | 51°44.190', 46°41.184' | Волга ниже п. Маркс, гл. 8 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 961 |
| | 51°39.712', 46°11.715' | р. Курдюм 2 км выше устья, гл. 2.5 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> | 918 |
| | 51°23.765', 45°58.502' | Волга ниже г. Саратова, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 911 |
| | 50°47.517', 45°59.337' | Волга у с. Ровное, гл. 15 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 796 |
| | 50°17.362', 45°56.055' | р. Еруслан 10 км выше устья, гл. 4 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 721 |
| | 50°06.046', 45°27.271' | Волга выше г. Камышина, гл. 28 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> | 686 |
| | 49°32.026', 45°06.324' | Волга у п. Горный Балыклей, гл. 16 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 616 |
| | 48°51.271', 44°40.273' | Волга против г. Волжский, гл. 18 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i> | 541 |

| | | | | |
|---------------------------------|-------------------------------------|--|--|-----|
| Нижняя Волга незарегулированная | 48°45.000', 44°37.242' | Волга ниже Волжской ГЭС, гл. 9 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 524 |
| | 48°29.548', 44°45.092' | Волга ниже г. Волгограда, гл. 8 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 467 |
| | 48°28.497', 44°55.236' | Волга против п. Райгород, гл. 14 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 455 |
| | 48°28.463', 45°35.297' | Волга у Каменного Яра, гл. 6 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 396 |
| | 48°06.265, 46°09.547 | Волга у Чёрного Яра, гл. 7 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 319 |
| | 47°55.129', 46°09.901' | Волга у с. Солёное Займище, гл. 14 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 299 |
| | 47°38.055', 46°38.806' | Волга у с. Ветлянка, гл. 23 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 236 |
| | 47°24.719', 46°59.080' | Ерик Парашкин, гл. 18 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 180 |
| | 47°00.823', 47°29.304' | Волга у с. Сероглазка, гл. 7 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 127 |
| | 46°49.749', 47°37.275' | Волга у с. Замьяны, гл. 10 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 97 |
| | 46°44.765', 47°49.908' | Волга против с. Верхнелебяжье, гл. 14 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 82 |
| | 46°44.370', 47°53.668' | р. Бузан 3 км выше устья, гл. 2 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 79 |
| | 46°31.960', 48°01.394' | Волга против с. Тулугановка, гл. 9 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 51 |
| | 46°23.470', 48°02.274' | Волга выше г. Астрахани, гл. 3 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 22 |
| 46°18.305', 47°58.519' | Волга ниже г. Астрахани, гл. 4 м | <i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | 12 | |

Ундорском плёсах Куйбышевского вдхр. – северных местообитаниях вида (1570–1660 км от Каспия) (рис. 6 а), куда он вселился совсем недавно в период 2008–2015 гг. [Lazareva, 2018]. В водохранилищах Волги вид образовывал в среднем не более 3% численности ракообразных и 2% биомассы зоопланктона, в незарегулированном участке Волги 8–9%. Количество *E. caspica* в Каме составляло менее 3 тыс. экз./м³, в Волге – локально до 6 тыс. экз./м³ (рис. 6 а), этот вид формировал в среднем менее 1% количества ракообразных и биомассы зоопланктона. В Саратовском вдхр. *E. caspica* не обнаружена,

хотя во второй половине 2000-х гг. *E. cf. affinis* регистрировали в пелагиали и прибрежье до 2 тыс. экз./м³ [Попов, 2007; Мухортова, 2011; Романова и др., 2016].

В августе все три вида понто-каспийских кладоцер в волжских водохранилищах были малочисленны (рис. 6 в). Среди них наибольшая численность (150–300 экз./м³) отмечена для *Cornigerius maeoticus* в Камском плёсе Куйбышевского вдхр. и средней части Саратовского. Обилие *Cercopagis pengoi* не превышало 50 экз./м³, а *Podonevadne trigona ovum* – 15 экз./м³.

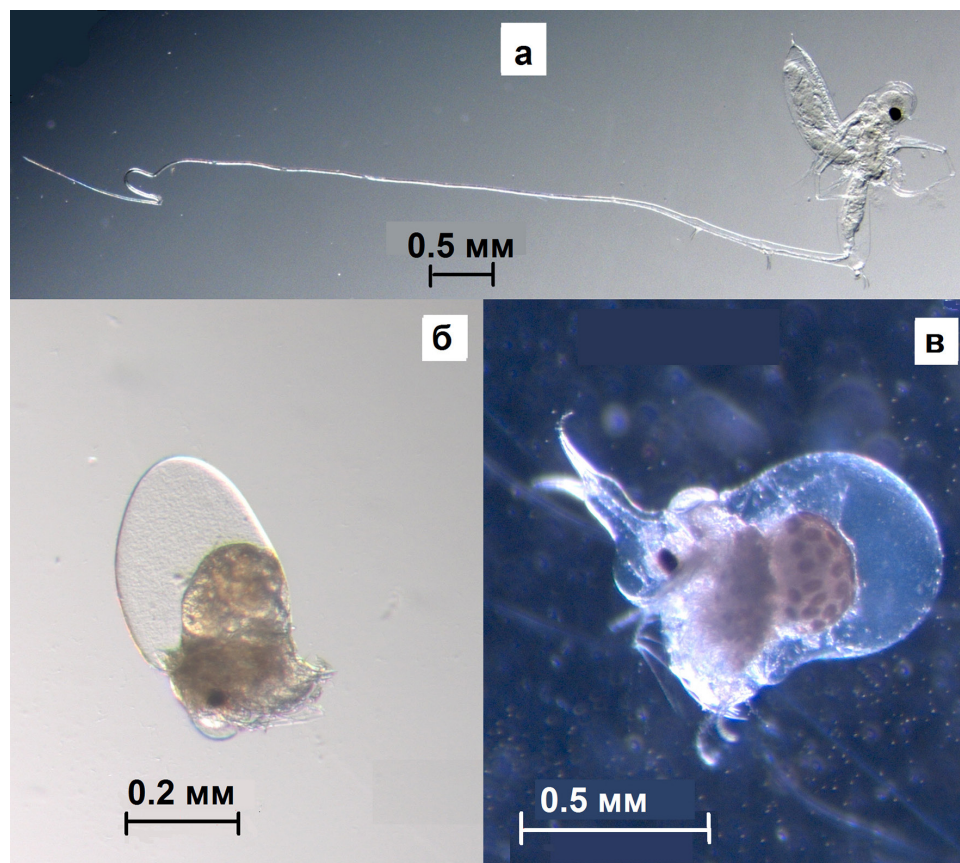


Рис. 5. Партеногенетические самки *Cercopagis pengoi* (а), *Podonevadne trigona ovum* (б) и *Cornigerius maeoticus maeoticus* (в) из водохранилищ Волги.

Вертикальное распределение численности. Анализ вертикального распределения обилия вселенцев в глубоководной части (более 30 м) Куйбышевского вдхр. и наиболее глубоких (16–24 м) участках выше плотин ГЭС камских водохранилищ показал, что 90–97% популяций копепоид *Heterocope caspica* и более 80% *Calanipeda aquaedulcis* держались днём в верхнем 10-метровом слое вод (табл. 5). Напротив, 65–70% популяции *Eurytemora caspica* в Волге концентрировалось в глубоком (12–20 м) горизонте вод. В р. Каме *E. caspica* держалась выше в слое 6–10 м, вероятно, это определялось сильным дефицитом кислорода в приплотинных участках Воткинского и Камского водохранилищ. Глубже 10 м его содержание снижалось до <1.5 мг/л (<20% насыщения) [Лазарева и др., 2018в]. Почти 80% популяции *Cornigerius maeoticus* зарегистрировано в верхнем 5-метровом слое, а *Cercopagis pengoi* обнаружен во всех местобитаниях только в этом слое. Большинство

вселенцев отсутствовали на глубине более 15–20 м, лишь *Heterocope caspica* и *Eurytemora caspica* в небольшом количестве встречались у дна до глубины свыше 30 м.

У всех трёх видов копепоид науплиусы и копеподиты 1–3-й стадий развития в дневное время формировали скопления в поверхностном 5-метровом слое вод, где они составляли более 90% численности популяции. Взрослые особи и копеподиты 4–5-й стадий в основном (50–70% численности) отмечены на глубине более 12 м в р. Волге и более 6 м в р. Каме.

Параметры популяций массовых видов вселенцев. Среди обитающих в реках Волге и Каме понто-каспийских копепоид самым крупным видом являлась *Heterocope caspica*. Длина тела взрослых самок составляла 1.3–1.8 мм, самцов 1.0–1.5 мм, максимального размера рачки достигали в Нижнекамском и Волгоградском водохранилищах (табл. 6). В августе основу численности (65–95%) популяций *H. caspica* составляли копеподиты и науплиусы, доля

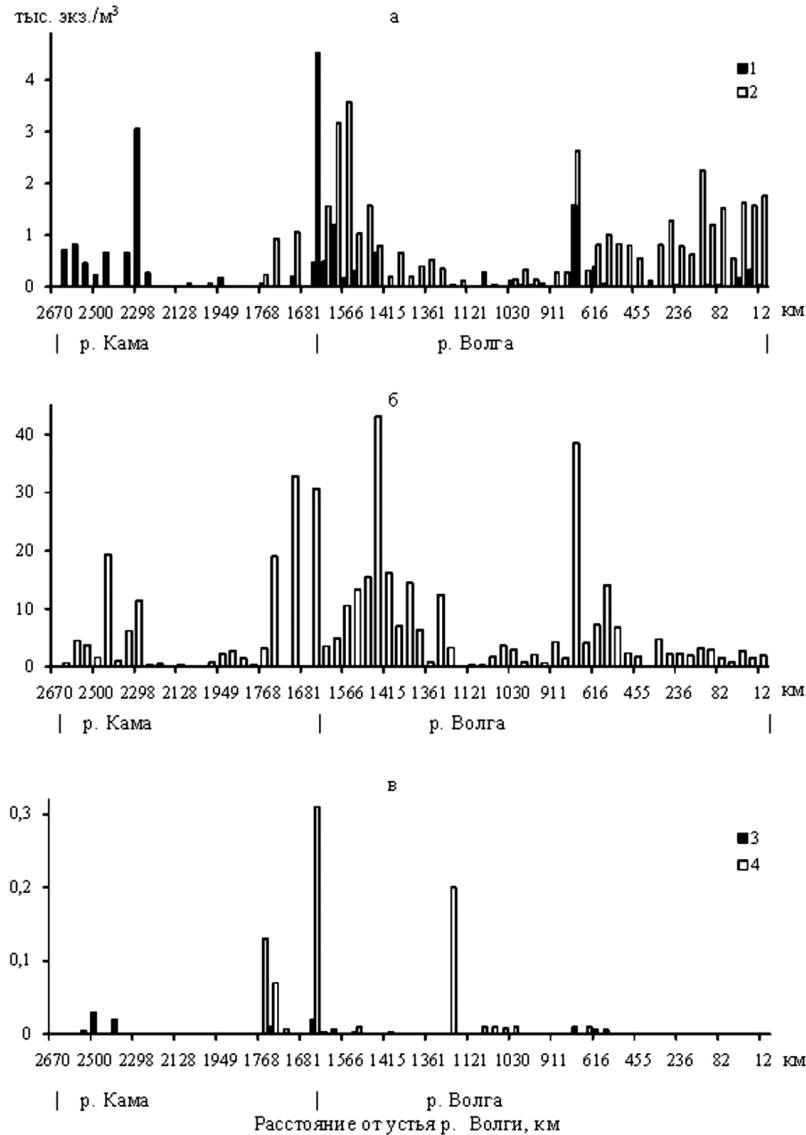


Рис. 6. Распределение численности видов-вселенцев в реках Волге и Каме. а – *Eurytemora caspica* (1) и *Calanipeda aquaedulcis* (2), б – *Heterocope caspia*, в – *Cercopagis pengoi* (3) и *Cornigerius maeoticus maeoticus* (4).

Таблица 5. Вертикальное распределение численности вселенцев в реках Волге (Куйбышевское водохранилище) и Каме (приплотинные участки Камского, Воткинского и Нижнекамского водохранилищ)

| Глубина, м | <i>Heterocope caspia</i> | | <i>Eurytemora caspica</i> | | <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | | <i>Cornigerius maeoticus</i> | | <i>Cercopagis pengoi</i> | |
|------------|--------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-------------------------------|---------------------------|------------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | <i>N</i> | % <i>N</i> _{sum} | <i>N</i> | % <i>N</i> _{sum} | <i>N</i> | % <i>N</i> _{sum} | <i>N</i> | % <i>N</i> _{sum} | <i>N</i> | % <i>N</i> _{sum} |
| р. Волга | | | | | | | | | | |
| 0–5 | 163.9 | 53 | 2.8 | 16 | 15.8 | 45 | 3.9 | 75 | 0.3 | 100 |
| 6–11 | 117.7 | 37 | 2.2 | 13 | 14.6 | 41 | 0.6 | 12 | 0 | 0 |
| 12–20 | 32.1 | 10 | 11.3 | 66 | 5.0 | 14 | 0.7 | 13 | 0 | 0 |
| 21–32 | 0.8 | <1% | 0.8 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| р. Кама | | | | | | | | | | |
| 0–5 | 13.8 | 52 | 0.7 | 24 | – | – | – | – | 0.5 | 100 |
| 6–10 | 12.0 | 45 | 2.1 | 68 | – | – | – | – | 0 | 0 |
| 11–15 | 0.3 | 1 | 0.3 | 8 | – | – | – | – | 0 | 0 |
| 16–21 | 0.4 | 2 | 0 | 0 | – | – | – | – | 0 | 0 |

Примечание. *N* – численность вида в слое воды, тыс. экз./м²; %*N*_{sum} – доля вида в слое от суммарной численности (*N*_{sum}, тыс. экз./м²) во всей толще воды.

взрослых особей была наибольшей (10–35%) в северных камских водохранилищах, вероятно, здесь рачки позже приступали к размножению. Учёт науплиусов – наиболее многочисленной части популяций копепод – позволил более полно определить обилие всех трёх вселенцев этой группы. Науплиусы *H. caspia* несли на заднем конце тела два направленные вниз крепкие боковые шипа и две тонкие длинные щетинки, отогнутые на спинную сторону под углом около 45° к продольной оси тела (рис. 2 а). Индивидуальная плодовитость *H. caspia* заметно варьировала год от года и от водоёма к водоёму. Так, в Куйбышевском вдхр. в 2015 г. она составляла 11±2, в 2016 г. – 17±1, а в 2017 – 23±2 яйца. Максимальную плодовитость (в среднем 19–22 яйца) наблюдали в волжских водохранилищах (табл. 6).

Другой крупный, «грузный» и хорошо заметный вселенец – копепода *Calanipeda aquaedulcis*. Длина тела самок в р. Волга достигала 1.4 мм, самцов – 1.2 мм. Размеры особей вида мало изменялись от водоёма к водоёму, но в Саратовском вдхр. зарегистрированы самки достоверно меньшего размера по сравнению с другими участками р. Волги (табл. 6). В августе основную часть (55–90%) популяций калянипеды составляли науплиусы, которые очень хорошо заметны в планктоне, поскольку вооружены крупным непарным шипом на заднем конце тела. Он составляет 25–30% длины науплиуса (рис. 4 б), у науплиусов других волжских копепод подобного шипа нет. Взрослые особи составляли 5–20% численности популяции, наибольшее их количество обнаружено в Ундорском плёсе Куйбышевского вдхр. и незарегулированном участке Нижней Волги. В августе в Волге калянипеда размножалась повсеместно, самки несли до 25 яиц, наибольшая индивидуальная плодовитость (в среднем 19–20 яиц) наблюдалась в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах (табл. 6).

Самый мелкий среди понто-каспийских видов копепод – *Eurytemora caspica*. Длина тела половозрелых самок в камских водохранилищах достигала 1.3 мм, самцов – 1.1 мм (табл. 6). Наиболее крупные рачки (в среднем более 1

мм) зарегистрированы в камских водохранилищах, наиболее удаленных от устья р. Волги. В августе взрослые размножающиеся особи формировали 10–70% численности популяций *E. caspica*, доля науплиусов и копеподитов была наибольшей (более 70%) в наименее проточных участках рек Камы (Камское и Воткинское водохранилища) и Волги (Куйбышевское и Волгоградское водохранилища). Науплиусы *E. caspica* хорошо отличались от таковых *HeterosCOPE caspia*. На заднем конце тела они несли не два, а четыре шипа – два мощных длинных изогнутых боковых и два вдвое более коротких прямых сильно сближенных и сдвинутых на брюшную сторону (рис. 3 в). Максимальная индивидуальная плодовитость *E. caspica* (в среднем 20–21, максимально до 30 яиц в яйцевом мешке) зарегистрирована в Воткинском вдхр. и незарегулированном участке р. Волги (табл. 6).

Среди понто-каспийских кладоцер, обитающих в Волге и Каме, наиболее крупным и заметным вселенцем являлся *Cercopagis pengoi*. В августе находили молодь (длина тела <1.5 мм) и взрослых рачков, представленных партеногенетическими самками (1.5–2 мм) с тремя парами каудальных когтей и 2–7 эмбрионами в выводковой сумке. Самки с латентными яйцами не обнаружены. Единично в Камском и Волгоградском водохранилищах найдены самцы (1.4–1.6 мм). Средние размеры тела взрослых самок в северном Камском (1.75±0.08 мм) и более южном Куйбышевском (1.65±0.15 мм) водохранилищах достоверно не различались. Следует отметить крайне мозаичное распределение обилия вида по акватории водоёмов, сильно варьирующее год от года. Так, в Куйбышевском вдхр. в августе 2015 г. *C. pengoi* отмечен в Тетюшинском, Ундорском и Ульяновском плёсах (<10 экз./м³), в августе 2016 г. – в Камском и Волго-Камском плёсах (<20 экз./м³), а в августе 2017 г. не найден ни в одном участке водоёма.

Два других вида кладоцер-вселенцев характеризуются очень небольшими размерами тела (менее 0.8 мм) и плохо заметны в сборах планктона, особенно в период массового развития цианобактерий. Длина тела взрослых самок

Таблица 6. Характеристики популяций понто-каспийских копепод в водохранилищах Волги и Камы летом 2015–2017 гг.

| Показатель | Водохранилища | | | | | | |
|-------------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| | Ка | Вот | НКа | Ку | С | Вол | НВ |
| <i>Heterosore caspia</i> | | | | | | | |
| Длина тела, мм | | | | | | | |
| самка | 1.48±0.03 1.3–1.7 | 1.54±0.05 1.4–1.7 | 1.70±0.05 1.5–1.8 | 1.49±0.01 1.4–1.7 | 1.48±0.02 1.2–1.6 | 1.57±0.03 1.4–1.8 | 1.53±0.02 1.3–1.6 |
| самец | 1.25±0.06 1.0–1.5 | 1.33±0.03 1.2–1.4 | 1.42±0.02 1.4–1.5 | 1.35±0.01 1.2–1.5 | 1.33±0.08 1.1–1.4 | 1.34±0.03 1.1–1.5 | 1.33±0.03 1.1–1.4 |
| Число яиц/♀ | 17±1 15–24 | 12±3 5–20 | 14±5 2–30 | 22±1 5–40 | 20±3 10–30 | 19±3 10–35 | 15±3 2–30 |
| Доля взрослых, % | 20 | 10 | 35 | 9 | 2 | 2 | 6 |
| <i>Eurytemora caspica</i> | | | | | | | |
| Длина тела, мм | | | | | | | |
| самка | 1.17±0.04 1.1–1.3 | 1.13±0.03 1.1–1.2 | 1.10±0.06 1.0–1.2 | 0.92±0.01 0.8–1.1 | – | 0.94±0.02 0.9–1.2 | 1.00±0.03 0.9–1.1 |
| самец | 1.03±0.02 1.0–1.1 | 1.02±0.02 1.0–1.1 | 1.00±0.00 1.0 | 0.91±0.01 0.8–0.9 | – | 0.92±0.01 0.8–1.1 | 0.95±0.03 0.8–1.0 |
| Число яиц/♀ | 14±2 8–20 | 20±3 12–30 | 15±5 10–20 | 15±1 7–25 | – | 11±2 7–15 | 21±4 13–30 |
| Доля взрослых, % | 30 | 10 | 60 | 30 | – | 20 | 70 |
| <i>Calanipeda aquaedulcis</i> | | | | | | | |
| Длина тела, мм | | | | | | | |
| самка | – | – | – | 1.25±0.02 1.1–1.4 | 1.18±0.04 1.1–1.3 | 1.27±0.02 1.1–1.4 | 1.28±0.02 1.2–1.4 |
| самец | – | – | – | 1.10±0.01 1.0–1.2 | 1.05±0.03 1.0–1.1 | 1.10±0.01 1.0–1.1 | 1.05±0.02 1.0–1.1 |
| Число яиц/♀ | – | – | – | 19±1 8–25 | 20±3 14–25 | 13±1 7–25 | 12±1 7–20 |
| Доля взрослых, % | – | – | – | 6 | 13 | 10 | 17 |

Примечание. Над чертой среднее, под чертой минимум – максимум. Обозначения водоёмов, как в табл. 2.

Cornigerius maeoticus maeoticus составляла 0.4–0.8 мм. В августе в волжских водохранилищах большинство самок были без эмбрионов, особей с латентными яйцами не обнаружено. Самый мелкий (длина тела 0.3–0.4 мм, высота раковины 0.5–0.8 мм) из вселившихся в Волгу понто-азовских кладоцер – *Podonevadne trigona ovum*. В пределах Волгоградского вдхр. в сборах присутствовали самки без эмбрионов.

Обсуждение результатов

Река Волга является частью важнейшего для Европейской России черноморско-каспийско-волжского транзитного пути (инвазионного коридора) расселения водных организмов [Slyn'ko et al., 2002; Дгебуадзе, 2011]. Мощный поток северных озёрных ракообразных зоопланктона из водоёмов Верхней Волги вниз по течению реки сформировался после заполнения в 1947 г. Рыбинского вдхр. [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. Так, к середине 1970-х гг. в Куйбышевском вдхр. успешно натурализовались 11 видов рачков северного происхождения, в Саратовском – 6 видов [Волга и её жизнь, 1978]. К началу 2010-х гг. для Саратовского вдхр. указаны уже 12 северных вселенцев [Попов, 2013]. Во второй половине 2010-х гг. три типично северных рачка (*Heterocope appendiculata* Sars, 1863, *Limnoscida frontosa* Sars, 1862 и *Bosmina (Eubosmina) cf. crassicornis* Lilljeborg, 1887) зарегистрированы в Волгоградском вдхр., а *B. crassicornis* стала самым обычным видом по всей Волге от верховьев до дельты [Лазарева и др., 2018б].

Фактически одновременно с расселением вниз по Волге северных видов сформировался встречный поток вверх по реке – южных, в том числе солоноватоводных понто-каспийских ракообразных. В 1960–1980-х гг. до Куйбышевского вдхр. расселился один вид (*Heterocope caspia*) и три вида распространились до Волгоградского [Волга и её жизнь, 1978]. Интенсивность продвижения по Волге на север понто-каспийских ракообразных резко возросла в 2000-х гг., на рубеже 2000–2010-х гг. в Саратовском вдхр. отмечено пять натурализовавшихся вселенцев, в Куйбышевском

– четыре [Романова, 2010; Попов, 2013; Романова и др., 2016]. По нашим данным, к 2017 г. в Куйбышевском вдхр. зарегистрировано уже пять вселенцев, три из них продвинулись ещё дальше на север и вселились в камские водохранилища (табл. 2).

Все шесть понто-каспийских вселенцев, рассмотренные в статье, натурализовались в обширных участках р. Волги, три из них (копеподы *H. caspia*, *Calanipeda aquaedulcis* и *Eurytemora caspica*) сформировали многочисленные популяции, способные конкурировать за пищевые ресурсы с северными вселенцами и аборигенными ракообразными. Большой «бросок» на север (более 400 км) сделали *Calanipeda aquaedulcis*, *Cercopagis pengoi* и *Cornigerius m. maeoticus*, которые к 2016 г. заселили почти всё Куйбышевское вдхр. Каланипеда стала обычной формой планктона (встречаемость в 60–100% проб) для участка р. Волги от г. Астрахани до устья Камы (55°12' с. ш.) и р. Камы до верховьев Камского плёса Куйбышевского вдхр. (55°24' с. ш.). Ранее в 1980–1990-х гг. северной границей распространения этого вида была верхняя часть Саратовского вдхр. [Романова, 2010; Попов, 2011; Романова и др., 2016]. На рубеже 2000–2010-х гг. самые северные находки кладоцер *Cercopagis pengoi* и *Cornigerius maeoticus* отмечались в нижнем участке Куйбышевского вдхр. вблизи плотины Жигулёвской ГЭС (53° с. ш.) [Бычек, 2008; Попов, 2011].

Три вида *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi* совсем недавно к 2016 г. распространились и натурализовались в камских водохранилищах на очень большом расстоянии (800–1000 км) от слияния рек Камы и Волги. Суммарный путь, который за 5–6 лет прошёл на север по Волге и Каме *C. pengoi*, составил около 1200 км. Самая северная его находка в р. Каме расположена у г. Добрянка (58°26' с. ш.). По темпу расширения ареала пять видов-вселенцев из шести (за исключением *Podonevadne t. ovum*) можно отнести к инвазионным. Однако наши данные не достаточны для того, чтобы выявить какой-либо ущерб для зоопланктона Волги и Камы от вселения этих видов.

Влияние вселенцев на зоопланктон лучше всего изучено на примере хищного рачка *Cercopagis pengoi*, разработан и апробирован показатель оценки (импакт-индекс) воздействия этого опасного инвазионного вида на аборигенные планктонные сообщества [Телеш и др., 2001; Laxson et al., 2003; Телеш, 2006; Litvinchuk, Telesh, 2006; Науменко, Телеш, 2008, 2019]. В заливах Балтийского моря и оз. Онтарио после вселения *C. pengoi* выявлены заметные изменения таксономической и размерно-массовой структуры, а также трофических взаимодействий внутри зоопланктона, однако пресс этого хищника на сообщество в многолетнем аспекте снижался [Litvinchuk, Telesh, 2006; Науменко, Телеш, 2008, 2019]. В Вислинском заливе Балтийского моря натурализация *C. pengoi* в 1999–2008 гг. способствовала снижению вклада *Sopropoda* в общую биомассу зоопланктона более чем вдвое, тогда как значение мелких видов *Rotifera* вдвое возросло [Науменко, Телеш, 2019]. В оз. Онтарио наблюдали существенное снижение обилия массовых видов планктонных ракообразных после вселения *C. pengoi* [Laxson et al., 2003]. При массовом развитии этого вселенца отмечают смены доминантов. Так, вселение *C. pengoi* в восточную часть Финского залива способствовало снижению численности и биомассы доминирующего вида *Eurytemora affinis* и замещению его вселенцем [Телеш, 2006, 2012], подобное отмечено и в Вислинском заливе [Науменко, Телеш, 2019]. Низкая численность *Cercopagis pengoi* (менее 100 экз./м³) и мозаичное распределение не привели к сколько-нибудь заметному воздействию хищника на зоопланктон водохранилищ Волги и Камы. Напротив, прочие вселенцы, в том числе мелкие рачки (*Cornigerius m. maeoticus*, *Eurytemora caspica*) – потенциальные жертвы *C. pengoi*, совместно с ним продолжали расселение на север по обеим рекам и осваивали новые биотопы.

Нативным ареалом *C. pengoi* считают Каспийское, Азовское и Аральское моря [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Panov et al., 2007]. До 1980-х гг. за пределами нативного ареала вид был известен из солоноватых ли-

манов Чёрного моря (эстуарии Днепра, Дуная и Буга) и р. Маныч (Веселовское вдхр.), а также из пресноводных водохранилищ на реках Дон (Цимлянское) и Днепр (Днепровское, Каховское и Кременчугское) [Вольвич, 1978; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. В начале 1990-х гг. он проник в северо-восточные заливы Балтийского моря [Krylov et al., 1999; Gorokhova et al., 2000], а к 2000 г. заселил фактически всю его акваторию [Науменко, Телеш, 2008]. В конце 1990-х гг. *C. pengoi* появился в Великих Озёрах Северной Америки [MacIsaac et al., 1999; Makarewicz et al., 2001].

В водохранилищах р. Волги, как правило, численность *C. pengoi* очень мала (4–90 экз./м³) и сильно варьирует год от года, встречаемость изменяется в пределах 10–20% проб [Попов, 2007; Бычек, 2008; Роров, 2011]. После 2006 г. в Нижней Волге локально его обилие достигает 200–300 экз./м³ [Роров, 2011]. По нашим данным, в 2015–2017 гг. в реках Волге и Каме численность *C. pengoi* выше 100 экз./м³ не обнаружена. Для сравнения, в Финском заливе Балтийского моря обилие вселенца достигает более 2 тыс. экз./м³ [Биологические инвазии..., 2004], в Вислинском заливе – 12 тыс. экз./м³ [Науменко, Телеш, 2008], на остальной акватории составляет <500 экз./м³ [Krylov et al., 1999; Gorokhova et al., 2000; Litvinchuk, Telesh, 2006; Panov et al., 2007]. В оз. Онтарио вселенец также достигает высокой численности (>2 тыс. экз./м³), хотя в других озёрах Канады его количество не превышает 100 экз./м³ [Makarewicz et al., 2001]. Отмечают высокую плодовитость (более 5 яиц/♀), определяющую значительную численность вселенца в заливах Балтики, а также, как особенность жизненной стратегии, длительный период гамогенетического размножения и большее по сравнению с нативным ареалом количество латентных яиц в кладке (2–3 яйца) [Полунина, 2017; Науменко, 2018]. В реках Волге и Каме *C. pengoi* также достигал сравнительно большой плодовитости (до 7 яиц/♀), однако это не приводило к формированию высокой численности его популяций.

Понто-азовская форма *Cornigerius maeoticus maeoticus* характерна для солоноватых вод (до 10‰) Азовского моря, обычна в Дне-

провско-Бугском лимане и дельте Дуная, но отсутствует в Каспии [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Поважный, 2009; Селифонова, 2013]. Вид способен обитать в пресной воде, что позволило ему в 1960–1970-х гг. расселиться в водохранилища Днепра, Дона и Волги [Вьюшкова, 1971; Panov et al., 2007; Бычек, 2008; Роров, 2011]. В августе 2003 г. понто-азовская форма *C. m. maeoticus* впервые отмечена в Финском заливе Балтийского моря [Rodionova et al., 2005].

В р. Волге выше г. Астрахани найдена только понто-азовская форма с закруглённой раковиной (рис. 5 в). Ниже по течению в авандельте реки, напротив, до начала 1990-х гг. находили каспийский подвид *C. m. hircus* (Sars, 1902), позже там обнаружен и понто-азовский *C. m. maeoticus* [Горбунова и др., 2009]. Вероятно, он попал в дельту Волги со стоком вод из Волгоградского вдхр. или из Волго-Донского судоходного канала. Каспийский (*C. m. hircus*) и понто-азовский (*C. m. maeoticus*) подвиды хорошо различаются морфологически по форме раковины и рогов [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987], однако генетических отличий между ними не выявлено [Panov et al., 2007].

В водохранилищах р. Волги для *C. m. maeoticus*, как и для *Cercopagis pengoi*, характерны большие колебания численности год от года, что отмечают и другие авторы [Бычек, 2008]. В июле 2015 г. в верхней части Саратовского вдхр. численность *C. m. maeoticus* превышала 2 тыс. экз./м³ [Malinina, Kolozin, 2017], близких значений (1–2 тыс. экз./м³) его обилие в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах достигало в 2000-х гг. [Бычек, 2008; Мухортова, 2011; Роров, 2011]. В 2015–2017 гг. численность *C. m. maeoticus* не превышала 300 экз./м³.

Podonevadne trigona ovum, как и другие два вида кладоцер-вселенцев, является обитателем солоноватых вод, но может жить в пресной воде [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. Эта особенность биологии позволила данному подвиду расселиться сначала в водохранилища Днепра и Дона [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987], а затем и Волги [Малинина, 2003; Malinina, Kolozin, 2017]. Указанная форма хорошо

отличается от морфологически варибельного каспийского подвида *P. t. trigona* (Sars, 1897) вздутой асимметричной раковиной с закругленным задним краем [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. Это единственный вселенец, которого мы не обнаружили за пределами Волгоградского вдхр. Однако другие авторы указывают на его находки выше по Волге в Саратовском вдхр. [Malinina, Kolozin, 2017].

Heteroscope caspia – обычный обитатель пелагиали Каспийского, побережья Чёрного и Азовского морей, а также их лиманов [Борущий и др., 1991; Крупа и др., 2016]. В реках Волге и Каме самки *H. caspia* вынашивали до 40 яиц в непарном яйцевом мешке (рис. 2 б). Этим, а также строением ног пятой пары (P5) (рис. 2 в, г) и генитальной пластинки самки (рис. 2 д), они хорошо отличались от обычного в указанных реках вида *H. appendiculata*, который откладывает яйца короткими цепочками прямо в воду [Лазарева, 2005; Лазарева и др., 2018б]. Мы также приводим фотографии с описанием науплиусов *H. caspia* и двух других копепод-вселенцев (рис. 2 а, 3 в и 4 б). Науплиусы всех трёх видов достаточно видоспецифичны, что характерно для многих представителей Calanoida [Сажина, 1985]. Конечно, только по науплиусам трудно определить видовую принадлежность копепод, однако знание внешних морфологических признаков науплиусов при наличии в сборах взрослых особей и копеподитов позволяет существенно полнее учесть численность популяций вселенцев.

В Северном Каспии *H. caspia* встречается при солёности до 8‰, наиболее многочисленна (до 15 тыс. экз./м³) в интервале солёности 1–4‰ [Крупа и др., 2016]. В Азовском море вид в небольшом количестве обитает преимущественно в опреснённом Таганрогском заливе при <7‰ [Поважный, 2009; Селифонова, 2013]. *H. caspia* может жить в пресной воде [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. С середины 1960-х лет этот вид достигает высокой численности в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах [Волга и её жизнь, 1978; Тимохина, 2000]. В Саратовском вдхр. он обитает в пелагиали и побережье с 1966 г., максимальное количество взрослых

особей обычно составляет 1–4 тыс. экз./м³ [Попов, 2007; Мухортова, 2011; Романова и др., 2016; Роров, 2011]. В р. Волге *H. caspia* размножается всё лето, сезонные максимумы численности в Куйбышевском вдхр. наблюдаются в июле и августе–сентябре [Тимохина, 2000]. В 2015–2017 гг. с учётом науплиусов и копеподитов 1–3-й стадий развития установлено, что данный вид многочислен (обычно 2–7 тыс., локально более 40 тыс. экз./м³) по всей Волге от г. Астрахани до устья Камы и по Каме от её устья до г. Березники (рис. 6 б).

Копепода *Calanipeda aquaedulcis* относится к средиземноморскому комплексу гидробионтов, это неспециализированный фильтратор фито-детритофаг, потребляющий тот вид корма, который есть в наличии в водоёме [Svetlichny et al., 2012]. В настоящее время калянипеда широко распространена в пресных и солоноватых (до 15‰) реках, озёрах и морях юга Европейской России [Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010]. Эта копепода активно расселяется в водоёмы Европы, Азии и Африки, чему способствует широкое использование *C. aquaedulcis* в аквакультуре, а также устойчивость яиц и взрослых особей к транспортировке с балластными водами судов [Svetlichny et al., 2012]. Считают [Биологические инвазии..., 2004], что интродукция *C. aquaedulcis* в Арал в середине 1970-х гг. способствовала исчезновению аборигенного *Arctodiaptomus salinus* Daday. В Северном Каспии и дельте Волги *Calanipeda aquaedulcis* известна с начала прошлого века [Чугунов, 1921].

C. aquaedulcis обитает в водоёмах круглый год при температуре воды от –1 до 30 °С [Карпевич, 1964; Боруцкий и др., 1991; Svetlichny et al., 2012]. Вид обладает исключительно высоким продукционным потенциалом, в Азовском море размножается с апреля до ноября и даёт 10–13 генераций [Карпевич, 1964]. Самки *C. aquaedulcis* в нативных биотопах достигают длины 1.6 мм и несут до 20 яиц в непарном яйцевом мешке [Карпевич, 1964]. В р. Волге рачки были некрупными (<1.4 мм), максимальная индивидуальная плодовитость (20–25 яиц/♀) оказалась близка или выше по сравнению с

наблюдаемой в нативных местообитаниях. Вероятно, в р. Волге *C. aquaedulcis* нашла благоприятные трофические условия, на это указывает и сравнительно высокая численность вида (рис. 6 а). Таксономическая идентификация взрослых особей и копеподитов 4–5-й стадий развития этого вселенца не составляет проблемы [Боруцкий и др., 1991; Lazareva, 2018]. Основным отличительным признаком – строение P5 самцов и самок (рис. 4 в, г). Половозрелые самки имеют на левой стороне генитального сегмента мощный крючковидный выступ (рис. 4 д), хорошо различимый даже при небольшом увеличении (×25–50). Науплиусы со второй стадии развития несут крупный непарный шип на заднем конце тела (рис. 4 б), которого нет у пресноводных Calanoida [Атлас..., 1974; Крупа и др., 2016; Lazareva, 2018]. Это позволяет идентифицировать присутствие данного вселенца в водохранилищах рек Волги и Камы даже в тех случаях, когда не найдены взрослые особи.

Видовой статус *Eurytemora caspica*, обитающей в Нижней и Средней Волге, а также в Каме подтверждён анализом участка митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (CO1) [Сухих и др., 2018]. Ранее данный вид идентифицировали в составе *E. cf. affinis* [Тимохина, 2000; Попов, 2007; Мухортова, 2011; Роров, 2011; Романова и др., 2016]. Морфологически каспийский вид занимает промежуточное положение между европейским *E. affinis* и американским *E. carolleae* Alekseev et Souissi, 2011; подробное описание вида приведено в работе [Sukhikh, Alekseev, 2013]. От *E. affinis* он отличается формой генитального сегмента, распределением волосков на абдоминальном сегменте и каудальных ветвях самок, размером маленького шипика на дистальном членике P5 самок, который составляет <10% длины ближайшего шипа (рис. 3 д), а также строением P5 самцов (рис. 3 г).

По данным А.Ф. Тимохиной [2000], пик численности *E. cf. affinis* в Куйбышевском вдхр. приходится на июнь, в это время её количество вдвое превышает таковое *Heterocope caspia*. В августе 2015–2017 гг. численность *E. caspica* была примерно на порядок ниже по сравнению

с количеством гетерокопы. Особи *E. caspica* из р. Волги, по нашим промерам (длина тела ♀ 0.95 ± 0.02 , ♂ 0.93 ± 0.01 мм), оказались близки к обитающим в Каспии (♀ 0.92 ± 0.01 , ♂ 0.91 ± 0.03 мм) [Sukhikh, Alekseev, 2013]. В более северных местообитаниях р. Камы рачки были достоверно крупнее (♀ 1.13 ± 0.02 , ♂ 1.02 ± 0.02 мм).

Заклучение

Понто-каспийские виды обнаружены по всему руслу р. Волги ниже г. Казани (южнее $55^{\circ}32'$ с. ш.) и в р. Каме от устья до верховьев Камского вдхр. ($59^{\circ}20'$ с. ш.). В волжских водохранилищах зарегистрировано шесть вселенцев (*Heterosope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi* и *Podonevadne trigona ovum*), в камских – три (*Heterosope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*). Граница ареалов *Calanipeda aquaedulcis*, *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* сдвинулась к северу по Волге на 300–400 км и на 300 км по Каме, за 5–6 лет эти три вида заселили почти всё Куйбышевское вдхр. за исключением верховьев его Волжского плёса. По сравнению с данными начала 2010-х гг. северная граница распространения вселенцев в Волге сместилась от Жигулёвской ГЭС до устья р. Камы (Волго-Камский плёс Куйбышевского вдхр.). Выше в Волжский плёс водохранилища до 55° с. ш. проникли только *Cornigerius maeoticus* и *Heterosope caspia*. Не отмечено расширение ареала кладоцеры *Podonevadne trigona ovum*, которая найдена только в Волгоградском вдхр. ($46^{\circ}18'$ с. ш.).

Впервые установлено, что пять вселенцев быстро (менее чем за 8 лет) распространились вверх по Каме. Копеподы *Heterosope caspia* и *Eurytemora caspica* расселились и натурализовались фактически на всей акватории Нижнекамского, Воткинского и Камского водохранилищ до 59° с. ш. (в пределах 1000 км от Волги). Копепода *Calanipeda aquaedulcis*, кладоцеры *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* вселились в Камский плёс Куйбышевского вдхр. и распространились до его

верховья ($55^{\circ}26'$ с. ш.). Ещё севернее проник *C. pengoi*, он сформировал в Каме разорванный ареал с группировками местообитаний в устьевой области реки ($55^{\circ}12' - 55^{\circ}26'$ с. ш.) и на 800 км выше по течению вблизи г. Перми ($57^{\circ}53' - 58^{\circ}26'$ с. ш.).

К 2017 г. через 50 лет после вселения в Волгу и всего через пять лет после последних сообщений о всё ещё редких находках *Calanipeda aquaedulcis* в Нижней Волге обнаружено, что этот вид стал обычным (встречаемость в более 90% проб), локально многочисленным в Волге от г. Астрахани до устья р. Камы, а также в Каме до верховьев Камского плёса Куйбышевского вдхр. (в пределах 300 км от Волги). Широкое распространение и интенсивное размножение вида указывают на его успешную натурализацию в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах, а также в Волге ниже плотины Волжской ГЭС. Остальные вселенцы в новых местообитаниях также успешно размножаются, сформировали самовоспроизводящиеся популяции и, следовательно, натурализовались.

Окончательно установлено, что в Волге и Каме обитает новый описанный в 2013 г. вид *Eurytemora caspica*, а не *E. affinis*, как это считали ранее. Южной границей ареала вида *E. caspica* является северный Каспий, откуда был описан этот вид, а северной границей – средняя часть Камского вдхр. В р. Волге этот вид не встречается выше устья р. Камы.

Благодарности

Автор признательна А.И. Цветкову за предоставленные гидрофизические характеристики и картографические материалы по водохранилищам Волги и Камы, В.А. Гусакову за помощь в фотосъёмке ракообразных, а также анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи статьи и конструктивные замечания.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность, 1974. 275 с.
- Беляева П.Г., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. и др. Содержание растительных пигментов в воде и донных отложениях водохранилищ р. Камы // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018. Вып. 81 (84). С. 97–104.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 436 с.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель *Calanoida* пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Бычек Е.А. Новые виды *Polyphemoida* для волжских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 2–5.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Вольвич Л.И. Понто-Каспийские *Polyphemidae* в Веселовском и Пролетарском водохранилищах // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 5. С. 24–25.
- Вьюшкова В.П. Находка *Corniger maeoticus* в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 12. С. 1875–1876.
- Вьюшкова В.П., Гурова Т.В. Находка солоноватоводного рачка *Calanipeda aquae-dulcis* Kritz. (*Copepoda*, *Calanoida*) в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 11. С. 1726–1727.
- Горбунова А.В., Горбунов А.К., Косова А.А. О нахождении *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) в дельте Волги // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 7. С. 892–894.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Фенёва И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 67–73.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 г. [Электронный документ] // М.: Росгидромет, 2019. 79 с. // (<http://www.meteorf.ru/>). Проверено 24.04.2019 г.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Гидролого-гидрохимические исследования водоёмов бассейна Волги. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 16–22.
- Истомина А.М., Беляева П.Г., Истомин С.Г., Крайнев Е.Ю., Кузнецова Е.М., Мелехин М.С. Современное состояние планктона бентоса и ихтиофауны Воткинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования. Матер. докл. Всерос. конф. с междунар. участием, посвящённой 85-летию Татарского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озёрн. речн. рыбного хоз-ва (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2016. С. 430–441.
- Карпевич А.Ф. О целесообразности акклиматизации планктонной копеподы *Calanipeda aquaedulcis* Kritzsch. в Аральском море // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 15. С. 177–183.
- Крупа Е.Г., Доброхотова О.В., Стуге Т.С. Фауна *Calanoida* (*Crustacea*: *Copepoda*) Казахстана и сопредельных территорий. Алматы: Etalon Print, 2016. 208 с.
- Лазарева В.И. Цикл развития и динамика численности хищного рачка *Heterocope appendiculata* Sars (*Copepoda*, *Temoridae*) в небольшом лесном пруду // Биология внутр. вод. 2005. № 4. С. 40–46.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018а. Вып. 82(85). С. 28–51.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В., Жданова С.М., Соколова Е.А. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН 2018б. Вып. 83(86). С. 62–84.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Изменение кислородного режима водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018в. Вып. 81(84). С. 47–84.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Термическая характеристика водохранилищ Волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоёмах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 3–24.
- Малинина Ю.А. Современное состояние зоопланктона Волгоградского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Междунар. конф. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2003. С. 165.
- Минеева Н.М., Макарова О.С. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги // Биология внутр. вод. 2018. № 3. С. 107–110.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн реки Камы. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. Т. 1, вып. 25. 707 с.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.
- Мухортова О.В. Некоторые особенности распределения видов-вселенцев зоопланктона в прибрежных биотопах (заросли макрофитов, галечное побережье) Саратовского водохранилища // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13. № 1. С. 188–193.
- Науменко Е.Н. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 68–77.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 244–252.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 64–79.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Ред. В.Р. Алексеев. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Поважный В.В. Особенности динамики зоопланктонного сообщества Таганрогского залива // Вестник южного научного центра РАН. 2009. Т. 5. № 2. С. 94–101.
- Полунина Ю.Ю. Стратегии размножения чужеродных планктонных ракообразных в юго-восточной Балтике // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 96–105.
- Попов А.И. Некоторые данные по видовому составу и структуре зоопланктона Саратовского водохранилища // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2007. Т. 9. № 4. С. 1013–1019.
- Попов А.И. Зоопланктон волжских водохранилищ в контексте проблемы биологических инвазий // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 194–202.
- Преснова Е.В., Хулапова А.В. Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища // Вестник Пермского ун-та. Биология. 2015. Вып. 4. С. 366–370.
- Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Люблинские чтения) / Под ред. чл.-корр. Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2010. С. 159–164.
- Романова Е.П., Горюнова С.В., Кузнецова С.П. Многолетняя динамика инвазийных видов зоопланктона в Саратовском водохранилище // Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 2016. Вып. 74(77). С. 93–99.
- Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепоид Мирового океана: Определитель. Киев: Наук. думка, 1985. 240 с.
- Селеткова Е.Б. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. СПб.: Гос. науч.-исслед. ин-т озёрн. речн. рыбного хоз-ва, 2015. С. 136–151.
- Селифонова Ж.П. Состояние таксоцена веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // Vestnik zoologii. 2013. Т. 47. № 5 С. 421–430.
- Сухих Н.М., Лазарева В.И., Алексеев В.Р. *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev в бассейне реки Волги // Волга и её жизнь. Тез. докл. Всерос. научн. конф. (Борок. Ин-т биологии внутренних вод РАН, 22–26 окт. 2018 г.). Ярославль: Филигрань, 2018. С. 127.
- Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах Балтийского моря: Обзор // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8. № 1. С. 220–232.
- Телеш И.В. Динамика биоразнообразия в градиенте солёности воды на примере зоопланктона эстуариев Балтийского моря // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. С. 67–82.
- Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Oпухорода) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Доклады Академии наук. 2001. Т. 377. № 3. С. 427–429.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2000. 193 с.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 г. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018. Вып. 81(84). С. 7–15.
- Чугунов Н.Л. К изучению планктона северной части Каспийского моря // Работы Волжск. биол. ст. 1921. Т. 6, вып. 3. С. 109–162.
- Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
- Gollasch S. Assessment of the introduction potential of aquatic alien species in new environments // Assessment and Control of Biological Invasion Risks / Eds Koike F., Clout M.N., Kawamichi M., De Poorter M. and Iwatsuki K. Kyoto: Shoukadoch Book Sellers and Gland: IUCN, 2006. P. 88–91.
- Gorokhova E., Aladin N., Dumont H.J. Further expansion of the genus *Cercopagis* (Crustacea, Branchiopoda,

- Onychopoda) in the Baltic Sea, with notes on the taxa present and their ecology // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 429. P. 207–218.
- Krylov P.I., Bychenkov D.E., Panov V.E., Rodionova N.V., Telesh I.V. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland) // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 393. P. 227–232.
- Laxson C.L., Mcphedran K.N., Makarewicz J.C., MacIsaac H.J., Telesh I.V. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48. P. 2094–2106.
- Lazareva V.I. The Mediterranean Copepod *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 (Crustacea, Calanoida) in the Volga River Reservoirs // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11. No. 3. P. 303–309.
- 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.
- MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A., Yan N.D., Panov V.E. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran predator *Cercopagis pengoi* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1999. Vol. 56. P. 1–5.
- Makarewicz J.C., Grigorovich I.A., Mills E., Damaske E., Cristescu M.E., Pearsall W., LaVoie M.J., Keats R., Rudstam L., Hebert P., Halbritter H., Kelly T., Matkovich C., MacIsaac H.J. Distribution, fecundity, and genetics of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Crustacea, Cladocera) in Lake Ontario // *J. Great Lakes Res.* 2001. Vol. 27. P. 19–32.
- Malinina J.A., Kolozin V.A. Distribution of *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) in the Saratov Reservoir // *The V International Symposium Invasion of alien species in Holarctic: book of abstracts* / Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences / Ed. Yu. Yu. Dgebuadze [et al.]. Yaroslavl: Publisher “Filigran”, 2017. P. 72.
- Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change // *Marine Pollution Bulletin*. 2007. Vol. 55. P. 342–352.
- Panov V.E., Rodionova N.V., Bolshagin P.V., Bychek E.A. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 590. P. 3–14.
- Popov A.I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. Issue 2–3. P. 126–129.
- Rodionova N.V., Krylov P.I., Panov V.E. Invasion of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) in to the Baltic Sea // *Oceanology*. 2005. Vol. 45. P. 66–68.
- Slyn'ko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K., Shcherbina G.H., Papchenkov V.G., Orlova M.I., Therriault T.W. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // *Alien species in European waters* / Eds. E. Leppakoski, S. Olenin, S. Gollasch. Dordrecht: Kluwer Publishers. 2002. P. 339–411.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2013. Vol. 317. No. 1. P. 85–100.
- Svetlichny L., Khanaychenko A., Hubareva E., Aganesova L. Partitioning of respiratory energy and environmental tolerance in the copepods *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus* // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2012. Vol. 114. P. 199–207.

SPREADING OF ALIEN PONTO-CASPIAN ZOOPLANKTON SPECIES IN RESERVOIRS OF THE VOLGA AND KAMA RIVERS

© 2019 Lazareva V.I.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia;
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In August 2015–2017, zooplankton was studied in eight reservoirs of the Volga River and an unregulated part of the river between the cities of Volgograd and Astrakhan and in three reservoirs of the Kama River. The Ponto-Caspian species were recorded in the Volga River downstream of the city of Kazan (southward of 55°32'N) and in the Kama River from the mouth to the upper reaches of the Kama Reservoir (59°20'N). Six alien species (*Hetercope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi*, and *Podonevadne trigona ovum*) were recorded in the Volga reservoirs and three species (*Hetercope caspia*, *Eurytemora caspica*, and *Cercopagis pengoi*) in the Kama reservoirs. It was first found that copepods *Hetercope caspia* and *Eurytemora caspica* spread and naturalized in the area of all three Kama reservoirs (within 1000 km from the Volga River); the cladoceran *Cercopagis pengoi* formed a disrupted range with a group of habitats in the mouth part of the Kama River (55°12' – 55°26'N) and northward near the city of Perm (57°53' – 58°26'N). The boundary of the ranges of *Calanipeda aquaedulcis*, *Cornigerius maeoticus*, and *Cercopagis pengoi* shifted 300–400 km to the north in the Volga River and 300 km in the Kama River; they occupied almost all area of the Kuibyshev Reservoir except upper reaches of its Volga part. The range expansion of the cladoceran *Podonevadne trigona ovum* was not observed; the species was found only in the Volgograd Reservoir (46°18'N). It was established that by 2015 the Mediterranean copepod *Calanipeda aquaedulcis* had become common (occurrence in more than 90% of samples), locally numerous in the Volga River from the city of Astrakhan (52°N) to the mouth of the Kama River (55°12'N) and in the Kama River from the mouth to the upper reaches of the Kama part of the Kuibyshev Reservoir (55°24'N). It is finally established that not *E. affinis* as it was considered earlier but a new species *Eurytemora caspica* (described in 2013) inhabits the Volga and Kama rivers. The perspectives of the further spread of Ponto-Caspian species upstream the Volga and Kama rivers and their role in the zooplankton in water bodies is discussed.

Keywords: Volga and Kama rivers, reservoirs, Ponto-Caspian invaders, spreading, abundance, population characteristics.

УДК 595.3:591.53

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ХИЩНОГО ПОВЕДЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (SOWINSKY, 1894) И АБОРИГЕННОГО *GAMMARUS* *VARSOVIENSIS* JAZDZEWSKI, 1975 ВИДОВ АМФИПОД

© 2019 Липинская Т.П.*, Макаренко А.И.**

Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», Минск 220072, Республика Беларусь;
e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **amakarenko198989@mail.ru

Поступила в редакцию 19.03.2019. После доработки 02.08.2019. Принята к публикации 19.08.2019

Чужеродные виды амфипод были обнаружены в Беларуси в начале 2000-х гг. На протяжении многолетних наблюдений за структурой сообщества макрозообентоса рек было отмечено снижение встречаемости аборигенных амфипод в южной части Беларуси. Чтобы найти объяснение происходящему процессу, был проведён лабораторный эксперимент по хищническому влиянию инвазивного (*Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)) и аборигенного (*Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975) видов амфипод на некоторые группы макрозообентоса, чтобы сравнить величины экологических рационов амфипод, а также эксперименты по межвидовому взаимодействию двух видов амфипод. В экспериментах по избирательности питания было установлено, что инвазивный и аборигенный виды амфипод потребляли одинаковое количество групп макрозообентоса. Определены максимальные величины экологических рационов амфипод при потреблении водяного ослика и личинок подёнок, которые не имели статистически значимых различий. Средние величины экологического рациона инвазивного вида были ниже при питании взрослыми особями *G. varsoviensis*, чем при питании молодью *G. varsoviensis*. На основании данных эксперимента можно предположить, что одной из главных причин исчезновения *G. varsoviensis* с участков рек, где он ранее был обнаружен, является прямой хищнический пресс *D. villosus* или другого схожего чужеродного вида амфипод (к примеру, *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841)) на данный вид.

Ключевые слова: аборигенные и инвазивные амфиподы, лабораторный эксперимент, питание амфипод, избирательность питания, хищничество.

Введение

Чужеродные виды являются одной из причин снижения биоразнообразия аборигенных видов особенно в водных экосистемах [Sala et al., 2000]. Вселение чужеродных видов водных беспозвоночных в новые экосистемы увеличилось в последнее столетие из-за хозяйственной деятельности человека, построения каналов, соединяющих крупные реки [Kinzelbach, 1995; Krisp, Maier, 2005], и увеличения судоходства по ним [Bij de Vaate et al., 2002; Karatayev et al., 2008]. В последние десятилетия стали наблюдать изменения в структуре макробеспозвоночных пресноводных и солоноватоводных экосистем из-за биологических инвазий [Bij

de Vaate et al., 2002; Leppakoski et al., 2002]. Кроме этого, новые чужеродные виды обнаруживаются в новых местах обитания ежегодно [Šidagytė et al., 2017; Copilaş-Ciocianu, Arbačiauskas, 2018; Dumnicka et al., 2018], и территория Беларуси не исключение [Lipinskaya et al., 2018]. Многочисленные работы были выполнены для определения угроз от вселения чужеродных видов в новые места обитания, что сопровождалось исследованием их инвазионной способности, включающей высокую плодовитость, быстрое эмбриональное развитие, относительно короткое время жизни генераций [Van der Velde et al., 2000; Bij de Vaate et al., 2002; Kley, Maier, 2003, 2005; Devin, Beisel, 2007].

Механизм влияния чужеродных видов амфипод на аборигенное сообщество макрозообентоса, в том числе и на аборигенные виды амфипод, может проявляться в виде конкуренции, хищничества, гибридизации и переносе различных заболеваний [Dick, Platvoet, 2000]. Установление связи между вселением чужеродных видов и межвидовыми процессами всегда является сложным, но такая информация необходима для прогноза влияния видов-вселенцев на биоразнообразие в их новых местах обитания.

Наиболее изученным из амфипод инвазивным видом является *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), имеющий Понто-Каспийское происхождение. Данный вид в настоящее время широко распространён в Европе, населяет главные реки Западной и Центральной Европы, а также встречается в реках Восточной Европы [Grabowski et al., 2007; Mastitsky, Makarevich, 2007; Karataev et al., 2008; Semenchenko et al., 2009; Arbačiauskas et al., 2011; Semenchenko et al., 2013; Semenchenko et al., 2016; Lipinskaya, Radulovici, 2017; Šidagytė et al., 2017] населяет некоторые Альпийские озёра [Bollache et al., 2004] и был найден в Великобритании в 2010 г. [MacNeil et al., 2010]. Подробное описание распространения данного вида по рекам Европы было сделано различными учёными [Bij de Vaate, Klink, 1995; Bij de Vaate et al., 2002] и подтверждено молекулярными методами Rewicz и соавторами [2015].

Анализ стабильных изотопов показал, что *D. villosus* занимает такой же трофический уровень, как и некоторые виды хищных рыб [Koester, Gergs, 2014; Koester et al., 2018], тогда как, по данным трофической экологии, представители этого рода относятся к детритофагам [MacNeil et al., 1997; Monakov, 2003], а на ранних стадиях развития к активным фильтраторам [Монаков, 1998]. Имеются многочисленные работы по хищническому поведению *D. villosus* [Dick, Platvoet, 2000; Dick et al., 2002; Krisp, Maier, 2005; Van Riel et al., 2006; Van der Velde et al., 2009; Stoffels et al., 2011; Dodd et al., 2014]. По многочисленным данным, при вселении *D. villosus* значительно снижается разнообразие фауны макробеспозвоночных,

что обычно объясняется конкурентными отношениями между видами или хищничеством.

Gammarus varsoviensis Jazdzewski, 1975 был впервые описан польским учёным в 1975 г. [Jazdzewski, 1975], а его жизненный цикл был изучен в 1988 г. [Конораска, 1988]. Данный вид широко распространён в реках Центральной и Восточной Европы [Karataev et al., 2008; Arbačiauskas, 2008; Grabowski et al., 2012a; Semenchenko et al., 2013]. По данным Grabowski et al. [2007], *G. varsoviensis* наиболее плодовитый вид по сравнению с аборигенными *Gammarus fossarum* Koch, 1836, *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) и *Gammarus lacustris* Sars, 1863. Кроме этого, данный вид имеет короткий репродуктивный период (5 месяцев) и даёт только одно поколение в сезон [Конораска, 1988]. В литературе отсутствуют экспериментальные данные по питанию *G. varsoviensis*.

В последнее время некоторые авторы [Grabowski et al., 2012a, 2012b] стали считать, что *G. varsoviensis* является ранним вселенцем Понто-Каспийского происхождения, который заселил реки территории Польши в XVIII – XIX вв., а также указывают в своей работе [Grabowski et al., 2012b], что данный вид может быть отнесён к инвазивным на основании определений Международного союза охраны природы и природных ресурсов [IUCN, 2000]. Следует отметить, что авторами сделано заключение о необходимости дополнительных исследований экологии и распространения данного вида. В более поздних работах белорусских и литовских учёных [Semenchenko et al., 2013; Arbačiauskas, 2015], *G. varsoviensis* рассматривается как аборигенный вид Беларуси и Литвы, соответственно. Также он не был включён в список чужеродных видов рек бассейна р. Днепр [Semenchenko et al., 2016], хотя широко распространён на отдельных участках рек Припять, Сож, Березина и других притоках [Макаренко, Вежновец, 2014]. В связи с этим, в данной работе *G. varsoviensis* также был принят аборигенным видом.

На протяжении многолетних наблюдений за структурой сообщества макрозообентоса рек было отмечено снижение встречаемости

аборигенных видов амфипод (*G. varsoviensis* и *G. lacustris*) в южной части Беларуси [Макаренко, Вежновец, 2014]. Чтобы найти объяснение происходящему процессу, были проведены лабораторные эксперименты по межвидовому взаимодействию двух видов амфипод, а также эксперименты по хищническому влиянию инвазивного (*D. villosus*) и аборигенного (*G. varsoviensis*) видов амфипод на некоторые группы макрозообентоса.

Материал и методы

Амфиподы были отловлены с помощью ручного гидробиологического сачка, а также путём ручного сбора с камней и погружённых предметов на створах р. Сож в окрестностях п. Чёнки (*D. villosus*) и на р. Терюха в окрестностях д. Терюха (*G. varsoviensis*) Гомельской области. Ракообразных доставляли в лабораторию и содержали при комнатной температуре (19–20 °С) в отдельных аэрируемых пластиковых контейнерах (34×19×12 см), наполненных отстоянной водой (около 5 л). Световой режим выдерживали «день» : «ночь» (12 ч : 12 ч; искусственный свет, белый; люминесцентная лампа Osram L36 W/25). Субстратом для мест укрытия служили пустые высушенные раковины моллюсков рода *Unio* и полуразложившийся листовой опад. В контейнеры с *D. villosus* были также добавлены стебли роголистника. В таких условиях гаммарид содержали до двух недель.

Было проведено 84 повторности (с учётом контроля) экспериментов со смешанной пищей (несколько групп макрозообентоса) для выявления избирательности питания, с монопищей для определения максимальных величин экологического рациона инвазивного и аборигенного видов амфипод, а также в условиях гетерогенности среды (наличие/отсутствие укрытий).

Все эксперименты проводились в одинаковых температурных и световых условиях, в пластиковых контейнерах (34×19×12 см, высота воды в контейнере 2 см) и чашках Петри (диаметр – 6 см, высота воды – 2 см). Перед началом любого эксперимента необходимое количество амфипод отсаживали в отдельный контейнер с чистой водой и содержали

24 часа без питания. В качестве хищника в экспериментах по избирательности питания и определению величин потребления пищи использовались только взрослые особи *D. villosus* и *G. varsoviensis* размером от 1.0 до 1.2 см. Данный размерный ряд выбрали для сопоставления полученных результатов, так как средний размер взрослых особей *G. varsoviensis* колеблется в пределах 1.0–1.2 см на территории Беларуси [Макаренко, 2015], хотя некоторые особи *D. villosus* достигают размера 1.3–1.4 см, с максимальной длиной тела самца до 2.1 см, а самки до 1.6 см, по данным для Беларуси за 2011–2013 гг. с учётом коллекционных сборов начиная с 2007 г. [Макаренко, 2015]. Все эксперименты проводили в трёхкратной повторности для каждого вида хищников, а также был поставлен контроль (без хищника). Для каждой повторности использовали одного хищника. Время экспозиции во всех экспериментах равнялось 24 часам. Для удобства изложения материала описание жертв приведено ниже отдельно для каждого эксперимента.

Экологический рацион (число убиваемых за сутки жертв) рассчитывали, как разницу между количеством живых беспозвоночных в контроле и в экспериментальном контейнере в конце эксперимента.

Эксперименты по определению избирательности питания инвазивного и аборигенного видов амфипод

По результатам установочных экспериментов были отработаны схемы основных экспериментов по питанию амфипод. Количество экземпляров макробеспозвоночных в эксперименте соответствовало пропорциям данных групп в природных условиях. Для определения избирательности питания амфипод использовали 6 групп макробеспозвоночных в качестве жертв (табл. 1). В контрольном контейнере содержалась смесь макрозообентоса для того, чтобы выявить взаимодействие различных видов макрозообентоса в отсутствие хищников (амфипод).

Для количественной оценки избирательности по отношению к *i*-му виду жертв исполь-

Таблица 1. Схема основного эксперимента по избирательности питания инвазивного и аборигенного видов амфипод

| Вид амфиподы | Группа макрозообентоса и количество экземпляров (жертва) |
|-------------------------|--|
| Контроль (без гаммарид) | Culicidae (личинка) – 2 |
| <i>G. varsoviensis</i> | Baetidae (личинка) – 8 |
| <i>D. villosus</i> | <i>Asellus aquaticus</i> – 5 |
| | Ручейник (<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758) – 2 |
| | Chironomidae (личинка) – 8 |
| | Lestidae (личинка) – 2 |

зовали индекс Чессона (α_i) [Chesson, 1983, цит. по Барков, Курашов, 2011]:

$$\alpha_i = \frac{c_i/q_i}{\sum c_i/q_i} \alpha_i = \frac{c_i/q_i}{\sum c_i/q_i},$$

где C_i и q_i – средние значения скорости потребления и соответствующей ей концентрации i -го вида жертв.

Эксперименты по определению максимальных величин потребления пищи инвазивным и аборигенным видами амфипод

Для эксперимента с монопищей (одна группа макрозообентоса) были выбраны личинки подёнок семейства Baetidae и изопода *A. aquaticus*, так как данные группы были удобны для ведения эксперимента (доступность материала и лёгкость в манипуляциях

с ним) и являлись наиболее потребляемыми группами макрозообентоса в эксперименте со смешанной (различные группы макрозообентоса) пищей.

Для определения максимальных величин потребления пищи были использованы высокие концентрации пищи – 15 экземпляров на 1 чашку Петри, что соответствовало плотности 2644 экз./м².

Эксперименты по определению величины потребления пищи в зависимости от гетерогенности среды

Для определения величины потребления пищи в зависимости от гетерогенности среды проводили лабораторные эксперименты с наличием/отсутствием укрытий и разной концентрацией пищи (табл. 2). Контрольные чашки Петри без хищника ставили для того,

Таблица 2. Схема основного эксперимента по определению величины потребления пищи в зависимости от гетерогенности среды

| Эксперимент | Укрытие | Хищник | Жертва |
|---------------|------------------|----------------------------|--|
| Контроль | Есть/Отсутствует | нет | <i>A. aquaticus</i> – 10 <i>A. aquaticus</i> – 15 <i>A. aquaticus</i> – 20 |
| Хищник-жертва | Есть/Отсутствует | <i>D. villosus</i> – 1 | <i>A. aquaticus</i> – 10 |
| Хищник-жертва | Есть/Отсутствует | <i>D. villosus</i> – 1 | <i>A. aquaticus</i> – 15 |
| Хищник-жертва | Есть/Отсутствует | <i>D. villosus</i> – 1 | <i>A. aquaticus</i> – 20 |
| Хищник-жертва | Есть/Отсутствует | <i>G. varsoviensis</i> – 1 | <i>A. aquaticus</i> – 10 |
| Хищник-жертва | Есть/Отсутствует | <i>G. varsoviensis</i> – 1 | <i>A. aquaticus</i> – 15 |
| Хищник-жертва | Есть/Отсутствует | <i>G. varsoviensis</i> – 1 | <i>A. aquaticus</i> – 20 |

чтобы уточнить внутривидовое взаимодействие *A. aquaticus* и исключить каннибализм.

Количество 10/15/20 экземпляров в одной чашке Петри соответствовало плотности 1763/2644/3526 экз./м².

Эксперименты по межвидовому взаимодействию *D. villosus* и *G. varsoviensis*

Для эксперимента по межвидовому взаимодействию, взрослые особи *D. villosus* (1.0–1.2 см) использовались в качестве хищника. В качестве жертвы использовали взрослых (1.0–1.2 см) и ювенильных (0.5–0.7 см) особей *G. varsoviensis*.

Статистическая обработка данных

Данные, полученные в экспериментах, были проверены на нормальное распределение (тест Шапиро – Уилка, $p > 0.05$ – нормальное распределение) и на гомогенность дисперсии (тест Левена, $p > 0.05$ – дисперсия гомогенна). Для сравнения различий между величинами потребления разной пищи аборигенными и инвазивными гаммаридами использовали тест параметрической (ANOVA, t-тест с предварительной коррекцией при помощи метода Холма) и непараметрической статистики (тест Крускала – Уоллиса, $p < 0.05$ – различия между группами значимы) в зависимости от нормального

или ненормального распределения данных. Вся статистическая обработка была проведена с использованием программы R (R Core Team, 2014). Все величины суточных экологических рационов и индекса Чессона приведены со стандартным отклонением (\pm SD).

Результаты экспериментов по определению избирательности питания инвазивного и аборигенного видов амфипод

Каннибализм между гаммаридами не был обнаружен. Количество беспозвоночных в контроле не изменялось за 24 часа проведения эксперимента. Было предложено 6 различных типов пищи (табл. 1; рис. 1), из которых 4 были использованы в качестве пищи как аборигенным, так и инвазивным видами амфипод, тогда как личинки Culicidae и Lestidae не были съедены гаммаридами.

Различия в величинах суточных экологических рационов у аборигенного и инвазивного видов гаммарид не были статистически значимыми (тест Крускала – Уоллиса: $p = ns$). В экспериментах по избирательности хищного питания амфипод наиболее высокими значениями коэффициентов избирательности характеризовалось потребление рачками ручейников (α (DV) = 0.31 ± 0.01 ; α (GV) = 0.30 ± 0.02), а

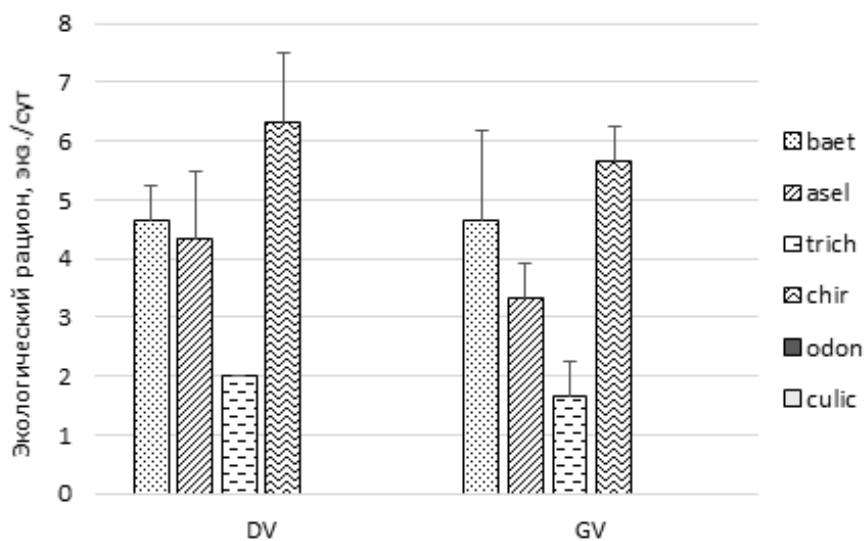


Рис. 1. Средние величины суточных экологических рационов (\pm SD) в эксперименте по избирательности питания *D. villosus* (DV) и *G. varsoviensis* (GV). Baet – личинки подёнок, asel – водяной ослик, trich – личинки ручейников, chir – личинки комаров, odon – личинки стрекоз, culic – личинки кровососущих комаров.

наименьшими значениями – подёнок (α (DV) = 0.18 ± 0.02 ; α (GV) = 0.21 ± 0.02).

Результаты экспериментов по определению максимальных величин экологических рационов инвазивного и аборигенного видов амфипод

Одну особь амфипод содержали в чашках Петри вместе с монопищей: личинками подёнок семейства Baetidae или водяным осликом с высокой концентрацией жертвы без добавления субстрата. Количество беспозвоночных в контрольной чашке не изменялось за 24 часа проведения эксперимента. Средние величины потребления водяных осликов при их высокой концентрации (15 особей на 1 чашку Петри) не различались статистически значимо у аборигенного (5.7 ± 1.75) и инвазивного вида (6.8 ± 0.84), как и средние величины потребления амфиподами личинок подёнок семейства Baetidae: 7.67 ± 1.75 и 7.67 ± 2.08 , соответственно (one-way ANOVA: $p = ns$) (рис. 2). Попарное сравнение величин потребления различной пищи в эксперименте с высокой концентрацией монопищи показало статистически незначительные различия для двух амфипод (t-тест с предварительной коррекцией при помощи метода Холма: $p = ns$).

Дополнительно был проведён эксперимент с совместным содержанием гаммарид, чтобы посмотреть разницу в экологических рационах, когда 2 хищника питаются совместно. Наблюдали большие величины экологического рациона при совместном содержании двух амфипод по сравнению с таковым у аборигенного вида, но меньшие величины – по сравнению с величинами экологического рациона инвазивного вида. Следует отметить, что данные различия были статистически незначительны (тест Крускала – Уоллиса: $p = ns$).

Результаты экспериментов по определению величины экологических рационов в зависимости от гетерогенности среды

В контрольных пробах (без хищника) не было обнаружено гибели аборигенных видов и каннибализма. Эксперименты по определению скорости потребления пищи при наличии или отсутствии субстрата проводили для аборигенного и инвазивного видов, а также в условиях различной концентрации пищи (*Asellus aquaticus*: 10/15/20 экз. в одной чашке Петри или 1763/2644/3526 экз./м²). Величины экологических рационов (рис. 3) не различались статистически значимо у амфипод (two-way

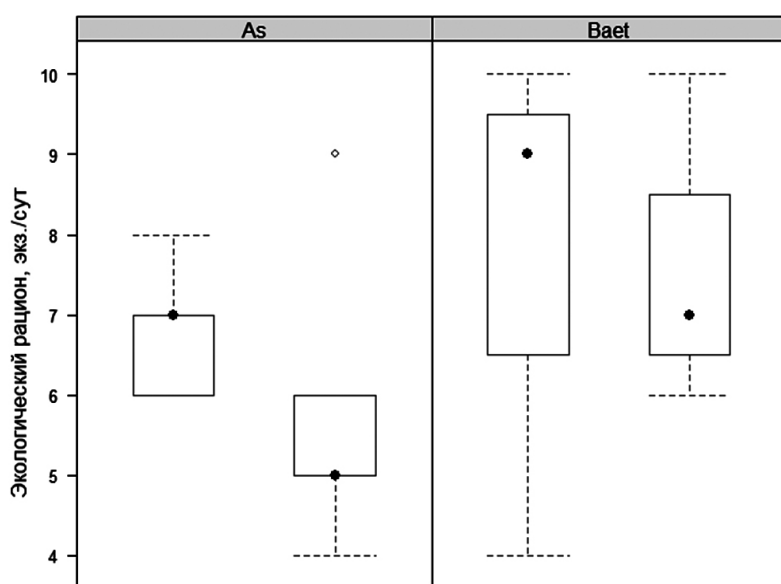


Рис. 2. Величины максимального экологического рациона инвазивного (DV) и аборигенного (GV) видов амфипод при питании водяным осликом (As) и личинками подёнок (Baet). Тёмная точка на графике – медиана, прямоугольник – нижняя и верхняя квартиль, усы – диапазон данных, светлая точка – выброс.

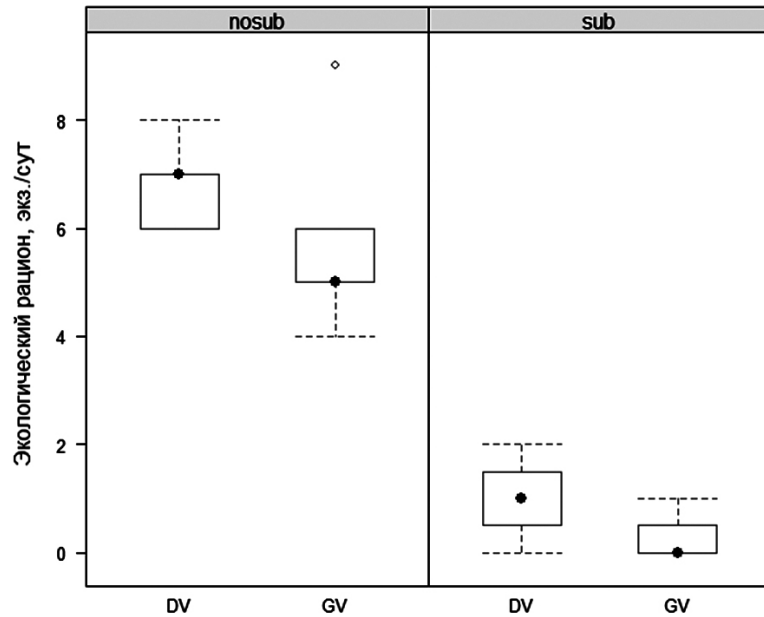


Рис. 3. Величины экологических рационов инвазивного (DV) и аборигенного (GV) видов амфипод в условиях отсутствия и наличия субстрата при питании водяным осликом. Тёмная точка на графике – медиана, прямоугольник – нижняя и верхняя квартиль, усы – диапазон данных, светлая точка – выброс.

ANOVA: $F = 1.434$; $p = ns$), но различались статистически значимо (two-way ANOVA: $F = 74.846$; $p < 0.001$) и были ниже в эксперименте с укрытиями, чем в эксперименте без субстрата. При рассмотрении совместного влияния двух факторов (вид гаммариды и наличие/отсутствие укрытий) не было разницы в величинах экологических рационов гаммарид (two-way ANOVA: $F = 0.132$; $p = ns$). Средняя величина потребления пищи аборигенного вида в контейнере без укрытий была 5.67 ± 1.75 ($\pm SD$), тогда как в контейнере с укрытиями равнялась нулю; для инвазивного вида средние величины равнялись 6.8 ± 0.84 и 0.6 ± 0.89 , соответственно. Установлено, что величины потребления пищи аборигенного и инвазивного видов амфипод в экспериментах с укрытиями были ниже в почти 6 и 11 раз, соответственно, чем без них.

Были проведены эксперименты с различной концентрацией пищи для аборигенного и инвазивного видов амфипод без использования укрытий для жертв. Следует отметить, что средние экологические рационы в данном эксперименте различались статистически значимо для двух видов амфипод (two-way ANOVA: $F = 6.53$; $p < 0.05$), а также в зависимости от

концентрации пищи (two-way ANOVA: $F = 11.999$; $p < 0.001$).

Экологические рационы были максимальными для двух амфипод, когда количество особей *A. aquaticus* было равным 10–15 экз. на чашку Петри, что соответствует 1763–2644 экз./м².

Результаты экспериментов по межвидовому взаимодействию *D. villosus* и *G. varsoviensis*

В контрольных пробах не было обнаружено гибели аборигенных видов и каннибализма. Эксперименты по межвидовому взаимодействию инвазивных и аборигенных гаммарид проводили с двумя типами жертвы: взрослые особи и молодь *G. varsoviensis* (рис. 4).

Средняя величина потребления одной особью *D. villosus* взрослых особей аборигенного вида составляла 0.27 ± 0.46 экземпляра, а молоди аборигенного вида – 2.6 ± 1.12 экземпляра. Величина потребления *D. villosus* молоди аборигенного вида в 10 раз выше, чем взрослых особей аборигенного вида (тест Крускала – Уоллиса: $p < 0.05$). Эксперименты по потреблению аборигенным видом молоди вселенца не проводились.

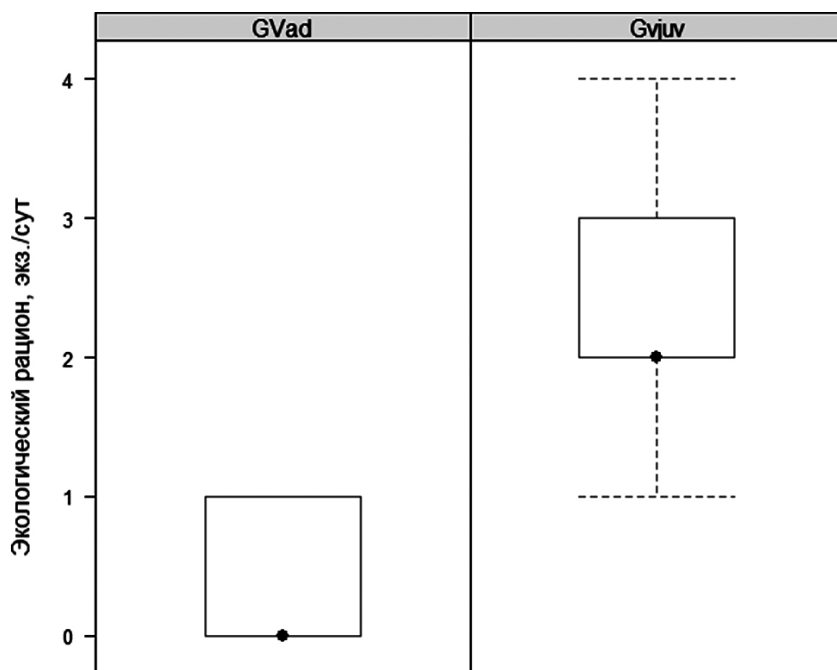


Рис. 4. Величины экологических рационов *D. villosus* при питании аборигенным видом *G. varsoviensis* (ad – взрослая особь, juv – молодь) в условиях отсутствия укрытий. Тёмная точка на графике – медиана, прямоугольник – нижняя и верхняя квартиль, усы – диапазон данных.

Обсуждение результатов

На данный момент проведено достаточно много различных экспериментов по питанию чужеродных видов амфипод по сравнению с аборигенными как в лабораторных условиях, так и в мезокосмах [Dick, Platvoet, 2000; Dick et al., 2002; Krisp, Maier, 2005; Van Riel et al., 2006; Van der Velde et al., 2009; Stoffels et al., 2011], но однозначных данных по их влиянию на аборигенное сообщество так и не получено. Так в экспериментах Dick и соавторы [2002] показали, что *D. villosus* потреблял всю предложенную пищу (пиявка *Piscicola geometra* L.; ракообразные: *Eurycercus lamellatus* O.F. Müller, *Neomysis integer* Leach, *A. aquaticus*; личинки водных насекомых: *Ischnura elegans* Van der Linde, *Caenis robusta* Eaton, *Chironomus* sp., *Chaoborus* sp. и взрослые особи водных клопов *Sigara* sp.) в отличие от аборигенного вида *Gammarus duebeni* Lilljeborg, 1852. Подобные результаты были получены Krisp и Maier [2005] для *D. villosus* в сравнении с другими чужеродными и аборигенными амфиподами, и было показано, что *D. villosus* потреблял большинство предложенных в эксперименте

жертв, за исключением клопа *Corixa* sp., личинок стрекозы *Calopteryx splendens* и пиявки *Glossifonia heteroclita*. Наши результаты также показали, что *D. villosus* потреблял большинство предложенной пищи за исключением быстро перемещающихся личинок насекомых семейств Culicidae и Lestidae, но такие же результаты по селективности питания были получены и для аборигенного вида *G. varsoviensis*. Кроме этого, стоит отметить, что величины потребления пищи в эксперименте по селективности питания на первый взгляд были выше у инвазивного вида по сравнению с аборигенным, но данные различия были статистически недостоверны при $p = 0.05$.

Стоит отметить, что величины потребления водяного ослика и личинок подёнок для обоих видов гаммарид также были высоки, но статистически достоверной разницы для инвазивного и аборигенного видов не было обнаружено. В эксперименте по питанию с высокой концентрацией монопищи как с субстратом, так и без него, величины потребления личинок подёнок и водяного ослика также не отличались статистически достоверно у двух видов гаммарид,

что указывает на одинаковый хищный пресс чужеродного и аборигенного вида амфипод в условиях эксперимента. Наши данные существенно отличались от экспериментальных данных по питанию аборигенных и чужеродных амфипод, приведённых в литературе [Krisp, Maier, 2005], но это может быть связано с условиями проведения эксперимента (температура) и с видовым составом гаммарид. Наши эксперименты были проведены при комнатной температуре, и температура воды колебалась в пределах 19–20 °С, тогда как в большинстве работ была указана температура 17–18 °С. Повышенная температура воды могла влиять на более активный обмен веществ у гаммарид, что могло способствовать повышению величин потребления пищи у аборигенных гаммарид. В литературе [Elliott, 2002] приводятся данные о том, что аборигенные виды амфипод питаются поодиночке, тогда как чужеродные особи обычно питаются группами, что могло бы послужить объяснением практически одинаковых величин потребления пищи чужеродного и аборигенного вида в экспериментах с одной особью хищника. Нами были проведены несколько дополнительных экспериментов по групповому питанию амфипод, которые показали схожие величины потребления пищи чужеродным и аборигенным видом.

Учитывая полученные экспериментальные данные и данные по поведению амфипод, следует отметить: полученные результаты недостаточны, чтобы с уверенностью сделать вывод о том, что чужеродный вид гаммарид является главной причиной снижения количества макробеспозвоночных в реках и тем самым является конкурентом за пищу для аборигенного вида амфипод. Но, беря в расчёт тот факт, что количество чужеродных амфипод может достигать нескольких сотен и даже тысяч особей на 1 м², можно полагать, что хищническое поведение данных видов могло способствовать в какой-то степени уменьшению численности некоторых таксонов макробеспозвоночных.

Проведённые эксперименты по межвидовому взаимодействию 2 видов гаммарид, показали, что средняя величина потребления одной особью *D. villosus* взрослых особей

аборигенного вида была в 10 раз меньше, чем его средняя величина потребления молоди *G. varsoviensis* (тест Крускала – Уоллиса: $p < 0.05$). Следует отметить, что *D. villosus* потреблял ювенильных особей *G. varsoviensis* с такой же интенсивностью, как и водяного ослика, и личинок подёнок (t-тест с предварительной коррекцией при помощи метода Холма: $p = ns$). Подобные результаты были получены Dick и Platvoet [2000], которые доказывали хищническое поведение *D. villosus* по отношению к взрослым особям других видов амфипод, а также в большей степени по отношению к самкам. Данные экспериментов показывали, что благодаря хищническому поведению, инвазивный вид *D. villosus* может снижать численность как ранее вселившихся чужеродных видов, так и аборигенных видов гаммарид. Этим были объяснены данные Van der Velde и соавторов [2000], описывавших снижение численности *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 после вселения *D. villosus*, который смог заселить места обитания как аборигенных, так и чужеродных амфипод. К такому же выводу пришли Dick и Platvoet [2000] при исследовании сообщества макрозообентоса и популяций аборигенных и чужеродных амфипод в р. Эйссел (правом притоке р. Рейн) и в экспериментальных микрокосмах, где *D. villosus*, вселившись в новое местообитание, стал вытеснять оба вида *G. duebeni* и *G. tigrinus*, причём, в статье указывают на очень быструю смену (1 год) доминирующего вида амфипод в точках мониторинга. Таким образом, потребляя взрослых особей аборигенных гаммарид, в особенности самок, чужеродный вид оказывает негативное влияние на популяцию аборигенного вида и тем самым происходит замещение видов.

D. villosus встречается в различных местах обитания (крупные камни, гравий, глина с друзами дрейссены, коряги, корни трав и высшая водная растительность) [Kinzler et al., 2009; Макаренко, Вежновец, 2018], но при этом предпочитает твёрдые субстраты на территории Беларуси [Макаренко, Вежновец, 2018] в отличие от *G. varsoviensis*, который обитает в зарослях прибрежной высшей водной растительности. Учитывая способность *D. villosus*

иметь 2–3 генерации за сезон, что обеспечивает поддержание высокой численности, способность заселять различные субстраты и встречаться в местах обитания аборигенных видов, поедать молодь и взрослых особей аборигенных видов, а также учитывая одинаковые величины потребления бентосных беспозвоночных в экспериментах, можно предположить, что одной из главных причин исчезновения *G. varsoviensis* с участков рек, где он ранее был обнаружен, является прямой хищнический пресс *D. villosus* или другого схожего чужеродного вида амфипод (к примеру, *D. haetobaphes* (Eichwald, 1841)) на данный вид, а не конкуренция за пищевые ресурсы.

Заключение

Результаты проведённых экспериментов нельзя экстраполировать на все водные экосистемы, так как трофический статус и поведенческая стратегия *D. villosus* может меняться в разных реках [Hellmann et al., 2015]. Учитывая противоречивые результаты исследований в данной области за последнее десятилетие [Van der Velde et al., 2009; Hellmann et al., 2015, 2017; Borza et al., 2018], собственные наблюдения и результаты проведённых экспериментов в лабораторных условиях, можно сделать заключение о необходимости выполнения дальнейших работ по влиянию инвазивных видов на аборигенные сообщества речных экосистем.

Благодарности

Авторы выражают благодарность чл.-корр., д. б. н. Семенченко В.П. (заведующий лабораторией гидробиологии ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам») за ценные советы в ходе планирования эксперимента и написания статьи, а также рецензенту за ценные комментарии, которые позволили улучшить текст статьи.

Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № Б17М-019 от 18.04.2017 г.).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Барков Д.В., Курашов Е.А. Избирательность питания, усвояемость пищи и пищевые потребности байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011. № 4. С. 58–63.
- Макаренко А.И. Размерные характеристики чужеродных и аборигенных видов амфипод Беларуси // Вести НАН Беларуси. 2015. № 1. С. 100–105.
- Макаренко А.И., Вежновец В.В. Современное распределение чужеродных и аборигенных видов отряда Amphipoda Latreille, 1816 на территории Беларуси // Вести НАН Беларуси. 2014. № 4. С. 95–99.
- Макаренко А.И., Вежновец В.В. Биотопическая приуроченность чужеродных и нативных видов разноногих ракообразных (Amphipoda, Crustacea) в условиях водоёмов Беларуси // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. 2018. № 4. С. 29–41.
- Монаков В.А. Питание пресноводных беспозвоночных // Бокоплавы (Amphipoda) / В.А. Монаков; отв. ред. А.А. Стрелков. М., 1998. С. 188–193.
- Arbaciauskas K. Amphipods of the Nemunas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? // Acta Zoologica Lituonica. 2008. No. 18. P. 10–16. <http://dx.doi.org/10.2478/v10043-008-0002-3>.
- Arbaciauskas K. Ataskaita «Europos bendrijos svarbos rūšių būklės ir invazinių augalų ir gyvūnų rūšių tyrimų atlikimo paslaugos. Techninės specifikacijos XI dallies 2014–2015 metais įvertinti ir prognozuoti šių invazinių bestuburių gyvūnų rūšių – kietašarvės šoniplaukos (*Pontogammarus robustoides*), ežerinės mizidės (*Paramysis lacustris*) – paplitimo ir gausumo parametras bei jų pokyčius». Sutartis Nr. 28TP-2014-90-ES (2014.10.29). 2015. 53 p.
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lith-

- uanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011. No. 402, 12. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011075>.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. No. 59. P. 1159–1174.
- Bij de Vaate A., Klink A. *Dikerogammarus villosus* Sowinski (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine // Lauterbornia. 1995. No. 20. P. 51–54.
- Bollache L., Devin S., Wattier R.A. et al. Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) in France: potential consequences // Archiv für Hydrobiologie. 2004. No. 160. P. 57–66.
- Borza P., Huber T., Leitner P. et al. How to coexist with the ‘killer shrimp’ *Dikerogammarus villosus*? Lessons from other invasive Ponto-Caspian peracarids // Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst. 2018. No. 28. P. 1441–1450. <https://doi.org/10.1002/aqc.2985>.
- Chesson J. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models // Ecology. 1983. Vol. 64. No. 5. P. 1297–1304.
- Copilaș-Ciocianu D., Arbačiauskas K. First record of *Dikerogammarus bispinosus* Martynov, 1925 in Kazakhstan: invasive or overlooked native in the Caspian Sea basin? // BioInvasions Records. 2018. No. 7(3). P. 285–291. DOI:<https://doi.org/10.3391/bir.2018.7.3.09>.
- Devin S., Beisel J.-N. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study // Biological Invasions. 2007. No. 9. P. 13–24.
- Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // Proc. R. Soc. Lond. 2000. No. 267. P. 977–983. doi: 10.1098/rspb.2000.1099.
- Dick J.T.A., Platvoet D., Kelly D.W. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. No. 59. P. 1078–1084.
- Dodd J.A., Dick J.T.A., Alexander M.E. et al. Predicting the ecological impacts of a new freshwater invader: functional responses and prey selectivity of the “killer shrimp”, *Dikerogammarus villosus*, compared to the native *Gammarus pulex* // Freshw Biol. 2014. No. 59. P. 337–352. doi:10.1111/fwb.12268
- Dumnicka E., Konopacka A., Żurek R. Changes in the benthic fauna composition in the Upper Vistula over the last 50 years – the consequences of the water pollution reduction and alien species invasion // International Journal of Oceanography and Hydrobiology. 2018. Vol. 47. Issue 3. P. 303–312.
- Elliott J.M. The drift distances and time spent in the drift by freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal // Freshwat. Biol. 2002. Vol. 47. Is. 8. P. 1403–1417.
- Grabowski M., Bączela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. No. 590. P. 75–84.
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. No. 2(1). P. 25–38 // (<http://www.academia.edu/396529>).
- Grabowski M., Mamos T., Rewicz T. et al. *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 (Amphipoda, Gammaridae): a long overlooked species in Ukrainian rivers // North-Western journal of zoology. 2012a. No. 8 (1): 121201.
- Grabowski M., Rewicz T., Konopacka A. et al. Cryptic invasion of Baltic lowlands by freshwater amphipod of Pontic origin // Aquatic Invasions. 2012b. Vol. 7. Is. 3. P. 337–346. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.005>
- Hellmann C., Schöll F., Worischka S., Becker J., Winkelmann C. River-specific effects of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) on benthic communities // Biological Invasions. 2017. No. 19. P. 381–398. DOI 10.1007/s10530-016-1286-z
- Hellmann C., Worischka S., Mehler E. et al. The trophic function of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in invaded rivers: a case study in the Elbe and Rhine / C. Hellmann, J. Becker, R. Gergs, C. Winkelmann // Aquat. Invasions. 2015. No. 10. P. 385–397.
- IUCN, 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. Prepared by the Species Survival Commission, approved by the 51st meeting of the IUCN council. 24 pp.
- Jazdzewski K. Remarks on *Gammarus lacustris* G. O. Sars, 1863, with description of *Gammarus varsoviensis* n. sp. (Crustacea, Amphipoda) // Bijdragen tot de Dierkunde. 1975. No. 45. P. 71–86.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E. et al. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // Biological Invasions. 2008. No. 10. P. 215–232.
- Kinzelbach R. Neozoans in European waters – Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing // Experientia. 1995. No. 51. P. 526–538.
- Kinzler W., Kley A., Maier G. et al. Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. No. 2. P. 457–464.
- Kley A., Maier G. An example of niche partitioning between *Dikerogammarus villosus* and other invasive and native gammarids: a field study // Journal of Limnology. 2005. No. 64. P. 85–88.
- Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal // Archiv für Hydrobiologie. 2003. No. 156. P. 457–469.
- Koester M., Gergs R. No evidence for intraguild predation of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) at an in-

- vasion front in the Untere Lorze, Switzerland // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. Issue 4. P. 489–497. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.07>
- Koester M., Schneider M., Hellmann C. et al. Is the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* the main factor structuring the benthic community across different types of water bodies in the River Rhine system? // Limnologica. 2018. No. 71. P. 44–50. doi.org/10.1016/j.limno.2018.06.001.
- Konopacka A. Life history of *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 from Kampinoski National Park (Central Poland) // Zoologica Poloniae. 1988. No. 35. P. 165–177.
- Krisp H., Maier G. Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison // Journal of Limnology. 2005. No. 64(1). P. 55–59.
- Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S. Invasive Aquatic Species of Europe Distribution, Impacts and Management // Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2002. 584 p. doi: 10.1007/978-94-015-9956-6
- Lipinskaya T., Radulovici A. DNA barcoding of alien Ponto-Caspian amphipods from the Belarusian part of the Central European invasion corridor // Genome. 2017. No. 60(11). P. 963–964. <https://doi.org/10.1139/gen-2017-0178>.
- Lipinskaya T., Radulovici A., Makaranka A. First DNA-bar coding based record of *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) (Crustacea, Gammaridae) in Belarus // BioInvasions Records. 2018. Vol. 7. No. 1. P. 55–60.
- MacNeil C., Dick J.T.A., Elwood R.W. et al. The trophic ecology of freshwater Gammarus (Crustacea: Amphipoda); problems and perspectives concerning the functional feeding group concept // Biol. Rev. 1997. No. 72. P. 349–364.
- MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T.A. et al. The Ponto-Caspian ‘killer shrimp’, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles // Aquatic Invasions. 2010. No. 5. P. 441–444.
- Mastitsky S.E., Makarevich O.A. Distribution and abundance of Ponto-Caspian amphipods in the Belarusian section of the Dnieper River // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 39–44.
- Monakov A.V. Feeding of Freshwater Invertebrates. Ghent, Belgium: Kenobi Productions, 2003.
- Rewicz T., Wattier R., Grabowski M. et al. Out of the Black Sea: Phylogeography of the Invasive Killer Shrimp *Dikerogammarus villosus* across Europe // PLOS One. 2015. 10(2): e0118121. doi:10.1371/journal.pone.0118121
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // Science. 2000. No. 287. P. 1770–1774. <http://dx.doi.org/10.1126/science.287.54.59.1770>
- Semenchenko V., Son M.O., Novitski R. et al. Checklist of non-native benthic macroinvertebrates and fish in the Dnieper River basin // BioInvasions Records. 2016. Volume 5. Issue 3. P. 185–187. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2016.5.3.10>.
- Semenchenko V.P., Rizevsky V.K., Mastitsky S.E. et al. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. Is. 2. P. 337–347.
- Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P. Alien species of Ponto-Caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper River basin (Belarus) // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. No. 4. p. 269–275. DOI: 10.1134/S2075111713040097.
- Šidagytė E., Solovjova S., Šniaukštaitė V. et al. The killer shrimp *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) invades Lithuanian waters, South-Eastern Baltic Sea // Oceanologia. 2017. No. 59. P. 85–91. <http://dx.doi.org/10.1016/j.oceano.2016.08.004>
- Stoffels B.E.M.W., Tummers J.G., Van der Velde G. et al. Assessment of predatory ability of native and non-native freshwater gammarideans: a rapid test with water fleas as prey // Current Zoology. 2011. No. 57. P. 836–843.
- Van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Platvoet D. et al. Factors influencing predatory behaviour in an invasive gammaridean species, *Dikerogammarus villosus* and some related species // Biological Invasions. 2009. No. 11. P. 2043–2054.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Kelleher B. et al. Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the Rhine river // In *Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress* (ed. J. C. von Vaupel Klein & F.R. Schram). Rotterdam, The Netherlands: Balkema, 2000. P. 3–34.
- Van Riel M.C., Van der Velde G., Rajagopal S. et al. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus* // Hydrobiologia. 2006. No. 565. P. 39–58.

COMPARATIVE ANALYSIS OF PREDATORY BEHAVIOR OF INVASIVE ALIEN *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (SOWINSKY, 1894) AND NATIVE *GAMMARUS VARSOVIENSIS* JAZDZEWSKI, 1975 AMPHIPODS

© 2019 Lipinskaya T.P.*, Makarenko A.I.**

Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources;
Minsk 220072, Belarus;

e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **amakarenko198989@mail.ru

Alien amphipods were found in Belarus in the early 2000-s.

During long-term macrozoobenthos community observations in the rivers, a decrease of native amphipods occurrence was revealed in the southern part of Belarus.

To find an explanation of the process, a laboratory experiment was conducted to reveal the predatory effects of invasive alien (*Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)) and native (*Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975) species on some macrozoobenthic groups and to compare predation rate of amphipods. In addition, experiments on interspecies interaction of two species of amphipods were done. It was found that native and invasive alien amphipods consumed the same number of macrozoobenthic groups. Maximal predation rates of gammarids were determined and there was no significant difference between invasive alien and native species. Mean predation rate for invasive alien species that consumed adults was lower than mean predation rate for invasive alien species that consumed juveniles. On the basis of experimental data it could be suggested that one of the main factors of the disappearance of *G. varsoviensis* in some parts of the rivers where it was previously found, was a direct predatory pressure of *D. villosus* or other similar alien amphipod species (e.g. *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841)) on this species.

Key words: native and invasive alien amphipods, laboratory experiment, amphipods feeding, prey preference, predation.

УДК 632.95:581.527.7(571.16)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ ПУТЁМ СПЕЙРОХОРИИ В АГРОЦЕНОЗАХ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 Михайлова С.И.^{а, b, *}, Эбель Т.В.^а, Эбель А.Л.^{b, **}

^а Томский филиал ФГБУ Всероссийский центр карантина растений («ВНИИКР»),
Томск 634021; Россия;

^б Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск 634050; Россия;

e-mail: *mikhailova.si@yandex.ru; **alex-08@mail2000.ru

Поступила в редакцию 27.02.2019. После доработки 27.05.2019. Принята к публикации 19.08.2019.

В результате герботологических анализов семенных партий *Sinapis alba* и *Phacelia tanacetifolia*, поступивших в торговые сети Томской области выявлен видовой состав сорных растений, способных распространяться путём спейрохории. Установлена высокая степень засорённости семян сидератов, в том числе диаспорами инвазионных (включая карантинные) и потенциально инвазионных видов. В семенных партиях горчицы белой и фацелии, поставляемых в Томскую область в 2017–2018 гг. из европейской части России и Сибирского федерального округа, обнаружены диаспоры 58 видов сорных растений, среди которых 1 вид (*Acroptilon repens*) является карантинным, 8 видов – инвазионные. Наряду с большим видовым разнообразием сорняков отмечена высокая общая засорённость (от 340 до 86 500 шт./кг) семян сидератов, в том числе и наиболее вредоносными сорными растениями. Так, в исследованных образцах горчицы белой и фацелии присутствовали диаспоры 7 видов сорняков, признанных опасными, и 1 вид – особо опасный для продукции растительного происхождения. Большую угрозу также представляет засорение исследуемых образцов семян сидератов сорными растениями с выраженным периодом покоя, семена которых пополняют почвенный банк агроценозов, обеспечивая их засорённость на многие годы вперёд. Для обеспечения агробезопасности региона необходим строгий контроль засорённости ввозимых партий семян и выбраковка и недопущение в продажу сильно засорённых образцов.

Ключевые слова: спейрохория, чужеродные виды, инвазионные растения, сидераты.

Введение

Анализ путей распространения чужеродных растений на новые территории является одним из методов мониторинга и важнейшей превентивной мерой для пресечения распространения инвазионных видов [Conn, 2012]. Антропохория (распространение растений при непроизвольном участии человека) может осуществляться разными способами, среди которых актуальной остаётся спейрохория, или распространение сорняков с семенным материалом культурных растений [Mask, 1991, 2003; Hulme, 2009]. Кроме большого теоретического значения, изучение диссеминации имеет непосредственное отношение к различ-

ным сторонам хозяйственной деятельности человека – борьбе с засорённостью сельскохозяйственных угодий, очистке семенного материала, интродукции чужеродных видов растений, транспортировке пассажиров и грузов и т. д. [Туганаев и др., 2003; Раков и др., 2011].

В последнее время существенно возрос интерес к изучению инвазионных видов растений в России и путей их распространения. Особенно остро стоит проблема установления векторов инвазий новых видов сорных растений, в том числе и инвазионных. Проблема инвазионных видов – одна из наиболее актуальных в биологии и экологии [Richardson et al., 2007]. Известно, что вселение инвазионных

видов приводит к сокращению биологического разнообразия [Hejda et al., 2009; Winter et al., 2009]. Однако вторжение «вредных» чужеродных видов наносит большой ущерб не только природным экосистемам, но и экономике развитых и развивающихся стран [Pimentel et al., 2001].

В работах, посвящённых чужеродным растениям европейской части России и Сибири [Виноградова и др., 2010; Виноградова и др., 2011; Васюков, 2012; Николин, 2014; Чёрная книга..., 2016], обращается внимание на способность многих инвазионных, в том числе карантинных, видов распространяться с семенами различных сельскохозяйственных культур. В отсутствие сдерживающих факторов такие чужеродные сорняки не только наносят вред посевам сельскохозяйственных культур, но и внедряются в естественные фитоценозы [Исаев, 2013].

Возросший интерес к развитию органического земледелия и пчеловодства в Сибири вызвал спрос на семена культур универсального использования (горчица белая, горчица сарептская, редька масличная, фацелия и др.). Посевной материал этих видов завозится на территорию Томской обл. из соседних областей Сибирского федерального округа (СФО) и европейской части Российской Федерации. Однако, как показали результаты мониторинга, качество семян сидератов и медоносов, поступающих в торговые сети Томской обл., оставляет желать лучшего и чаще всего не соответствует стандартам РФ [ГОСТ..., 2005; Михайлова и др., 2017].

Цель настоящей работы – выявление видового состава сорных растений, способных распространяться путём спейрохории с семенами сидератов, и анализ их инвазионного потенциала.

Материал и методика

С целью изучения возможности распространения на территории Сибирского федерального округа (далее СФО) карантинных и инвазионных видов растений с семенным материалом были проведены герботологические анализы 20 образцов семенных партий сиде-

ральных культур: горчицы белой и фацелии пижмолистной, поступивших в торговые сети г. Томска в 2017–2018 гг. из СФО и европейской части РФ. Часть исследованных образцов поступила на экспертизу в Томский филиал ФГБУ «ВНИИКР», другие образцы приобретены в торговой сети г. Томска.

Из каждого образца массой 0.5–1.0 кг выделялись диаспоры всех сорных видов, идентификация которых проводилась с учётом основных морфологических признаков плодов, целых семян и частично обрушенных семян с помощью бинокулярного микроскопа Stemi 305 (ZEISS). К обрушенным относятся семена с полностью или частично удалёнными покрывающими их оболочками при обмолаоте или в результате влияния внешних условий [ГОСТ..., 1987]. Для определения плодов и семян использовались классические руководства [Доброхотов, 1961; Майсурия, Атабекова, 1978; Москаленко, Юдин, 1999], а также карпоботаническая коллекция Томского филиала ФГБУ «ВНИИКР». Для учёта численности диаспор сорных видов из каждого образца семян сидератов отбирали по 10 проб массой 5 г и проводили учёт всех диаспор сорных видов, затем делали перерасчёт на 1 кг семян.

Протокол герботологического анализа каждого образца оформлялся в виде таблицы. В качестве примера приведён результат анализа образца семян горчицы белой *Sinapis alba*, приобретённой частным лицом 20.03.2017 г. в торговой сети г. Томска (таблица 1).

Результаты

В результате проведённых герботологических анализов семенных партий горчицы белой и фацелии пижмолистной *Phacelia tanacetifolia* выявлен видовой состав растений, диаспоры которых способны распространяться путём спейрохории (таблица 2). Диаспоры некоторых сорных растений удалось определить только до рода, что объясняется значительной трудностью определения плодов и семян отдельных таксонов (*Cirsium*, *Rumex*).

Наряду с большим видовым разнообразием сорняков была отмечена высокая засорённость семян сидератов, в том числе и наиболее вре-

Таблица 1. Гербологический анализ семенной партии горчицы белой *Sinapis alba*

| № п/п | Вид | Число семян, шт./10 г | Число семян, шт./кг |
|------------------------------------|---|--------------------------|------------------------|
| Преобладающие виды сорных растений | | | |
| 1 | <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>runderale</i> (Kitag.) Tzvelev | 159.6 ± 3.8 | 15960 |
| 2 | <i>Sinapis arvensis</i> L. | 4.0 ± 0.4 | 400 |
| 3 | <i>Acroptilon repens</i> L. | 3.0 ± 0.6 | 300 |
| 4 | <i>Convolvulus arvensis</i> L. | 2.0 ± 0.3 | 200 |
| Малочисленные виды сорных растений | | | |
| 5 | <i>Chenopodium album</i> L. | sol | около 10 |
| 6 | <i>Cirsium</i> sp. | sol | около 30 |
| 7 | <i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv. | sol | около 50 |
| 8 | <i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve | sol | около 10 |
| 9 | <i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort. | sol | около 10 |
| 10 | <i>Echium vulgare</i> L. | sol | около 60 |
| 11 | <i>Rumex</i> sp. | sol | около 10 |
| 12 | <i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv. | sol | около 70 |
| 13 | <i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. et Schult. | sol | около 50 |

Примечание: sol – семена вида отмечались единично.

доносными сорными растениями [Перечень..., 2010a; 2010б]. В таблицах 3 и 4 приведены данные по общему содержанию диаспор сорных растений в семенных партиях сидератов и численности преобладающих сорных видов.

Обсуждение результатов

Таким образом, в ходе наших исследований в семенном материале сидератов были обнаружены диаспоры 41 чужеродного вида растений, относящихся к 37 родам из 17 семейств. Наибольшим таксономическим разнообразием отличаются семейства Asteraceae (8 родов, 8 видов), Brassicaceae (5 родов, 5 видов) и Poaceae (4 рода, 5 видов). При этом в семенах горчицы белой нами были обнаружены диаспоры 32 чужеродных видов сорных растений, а в семенах фацелии – диаспоры 31 чужеродного вида сорняков.

Помимо диаспор чужеродных сорных растений в семенном материале исследованных сидератов присутствовали и 17 видов сорняков, являющихся аборигенными (*Centaurea scabiosa*, *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia virgata*, *Fallopia convolvulus*, *Lappula squarrosa*, *Medicago lupulina*,

Melandrium album, *Oberna behen*, *Persicaria lapathifolia*, *Polygonum aviculare*, *Rumex acetosa*, *Stachys palustris*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*). Таким образом, всего в семенном материале горчицы белой и фацелии пижмолистной, поступивших в Томскую область в 2017–2018 гг., присутствовали диаспоры 58 видов сорных растений.

Особое внимание следует обратить на возможность распространения с семенами сидератов карантинных и опасных сорных растений, в том числе и инвазионных. Из 55 определённых до вида сорных растений чужеродные составили 61.8%. Из них 9 видов (*Acroptilon repens*, *Axyris amaranthoides*, *Conium maculatum*, *Echinochloa crus-galli*, *Galium aparine*, *Lactuca serriola*, *Melilotus officinalis*, *Tripleurospermum inodorum*, *Vicia hirsuta*) являются инвазионными для территории СФО [Чёрная книга..., 2016].

В отдельных партиях горчицы (см. табл. 1) были обнаружены жизнеспособные семена горчака ползучего (*Acroptilon repens*), являющегося инвазионным и карантинным вредным организмом, ограниченно распространённым на территории Евразийского экономического

Таблица 2. Видовой состав чужеродных растений, обнаруженных в семенах горчицы белой *Sinapis alba* и фацелии пижмолистной *Phacelia tanacetifolia*

| № п/п | Виды сорных растений | Группа | Образцы | |
|-------|---|-----------|---------------|---------|
| | | | горчицы белой | фацелии |
| 1 | <i>Acroptilon repens</i> (L.) DC. | Ч* (И, К) | + | – |
| 2 | <i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson | Ч | – | + |
| 3 | <i>A. retroflexus</i> L. | Ч | + | + |
| 4 | <i>Avena fatua</i> L. | Ч | + | + |
| 5 | <i>Axyris amaranthoides</i> L. | Ч (И) | + | – |
| 6 | <i>Brassica campestris</i> L. | Ч | + | + |
| 7 | <i>Buglossoides arvensis</i> (L.) Johnston | Ч | + | + |
| 8 | <i>Camelina sativa</i> Crantz | Ч | + | + |
| 9 | <i>Cannabis sativa</i> L. | Ч | + | – |
| 10 | <i>Carduus</i> sp. | ? | – | + |
| 11 | <i>Centaurea cyanus</i> L. | Ч | – | + |
| 12 | <i>Cichorium intybus</i> L. | Ч | – | + |
| 13 | <i>Cirsium</i> sp. | ? | + | + |
| 14 | <i>Conium maculatum</i> L. | Ч (И) | – | + |
| 15 | <i>Corispermum declinatum</i> Stephan et Steven | Ч | + | + |
| 16 | <i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv. | Ч (И) | + | + |
| 17 | <i>Echium vulgare</i> L. | Ч | + | + |
| 18 | <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L. Her. | Ч | – | + |
| 19 | <i>Fumaria officinalis</i> L. | Ч | + | – |
| 20 | <i>Galega orientalis</i> Lam. | Ч | – | + |
| 21 | <i>Galeopsis bifida</i> Boenn. | Ч | + | + |
| 22 | <i>G. ladanum</i> L. | Ч | + | + |
| 23 | <i>Galium aparine</i> L. | Ч (И) | + | – |
| 24 | <i>G. vaillantii</i> DC. | Ч | + | + |
| 25 | <i>Lactuca serriola</i> L. | Ч (И) | + | – |
| 26 | <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall. | Ч (И) | + | + |
| 27 | <i>Neslia paniculata</i> (L.) Desv. | Ч | + | + |
| 28 | <i>Nonea rossica</i> Stev. | Ч | + | – |
| 29 | <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>runderale</i> (Kitag.) Tzvelev | Ч | + | + |
| 30 | <i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth. | Ч | + | |
| 31 | <i>Raphanus raphanistrum</i> L. | Ч | + | – |
| 32 | <i>Rumex</i> sp. | ? | + | – |
| 33 | <i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. et Schult. | Ч | + | + |
| 34 | <i>S. viridis</i> (L.) P. Beauv. | Ч | + | + |
| 35 | <i>Sinapis arvensis</i> L. | Ч | + | + |
| 36 | <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill | Ч | + | + |
| 37 | <i>Stachys annua</i> (L.) L. | Ч | + | + |
| 38 | <i>Spergula arvensis</i> L. | Ч | + | + |
| 39 | <i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip. | Ч (И) | – | + |
| 40 | <i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray | Ч (И) | + | + |
| 41 | <i>Viola arvensis</i> Murray | Ч | – | + |

Примечание. Ч – чужеродный вид, И – инвазионный вид, К – карантинный вид, «?» – принадлежность к группе не выяснена, «+» – вид обнаружен, «–» – вид не обнаружен.

Таблица 3. Содержание диаспор сорных растений в семенах горчицы белой *Sinapis alba* разного географического происхождения

| № образца | Число сорных видов | Общая засорённость образца, число семян, шт/кг | Преобладающие виды сорняков (число семян, шт/кг) |
|---------------------------------|--------------------|--|---|
| Образцы из европейской части РФ | | | |
| 1 | 16 | 9720 | <i>Echinochloa crus-galli</i> (6110) <i>Setaria pumila</i> (1380) <i>Chenopodium album</i> (600) |
| 2 | 13 | 17 170 | <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>ruderales</i> (15 960) |
| 3 | 19 | 340 | <i>Fallopia convolvulus</i> (200) |
| 4 | 23 | 70 440 | <i>Setaria viridis</i> (51 320) <i>Chenopodium album</i> (10 080) <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>ruderales</i> (1920) |
| 5 | 20 | 3000 | <i>Brassica campestris</i> (1000) <i>Galium aparine</i> (1000) <i>Convolvulus arvensis</i> (400) |
| Образцы из СФО | | | |
| 6 | 6 | 15 300 | <i>Melilotus officinalis</i> (12 220) <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>ruderales</i> (2720) |
| 7 | 14 | 27 120 | <i>Brassica campestris</i> (15 300) <i>Setaria pumila</i> (4200) <i>Echinochloa crus-galli</i> (2480) |
| 8 | 14 | 9980 | <i>Setaria pumila</i> (3400) <i>Brassica campestris</i> (2320) <i>Echinochloa crus-galli</i> (2140) |
| 9 | 18 | 6360 | <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>ruderales</i> (3360) <i>Echinochloa crus-galli</i> (1060) |
| 10 | 8 | 1960 | <i>Chenopodium album</i> (850) |

союза [Единый перечень..., 2018]. В марте 2017 г. Территориальное управление Россельхознадзора по Томской области провело несколько проверок в торговых точках, реализующих семена, в том числе и по сообщениям от граждан, которые приобрели семена горчицы белой в розничной торговой сети г. Томска. Проверки показали, что семенной материал данного сидерата был засорён большим количеством семян горчицы ползучего: на 1 упаковку семян горчицы белой весом 0.5 кг приходилось более 80 семян горчицы ползучего, который является вредоносным карантинным объектом и способен нанести значительный ущерб урожаю. Производителем (фасовщиком) семян горчицы белой в

одном случае являлась компания «Успех» (г. Кемерово), в другом – ООО ПКФ «Семена для Сибири» (г. Красноярск). В соответствии с сопроводительными документами местами происхождения данных семян были Липецкая область и Алтайский край.

Анализируя таблицы 3 и 4, можно сделать вывод, что существенного различия в видовом составе преобладающих сорных видов, поступающих в Томскую область из европейской части РФ и других областей СФО, не наблюдается. Большинство из преобладающих сорняков являются опасными (*Persicaria lapathifolia*, *Fallopia convolvulus*, *Echinochloa crus-galli*, *Chenopodium album*, *Galium aparine*, *Setaria viridis*, *S. pumila*) или особо опасными

Таблица 4. Содержание диаспор сорных растений в семенах фацелии пижмолистной *Phacelia tanacetifolia* разного географического происхождения

| № образца | Число сорных видов | Общая засорённость образца, число семян, шт/кг | Преобладающие виды сорняков (число семян, шт/кг) |
|---------------------------------|--------------------|--|--|
| Образцы из европейской части РФ | | | |
| 1 | 18 | 30 460 | <i>Chenopodium album</i> (12 760) <i>Setaria pumila</i> (6000) <i>Setaria viridis</i> (5560) <i>Echinochloa crus-galli</i> (2960) |
| 2 | 12 | 69 700 | <i>Chenopodium album</i> (53 700) <i>Thlaspi arvense</i> (10 700) |
| 3 | 23 | 53 300 | <i>Setaria pumila</i> (19 200) <i>Chenopodium album</i> (10 400) <i>Echinochloa crus-galli</i> (4800) |
| 4 | 15 | 24 600 | <i>Chenopodium album</i> (10 000) <i>Setaria pumila</i> (5120) <i>Setaria viridis</i> (4140) <i>Echinochloa crus-galli</i> (3280) |
| 5 | 22 | 20 600 | <i>Rumex</i> sp. (5040) <i>Chenopodium album</i> (4620) <i>Cirsium</i> sp. (3000) |
| Образцы из СФО | | | |
| 6 | 18 | 86 500 | <i>Setaria viridis</i> (37 000) <i>Camelina sativa</i> (13 460) <i>Echinochloa crus-galli</i> (12 350) <i>Setaria pumila</i> (12000) |
| 7 | 11 | 34 200 | <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>runderale</i> (11 300) <i>Chenopodium album</i> (5900) <i>Corispermum declinatum</i> (4700) <i>Echinochloa crus-galli</i> (2900) |
| 8 | 15 | 27 400 | <i>Chenopodium album</i> (12 800) <i>Persicaria lapathifolia</i> (11 800) |
| 9 | 26 | 21 660 | <i>Panicum miliaceum</i> ssp. <i>runderale</i> (8980) <i>Chenopodium album</i> (2980) <i>Corispermum declinatum</i> (2340) |
| 10 | 12 | 6760 | <i>Chenopodium album</i> (2440) |

(*Convolvulus arvensis*) для продукции растительного происхождения вредными организмами [Перечень..., 2010а, 2010б].

Среди чужеродных растений, распространяющихся спейрохорно с семенами сидератов, встречаются опасные инвазионные виды (табл. 2). В качестве примера можно привести инвазионный ежовник обыкновенный (*Echinochloa crus-galli*). Данный сорняк признан опасным для продукции растительного происхождения

вредным организмом, способным при массовом размножении и распространении вызывать имущественный ущерб (от 10 до 30%), связанный с утилизацией продукции, снижение её качества и потребительской ценности в отдельных субъектах Российской Федерации [Перечень..., 2010б]. Этот южноазиатский по происхождению вид известен в России с начала XIX в. Основной способ его инвазии изначально – занос вместе с рисом в районы ри-

сосеяния. Но затем этот сорняк на юге России начал засорять пропашные культуры (кукурузу, подсолнечник, картофель и др.), продвигаясь вместе с ними в более северные области. Таким образом ежовник обыкновенный довольно быстро, менее чем за 50 лет, достиг широкого распространения по всей России [Чёрная книга..., 2016]. В Сибири этот вид впервые был собран в г. Барнаул в 1909 г. Через 6 лет он уже отмечался на севере Алтайского края, возле границ Новосибирской и Кемеровской областей. В 1920-е гг. ежовник изредка встречался также в Омской, Новосибирской, Томской областях, Республике Алтай, в Минусинском уезде и Забайкальской Сибири. В 1940–1950 гг. число его местонахождений прогрессивно увеличивается, и вид встречается уже в большинстве сибирских регионов [Чёрная книга..., 2016]. В настоящее время данный вид весьма обычен в агроценозах Сибири, в том числе и в Томской области, и нередко с большим обилием произрастает на полях.

Также большую опасность для агроценозов представляют распространяющиеся с семенами, в том числе и сидератов, виды сорных растений, для диаспор которых характерен выраженный период покоя. Такими сорняками являются, например, щирицы жминдовидная и запрокинутая (*Amaranthus blitoides*, *A. retroflexus*), марь белая (*Chenopodium album*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*) и горошек волосистый (*Vicia hirsuta*). Занесённые в агроценозы с посевным материалом сидератов, призванных улучшать плодородие почвы и бороться с сорняками, семена этих видов чаще всего не прорастают в первый год, а пополняют почвенный банк сорных семян данных агроценозов, практически сводя на нет весь смысл использования сидеральных культур.

Заключение

Таким образом, проведённые нами исследования показали высокую вероятность проникновения в агроценозы Томской области большого количества сорных, в том числе опасных инвазионных и карантинных, видов

растений с семенными партиями сидеральных культур, использование которых в настоящее время широко пропагандируется в биологическом земледелии с целью улучшения плодородия почвы и борьбы с сорняками. В семенных партиях горчицы белой и фацелии, поставляемых в Томскую область в 2017–2018 гг. из европейской части России и Сибирского федерального округа, обнаружены диаспоры 58 видов сорных растений, среди которых 9 видов являются инвазионными, в том числе 1 вид (*Acroptilon repens*) – карантинный. Наряду с большим видовым разнообразием сорняков отмечена высокая общая засорённость (от 340 до 86 500 шт./кг) семян сидератов, в том числе и наиболее вредоносными сорными растениями. Так, в исследованных образцах горчицы белой и фацелии присутствовали диаспоры 7 видов сорняков, признанных опасными, и 1 вид – особо опасный для продукции растительного происхождения. Большую угрозу также представляет засорение исследуемых образцов семян сидератов сорными растениями с выраженным периодом покоя, семена которых пополняют почвенный банк агроценозов, обеспечивая их засорённость на многие годы вперед. Для обеспечения агробезопасности региона необходим строгий контроль ввозимых партий семян, их выбраковка и недопущение в продажу сильно засорённых образцов.

Финансирование работы

Данное научное исследование (проект № 8.1.09.2018) выполнено при поддержке Программы повышения конкурентоспособности ТГУ.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Васюков В.М. Способы диссеминации ненамеренно-заносных американских видов семейства Asteraceae Dumort. во флоре Среднего и Нижнего Поволжья // В сб.: Репродуктивная биология, география и экология растений и сообществ Среднего Поволжья. Мат. Всерос. конференции, посвящённой 105-летию со дня рождения выдающегося русского ботаника, д.б.н., проф. Р.Е. Левиной / Под ред. С.Н. Опаринной. Ульяновск: Изд-во Ульяновского госуд. педагог. ун-та им. И.Н. Ульянова, 2012. С. 53–58.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.
- ГОСТ 20290-74. Государственный стандарт Союза ССР. Семена сельскохозяйственных культур. Определение посевных качеств семян. Термины и определения (с Изменением N 1). М.: Издательство стандартов, 1987. 19 с.
- ГОСТ Р 52325-2005. Национальный стандарт Российской Федерации. Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М.: Стандартинформ, 2005. 19 с.
- Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. М.: Сельхозиздат, 1961. 414 с.
- Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза. С изменениями и дополнениями от: 30 марта 2018 г. (изменения от 2 мая 2018 г. – Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 30 марта 2018 г. N 25) (Электронный документ) // (<https://vniikr.ru/edinyij-perechen-karantinnykh-obektov-evrazijskogo-ekonomicheskogo-soyuza>). Проверено 19.02.2019.
- Исаев А.А. Число нарушений в сфере оборота семенного материала растёт // Защита и карантин растений. 2013. № 7. С. 3–5.
- Майсурия Н.А., Атабекова А.И. Определитель семян и плодов сорных растений. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Колос, 1978. 288 с.
- Михайлова С.И., Эбель А.Л., Эбель Т.В. Использование герботологического анализа семенных партий сельскохозяйственных растений с целью изучения сорной флоры // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Тезисы докл. Всерос. научной конференции с междунар. участием. (Санкт-Петербург, 27–28 ноября 2017 г.). Санкт-Петербург, 2017. С. 40–41.
- Москаленко Г.П., Юдин Б.И. Атлас семян и плодов сорных растений, встречающихся в подкарантинных грузах и материалах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 264 с.
- Николин Е.Г. Сорные и чужеродные растения Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 45–51.
- Перечень опасных для продукции растительного происхождения вредных организмов // Вестник защиты растений. 2010а. № 4. С. 74–75.
- Перечень особо опасных для продукции растительного происхождения вредных организмов // Вестник защиты растений. 2010б. № 4. С. 73.
- Раков Н.С., Сенатор С.А., Саксонов С.В. Антропохория адвентивных растений Среднего Поволжья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 5(2). С. 203–208.
- Туганаев В.В., Леконцева Л.Р., Туганаев А.В. Зерновой и семенной материалы как источник диссеминации растений в прошлом и настоящем // В сб.: Вопросы экологии и природопользования в аграрном секторе: Матер. всерос. научно-практической конференции, 2003. С. 268–273.
- Чёрная Книга флоры Сибири / Науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; Рос. Акад. наук, Сибирское отделение; ФИЦ Угля и углекислоты [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Conn J.S. Pathways of Invasive Plant Spread to Alaska: III. Contaminants in Crop and Grass Seed // Invasive Plant Science and Management. 2012. Vol. 5. Issue 2. P. 270–281. doi.org/10.1614/IPSM-D-11-00073.1
- Mack R.N. 1991. The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States // Econ. Bot. 45: 257–273.
- Mack R.N. Global plant dispersal, naturalization, and invasion: pathways, modes, and circumstances // In: G.M. Ruiz, J.T. Carlton (editors). Invasive Species, Vectors and Management Strategies. Washington. Island Press. 2003. P. 3–30.
- Hejda M., Pysek P., Jarosik V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // Journal of Ecology. 2009. Vol. 97. P. 393–403.
- Hulme P.E. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization // Journal of Applied Ecology. 2009. Vol. 46. P. 10–18. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x
- Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2001. Vol. 84. P. 1–20.
- Richardson D.M., Holmes P.M., Esler K.J., Galatowitsch S.M., Stromberg J.C., et al. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects // Divers. Distrib. 2007. Vol. 13. P. 126–139.
- Winter M., Schweiger O., Klotz S., Nentwig W., Andriopoulos P., Arianoutsou M., Basnou C., Delipetrou P., Didziulis V., Hejda M., Hulme P.E., Lambdon P.W., Pergl J., Pysek P., Roy D.B., Kuhn, I. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2009. Vol. 106. P. 21721–21725.

DISTRIBUTION OF ADVENTIVE PLANTS BY SPAYROCHORIA IN AGROCENOSIS OF THE TOMSK REGION

© 2019 Mikhailova S.I.^{a, b, *}, Ebel T.V.^a, Ebel A.L.^{b, **}

^a Tomsk Branch of All-Russian Plant Quarantine Center (“VNIKR”),
Tomsk, 634021, Russia;

^b National Research Tomsk State University,
Tomsk, 634050, Russia;

e-mail: *mikhailova.si@yandex.ru; **alex-08@mail2000.ru

The results of the herbological analyzes of the seed lots of *Sinapis alba* and *Phacelia tanacetifolia* received in the trading networks of the Tomsk region are presented. The species composition of weedy plants which are able to spread by spayrochory is revealed. A high degree of weed infestation of green manure seeds, including diasporas of invasive and potentially invasive species (as well as quarantine plants) has been recorded. In seed lots of *Sinapis alba* and *Phacelia tanacetifolia* supplied to the Tomsk region in 2017–2018 from the European part of Russia and the Siberian Federal District, diasporas of 58 weed species were found, among which 9 species are invasive, including one quarantine species (*Acroptilon repens*). Along with a large diversity of weed species, a high total contamination (from 340 to 86 500 pcs / kg) of green manure seeds, including the most harmful weeds, is noted. For example, diasporas of 7 weeds species recognized as dangerous, and one species especially dangerous for products of plant origin, were present in the studied samples of *Sinapis alba* and *Phacelia tanacetifolia*. A large threat is also posed by the contamination of the studied green manure seeds by weeds with a pronounced dormant period, the seeds of which replenish the soil bank of agrocenoses, ensuring their contamination for many years to come. To ensure the agro-safety of the region, strict control of the contamination of imported seed lots and the culling and preventing the sale of heavily clogged samples are necessary.

Key word: spayrochorya, adventive species, invasive plants, green manure.

ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ МОЛОДИ РЫБ, СВЯЗАННАЯ С ДРЕЙФОМ ВОДНОГО ГИАЦИНТА (*EICHHORNIA CRASSIPES*)

© 2019 Нездолий В.К.*, Павлов Д.С. **

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской Академии Наук (ИПЭЭ РАН), Москва 119071, Россия;
Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр;
Москва 119071, Россия;
e-mail: *nezvic@rambler.ru; **acad.pavlov@gmail.com

Поступила в редакцию 23.07.2019. После доработки 28.07.2019. Принята к публикации 21.08.2019

В дельте р. Меконг исследована пассивная покатная миграция молоди рыб, ассоциированных с инвазивным видом – водным гиацинтом (*Eichhornia crassipes*). Показано, что программа поведения молоди, направленная на выход из прибрежной закрепленной растительности в транзитный поток для миграции, сохраняется и в случае с дрейфующим водным гиацинтом. Выявлено, что в целом пассивная покатная миграция имеет три составляющих: дрейф молоди с зарослями водного гиацинта; выход молоди в транзитный поток в сумеречно-ночной период из прибрежных биотопов; выход молоди в транзитный поток в сумеречно-ночной период из дрейфующих зарослей гиацинта. Отмечено, что покатная миграция молоди рыб, связанная с дрейфом водного гиацинта в дельте р. Меконг заканчивается массовой гибелью при выносе в море.

Ключевые слова: покатная миграция, молодь рыб, дрейф, водный гиацинт, р. Меконг.

Введение

Покатная миграция ранней молоди рыб заключается в её перемещении от нерестилищ к местам нагула и направлена на расселение молоди и освоение трофической части ареала. Такая миграция, как правило, носит массовый характер и свойственна большинству видов речных рыб.

Исследования покатной миграции позволили установить, что в светлое время суток молодь многих видов рыб находится в зоне прибрежной растительности (резидентный биотоп), а в тёмное время суток, начиная с вечерних сумерек, активно выходит в транзитный поток (миграционный биотоп) и далее пассивно перемещается вместе с ним вниз по течению. Утром, с рассветом, молодь возвращается в прибрежье реки [Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; Pavlov, Lupandin, Kostin et al., 2001; Павлов, Лупандин, Костин, 2007; Pavlov, Mikheev, 2017].

Покатная миграция рыб, как правило, изучалась на реках с прибрежной водной раститель-

ностью, прикреплённой к дну (стационарные резидентные биотопы). Однако, иногда такая растительность, по тем или иным причинам, отрывается от берега и сносится течением. При этом молодь рыб, держащаяся около этой растительности, также дрейфует вместе с ней вниз по течению (дрейфующий резидентный биотоп). Это редкое явление для умеренных и северных широт является весьма масштабным и распространённым для рек и водоёмов тропической зоны [Oliver and McKaye, 1982; Henderson and Hamilton, 1995; Adams et al., 2002; Agostinho et al., 2007; Bulla et al., 2011].

Особое значение в этой связи для р. Меконг представляет плавающее растение водный гиацинт (*Eichhornia crassipes*). Это инвазивный вид из Южной Америки, расселившийся по всему миру в конце XIX – начале XX в. Многие протоки дельты Меконга, а также заливы и пойменные озёра, покрыты водным гиацинтом. Специфика этого растения заключается в том, что оно образует как мощные прибрежные

заросли, так и отрывающиеся от них разноразмерные дрейфующие скопления, получившие название плавучие острова. Многие виды рыб ассоциированы с зарослями водного гиацинта, которые являются типичными биотопами, где происходит размножение и питание рыб, рост молоди, защита от хищников и от мощной инсоляции.

Дрейф плавучих островов водного гиацинта способствует пассивному расселению ассоциированной с ними молоди рыб, то есть их покатной миграции [Oliver and McKaye, 1982; Нездолий, 1997; Hortle et al., 2003; Schiesari et al., 2003; Bulla et al., 2011; Suarez et al., 2013]. Однако остаётся не ясным, сохраняется ли при этом другая составляющая покатной миграции – активный выход молоди в транзитный поток в тёмное время суток? Ответ на этот вопрос и стал целью данной работы. В соответствии с этим была поставлена задача: определить концентрацию ранней молоди рыб в дневной и ночной периоды на участке без гиацинта (транзитный поток на удалении от гиацинта) и на участке вблизи гиацинта.

Методы исследований

Полевые исследования покатной миграции ранней молоди рыб были проведены в период массового дрейфа водного гиацинта в конце влажного сезона (ноябрь, 2012), на одном из крупнейших рукавов дельты Меконга – Шонг-Хау (SÔNG HẬU) у г. Тяудок (10.69908°N; 105.12614°E), удалённого от моря на расстояние около 200 км. Ширина этой протоки составляла 380 м, максимальная глубина 16 м, температура воды 20–26 °C, прозрачность 50 см по диску Секки, солёность приближалась к нулю. Покрытие поверхности протоки водным гиацинтом составляло от 20 до 70%. Эта величина колебалась в зависимости от скорости течения, силы и направления ветра, а также интенсивности судоходства. В протоке плывут как отдельные растения, так и их скопления от нескольких экземпляров до десятков тысяч растений, которые могут многократно разъединяться или объединяться, образуя единый ковёр.

Применялась методика активного лова на двух соседних участках потока:

- по краю плавучих островов на расстоянии 1–2 м;
- на открытом участке потока, на расстоянии 20–25 м от плавучих островов.

Для траления использовалась ихтиопланктонная конусная сеть (ИКС) из капронового сита № 11, с площадью устья 0.38 м² и длиной 2.5 м [Павлов, Нездолий и др., 1981, Nezdolii, Pavlov et al., 2010]. ИКС крепилась перед носовой частью моторной лодки и облавливала поверхностный горизонт потока (0.0–0.5 м). Траление проводилось против течения со скоростью движения лодки около 0.7 м/с в дневные и ночные часы. Время траления 10 мин.

После подъёма из воды всё содержимое пробы сразу фиксировали 4–8%-м формалином. В пробах ранняя молодь рыб была представлена личинками с длиной тела 7–12 мм. Помимо личинок рыб в пробах отмечались, беспозвоночные и мусор неорганического и органического происхождения. Личинок извлекали из пробы и фиксировали в 4%-м формалине для последующего определения таксономического статуса и длины (*l*, мм).

Из-за отсутствия регионального определителя личинок рыб использовали собственные данные по ранним стадиям развития молоди, накопленные при исследовании покатной миграции молоди рыб во Вьетнаме в период 1987–2018 гг. [Nezdolii, Pavlov et al., 2010; Нездолий и др., 2014], а также Базу данных рыб Меконга [Mekong Fish Data Base, 2003]. Таксономическую принадлежность личинок определяли, как правило, только до отряда.

Для расчёта концентрации покатников на участке взятия проб гидрометрической вертушкой ГР-55 измеряли скорость течения в устье ИКС. Концентрацию рыб рассчитывали по формуле:

$$C_{100} = 100N/S \cdot V \cdot T,$$

где C_{100} – концентрация рыб (экз.) на 100 м³ воды; N – количество рыб в улове, экз.; S – площадь устья ИКС, м²; T – время лова, с; V – скорость течения в устье сетки, м/с.

Результаты и их обсуждение

Собранный материал представлен в таблице.

Всего было поймано 183 личинки, которые принадлежали к четырём отрядам – Osmeriformes (длина 7–12 мм), Perciformes (4–11 мм), Cypriniformes (8–10 мм) и Siluriformes (7–8 мм). Неидентифицированные, повреждённые при лове личинки составили 6.5%.

Днём концентрация личинок рыб вблизи гиацинта была в 9.5 раза больше, чем на участках воды без него (23.7 и 2.5 экз./100 м³, соответственно). Ночью это соотношение было противоположным (4.2 и 8.0 экз./100 м³, соответственно), то есть концентрация рыб на участках без гиацинта была выше в 1.9 раза (рис.).

Непараметрический дисперсионный анализ Краскела – Уоллеса показал, что концентрация покотников достоверно ($p < 0.05$) различается днём и ночью, близи плавучих островов и вдали от них и при сочетании этих двух факторов.

Ночью концентрация покотников вблизи гиацинта уменьшалась в 5.6 раза, а в транзитном потоке на удалении от гиацинта, напротив, увеличивалась в 3.2 раза. Это указывает на то, что значительная часть рыб ночью покидает дрейфующие заросли гиацинта и выходит в транзитный поток.

Таким образом, эволюционно сложившаяся программа миграционного поведения

[Павлов, Лупандин, Костин, 2007; Pavlov, Mikheev, 2017], направленная на выход молоди в сумеречно-ночной период из стационарных резидентных биотопов в транзитный поток, сохраняется и в случае с дрейфующими плавучими островами. Следует отметить, что эта программа поведения реализуется, несмотря на то, что появилась новая, более мощная составляющая покотной миграции – пассивная покотная миграция молоди с дрейфующим резидентным биотопом из водного гиацинта.

Оценивая в целом явление покотной миграции ранней молоди речных рыб, ассоциированных с плавающим водным гиацинтом, можно выделить три составляющие этого процесса:

- пассивная покотная миграция молоди с дрейфующими зарослями водного гиацинта (молодь перемещается вместе со своим биотопом, не выходя в тёмное время суток в транзитный поток; направление и скорость её дрейфа определяются вектором и скоростью речного потока и розой ветров);

- пассивная покотная миграция молоди, выходящей в сумеречно-ночной период из прибрежных стационарных резидентных биотопов в транзитный поток;

- пассивная покотная миграция молоди, выходящей в сумеречно-ночной период из дрейфующих резидентных биотопов в транзитный поток.

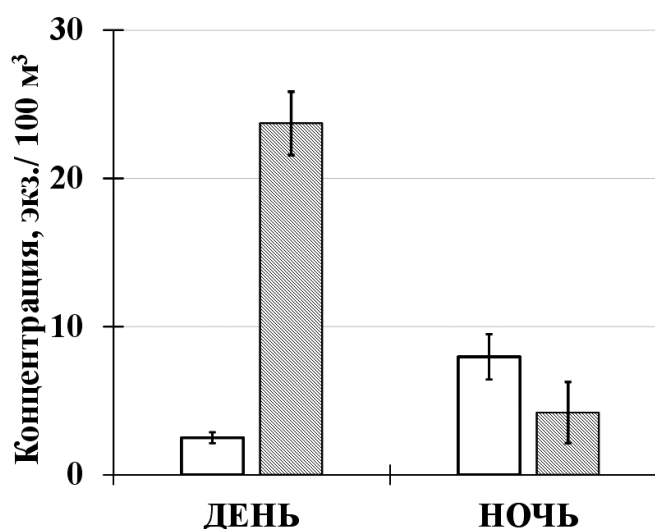


Рис. Концентрация личинок днём и ночью на участках воды вблизи плавающих скоплений гиацинта и на удалении от них. Участки воды: □ – без гиацинта, ■ – вблизи гиацинта; I – ошибка средней.

Таблица. Концентрация покатной молоди рыб на участках потока вблизи дрейфующего гиацинта и на удалении от него (дельта р. Меконг, протока Шонг-Хау, 15–16 ноября, 2012 г.; н. и. личинки – неидентифицированные личинки)

| Время лова, час, мин. | Таксон | Количество, экз. | Концентрация, экз./100м ³ | Время лова | Таксон | Количество, экз. | Концентрация, экз./100м ³ |
|----------------------------------|--------------|------------------|--------------------------------------|-------------|---------------|------------------|--------------------------------------|
| ДЕНЬ | | | | | | | |
| Участки воды без гиацинта | | | | | | | |
| 13:40–13:50 | Osmeriformes | 3 | 1.85 | 19:20–19:30 | Osmeriformes | 9 | 5.67 |
| | Siluriformes | 1 | 0.63 | | Supriniformes | 5 | 3.15 |
| 14:00–14:10 | Osmeriformes | 5 | 3.15 | 19:40–19:50 | Osmeriformes | 3 | 1.85 |
| | | | | | н.и. личинки | 5 | 3.15 |
| 14:20–14:30 | Osmeriformes | 2 | 1.26 | 20:00–20:10 | Osmeriformes | 15 | 9.45 |
| | Perciformes | 1 | 0.63 | | Persiformes | 1 | 0.63 |
| Участки вблизи гиацинта | | | | | | | |
| 15:40–15:50 | Osmeriformes | 28 | 17.64 | 20:20–20:30 | Osmeriformes | 12 | 7.56 |
| | Perciformes | 3 | 1.85 | | Perciformes | 1 | 0.63 |
| 16:00–16:10 | Osmeriformes | 33 | 20.79 | 20:40–20:50 | Osmeriformes | 5 | 3.15 |
| | н.и. личинки | 7 | 4.41 | | | | |
| 16:30–16:40 | Osmeriformes | 26 | 16.38 | 21:20–21:30 | Osmeriformes | 1 | 0.63 |
| | Perciformes | 16 | 10.08 | | Siluriformes | 1 | 0.63 |

Первая составляющая в дельте р. Меконг играет, по-видимому, основную роль, так как плавучие острова занимают значительную часть поверхности водотока, и их дрейф осуществляется круглосуточно. Вторая и третья составляющие – играют меньшую роль. Они связаны со зрительной ориентацией в потоке воды и реализуются в основном в сумеречно-ночное время, за исключением случаев с высокой мутностью воды, когда скат может идти круглосуточно.

Однако, первая составляющая покатной миграции, будучи самой мощной, может иметь катастрофические экологические последствия для мигрантов, так как их дрейф со своим плавающим биотопом в дельте р. Меконг заканчивается в течение нескольких суток массовой гибелью в солёной воде при выносе плавучих островов в море.

Заключение

Наличие плавающих скоплений водного гиацинта приводит к массовому дрейфу (вынужденная миграция) молоди рыб как резидентов, так и мигрантов. При этом миграция последних происходит не только в тёмное, но и в светлое время суток, что приводит к расширению суточного миграционного окна. Это, соответственно, приводит к резкому увеличению проходимой дистанции как в течение суток, так и в течение всего миграционного периода. Такое увеличение дистанции в пределах речного бассейна может быть благоприятным для популяций рыб, прежде всего, в связи с увеличением их трофической части ареала. Однако, в условиях дельты рек, это будет приводить к выносу молоди в море и к гибели как мигрантов, так и резидентов в солёной воде.

Именно поэтому инвазивный вид – водный гиацинт – нарушает условия естественного воспроизводства многих видов рыб на нижних участках рек, впадающих в море.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность д. б. н. В.Н. Михееву, к. б. н. В.В. Костину и к. б. н. П.И. Кириллову за ценные замечания по рукописи работы.

Финансирование работы

Сбор материала выполнен при финансовой и организационной поддержке Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. Обработка материала и подготовка статьи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Нездолий В.К. Особенности ската молоди рыб из водохранилища через турбинный тракт и паводковый водослив // В сб.: Гидравлика и экология, ТГТУ, Тверь. 1997. С. 37–44.
- Нездолий В.К., Павлов Д.С., Нго Чи Тхьен, Нгуен Зуй Тоан, Нгуен Куок Кхань. Покатная миграция молоди рыб в р. Кай // В кн.: Экология внутренних вод Вьетнама // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 300–320.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды // М.: Наука, 1979. 319 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: Наука, 2007. 213 с.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П., Островский М.П., Попова И.К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или // М.: Наука, 1981. 320 с.
- Adams C.S., Boar R.R., Hubble D.S., Gikungu M., Harper D.M., Hickley P., Tarras-Wahlberg N. The dynamics and ecology of exotic tropical species in floating plant mats: Lake Naivasha, Kenya // *Hydrobiologia*. 2002. 488: 115–122.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Gomes L.C., Solma L.S., Baltar M.A. Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil) // *Aquat Ecol*. 2007. 41:611–619. DOI 10.1007/s10452-007-9122-2.
- Bulla C.K., Gomes L.C., Miranda L.E., Agostinho A.A. The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil // *Neotropical Ichthyology*. 2011. 9(2):403–409.
- Henderson P.A., Hamilton H.F. Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an Upper Amazonian varzea lake // *Fish biology*. 1995. Vol. 47. Iss. 2. August 1995. P. 266–276.
- Hortle K.G., Chea T., Bun R., Em S and Thac P. Drift of fish juveniles and larvae and invertebrates over 24-hour periods in the Mekong River at Phnom Penh, Cambodia // *Proceedings of the 6th Technical Symposium on Mekong Fisheries, Pakse, Lao PDR 26–28 November 2003*. P. 1–15. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01894.x.
- Mekong Fish Database. *A Taxonomic Fish Database for the Mekong Basin*. CD published by the Mekong River Commission. Phnom Penh, Cambodia, 2003.
- Nezdolii V.K., Pavlov D.S., Tran Thanh Lan, Pham Hong Phuong, Nguyen Quoc Khanh. Downstream Migration of Juvenile Fish in the Krasnaya River (Vietnam) // *Journal of Ichthyology*. 2010. Vol. 50. No. 11. P. 1002–1013.
- Oliver M.K., McKaye K.R. Floating islands: A means of fish dispersal in lake Malawi, Africa // *Copeia*. 1982. P. 748–754.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V., Nechaev I.V., Kirillov P.I., Sadkovskii R.V. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // *J. of Ichthyology*. 2001. Vol. 41. Suppl. 2. P. 133–179.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 2017. Vol. 74. No. 8. P. 1312–1323. DOI: org/10.1139/cjfas-2016-0298.
- Schiesari L., Zuanon J., Azevedo-Ramos C., Garcia M., Gordo M., Messias M., Vieira E.M. Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimoes River, Central Amazon // *Journal of Tropical Ecology*. 2003. 19: 333–336. DOI: 10.1017/S0266467403003365.
- Súarez Y.R., Ferreira F.S., Tondato K.K. Assemblage of fish species associated with aquatic macrophytes in Porto Murinho Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil // *Biota Neotrop*. 2013. 13(2). P. 182–189. DOI: 10.1590/S1676-06032013000200017.

DOWNSTREAM MIGRATION OF JUVENILE FISH ASSOCIATED WITH THE DRIFT OF WATER HYACINTH (*EICHHORNIA CRASSIPES*)

© 2019 Nezdoly V.K.*, Pavlov D.S. **

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow 119071, Russia
Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, Moscow 119071, Russia

e-mail: *nezvic@rambler.ru; **acad.pavlov@gmail.com

Passive downstream migration of juvenile fish, associated with the invasive species (water hyacinth – *Eichhornia crassipes*) was investigated in the delta of the Mekong River. It was shown that the behavioral program of juveniles, aimed to the leaving of the coastal attached vegetation and entering into transit flow for migration, was the same in the case with drifting water hyacinth too. In general, the passive downstream migration has three components: the drifting of juveniles with thickets of water hyacinth; the entering of juveniles into the transit flow from coastal biotopes during the twilight-nocturnal period; the entering of juveniles into the transit flow from thickets of drifting hyacinth during the twilight-nocturnal period. It should be noted that downstream migrations of juvenile fish associated with drifting water hyacinth in the Mekong Delta may be completed by their mass death in salt water at reaching the sea together with floating hyacinth.

Keywords: downstream migration, juvenile fish, drift, water hyacinth, Mekong River.

ОНТОГЕНЕЗ КАРАНТИННЫХ ИНВАЗИОННЫХ СОРНЯКОВ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. И *A. TRIFIDA* L. (ASTERACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 Петрова С.Е.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва 119991, Россия;
e-mail: petrovasveta@list.ru

Поступила в редакцию 13.12.2018. После доработки 15.07.2019. Принята к публикации 21.08.2019

Получены данные о строении проростков, ювенильных, имматурных, виргинильных и генеративных особей инвазионных видов *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* и сроках перехода в разные возрастные состояния в условиях севера Московской области, что может способствовать распознаванию растений на разных этапах развития и своевременному принятию мер по борьбе с ними. Показано, что оба вида обладают высокой всхожестью, однако темпы развития и морфогенез их различаются, что сказывается на сроках цветения и созревания плодов. *A. artemisiifolia* в Подмосковье не успевает полностью сформировать плоды и зрелые способные к прорастанию семена, в то время как *A. trifida* в этих условиях завязывает полноценные плоды и семена, обладающие высокой всхожестью. Основным переносчиком плодов изученных видов из южных областей в северном направлении долгое время являлись железные дороги. Распространение семян связано также с колесным транспортом, перевозкой и обработкой зерновых. Сделано предположение, что потенциально *A. trifida* может оказаться весьма опасным для северо-восточных регионов Средней России инвазионным видом, способным занимать значительные территории в нарушенных и естественных природных сообществах и образовывать устойчивые самовозобновляющиеся популяции. Продвижение на север *A. artemisiifolia* более проблематично, однако, учитывая широкий адаптационный потенциал вида, включающий сокращение цикла развития, образование сверххранных и женских форм, можно заключить, что его натурализация в северо-восточных областях России также возможна.

Ключевые слова: инвазионные виды, *Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, онтогенез, Москва, Московская область.

Введение

Изучение инвазионных видов является весьма актуальным для решения проблем устойчивого развития регионов, в особенности это касается карантинных видов, к которым на территории европейской части нашей страны в первую очередь относятся представители североамериканского рода *Ambrosia*. Уже в середине прошлого века на территории России *A. artemisiifolia* начала занимать прочные позиции в нарушенных сообществах южных регионов, сейчас массовая натурализация вида стала настоящим бедствием для Ставропольского края, Ростовской и Волгоградской областей. Пыльца

A. artemisiifolia – сильный аллерген, из-за чего около 40% населения указанных регионов в периоды её цветения страдают поллинозами и фактически оказываются в нетрудоспособном состоянии [Чёрная книга..., 2009]. В связи с этим достаточно давно ведется активный поиск методов борьбы с видом и его искоренения из растительных сообществ [Васильев, 1958; Черкашин, 1984, Ковалёв и др., 1989; и др.]. Значительно менее изучены [Хвалина, 1965], однако не менее опасны для здоровья человека, ещё два вида – *A. trifida* и *A. psilostachya*, подробное исследование которых началось в России относительно недавно [Есина, 2009].

Границы вторичных ареалов рассматриваемых видов тесно связаны с биологическими особенностями растений. Так, *A. artemisiifolia* и *A. trifida* – длительно вегетирующие однолетники с циклом развития около 150–180 дней, *A. psilostachya* многолетник, все три вида являются растениями короткого дня [Allard, 1945]. Н.А. Allard [1945] было показано, что длинный день стимулирует развитие мужской репродуктивной сферы, а очень короткий день – женской. Так что длинные дни на начальной стадии цветения благоприятствуют развитию тычиночных цветков, а сокращение длины дня способствует формированию пестичных цветков, в связи с этим поздно зацветающие особи и самые молодые боковые ветви у рано зацветших растений содержат большее число женских цветков. Как показано в эксперименте по изучению экологии семян *Ambrosia* разных биотипов, оптимальная температура, необходимая для прорастания семян после стратификации при низкой температуре, должна быть высокой 25 °C [Dinelli et al., 2013]. Указанные особенности позволяют видам произрастать и самовозобновляться только в определённых климатических условиях, которым соответствуют многие южные области нашей страны, продвижение на север ограничено, однако в последнее время происходит всё более эффективно.

Мониторинг процесса расширения вторичного ареала карантинных видов амброзии, а также изучение особенностей онтогенеза растений в различных географических точках этого ареала необходимы с целью установления времени, путей и скорости инвазий, а также вскрытия тех механизмов, которые способствуют экспансии видов в северо-восточные области России [Петрова, 2012].

В данной работе проведён подробный анализ распространения и индивидуального развития двух видов – *A. artemisiifolia* L. и *A. trifida*, в условиях стратегически важного региона, Московской обл.

Материал и методика

Распространение *Ambrosia artemisiifolia* L. и *A. trifida* L. на территории Средней России

анализировали по сборам, представленным в гербариях Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (МГУ) и Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), особое внимание уделено находкам из Москвы и Московской обл.

Для изучения онтогенеза семена *A. artemisiifolia* и *A. trifida*, собранные в 2014 г. в городе Стерлитамаке (Башкирия) и предоставленные с. н. с. кафедры высших растений биологического факультета МГУ С.Р. Майоровым, были высеяны под зиму в открытый грунт в 2014 г. на экспериментальном участке в Сергиево-Посадском районе Московской обл., в 5.5 км к востоку от посёлка Бужаниново. Наблюдение за развитием растений в 2015 г. длилось с начала прорастания и до отмирания большинства особей, при этом отмечали даты перехода из одного возрастного состояния в другое, разновозрастные особи выкапывали, описывали, фотографировали и фиксировали в 75%-м этаноле. В каждой возрастной группе было исследовано не менее 5 особей. К концу вегетационного сезона с растений были собраны семянки, покрытые одревесневшей обёрткой, и затем посеяны под зиму 2015 г. в ящики с почвой, чтобы проследить и определить в дальнейшем их способность к прорастанию.

С целью более подробного морфологического анализа зафиксированные разновозрастные растения изучали также в лабораторных условиях с использованием бинокля МБС–1, уточняя детали строения и выделяя критерии основных возрастных состояний растений. Периодизацию большого жизненного цикла проводили по методике, предложенной Т.А. Работновым [1950] с учётом некоторых последующих уточнений и дополнений [Онтогенетический атлас..., 2000].

Результаты

Распространение в Москве и Московской области

В Москве и Московской обл. – регионе, где нами были изучены особенности развития растений, известны нижеследующие места сборов.

Ambrosia artemisiifolia

Москва (рис. 1), в районе метро «Щербаковская» (ныне «Алексеевская»), Алексеевское, сорные места в посадках тополей, несколько десятков экземпляров в разной стадии развития, 26.06.1977, и сильно захламлинные места вдоль заборов, недалеко от Ярославского рынка, 04.09.1977, а также небольшой щебнистый пустырь, на углу Новоалексеевской и Староалексеевской улиц, один экземпляр, 08.08.1981, Макаров В.В. (МНА); Кунцевский р-н, на газоне по ул. Истринская, 01.10.1980 (MW), 3.10.1981 и 14.10.1981, (МНА), Игнатов М.С.; северо-восток, между улицами П. Корчагина и Ярославской, в расщелине асфальта у дома, один экземпляр, 24.08.1981, Макаров В.В.

(МНА); вдоль ограды у Ярославского рынка, 08.08.1981, Макаров В.В. (МНА); по полотну ж/д у станции Канатчиково, 20.10.1982, Игнатов М.С. (МНА); Владыкино, по полотну ж/д и на мусорной куче, в районе между кинотеатром «Рига», оградой главного бот. сада и окружной ж/д, 14.09.1984, Макаров В.В. (МНА); Дегунино, Октябрьская ж/д, близ платформы «Моссельмаш», 13.10.1987, Игнатов М.С., Макаров В. (МНА); Курская ж/д, около станции Люблино, в районе Люблинских прудов, на насыпи ж/д, колония, 13.10.1987, Люблинская ул., в районе Ждановского рынка, свалка на пустыре между улицей и Курской ж/д (среди *Helianthus annuus*), колония, 13.10.1987 и сортировочная станция Люблино

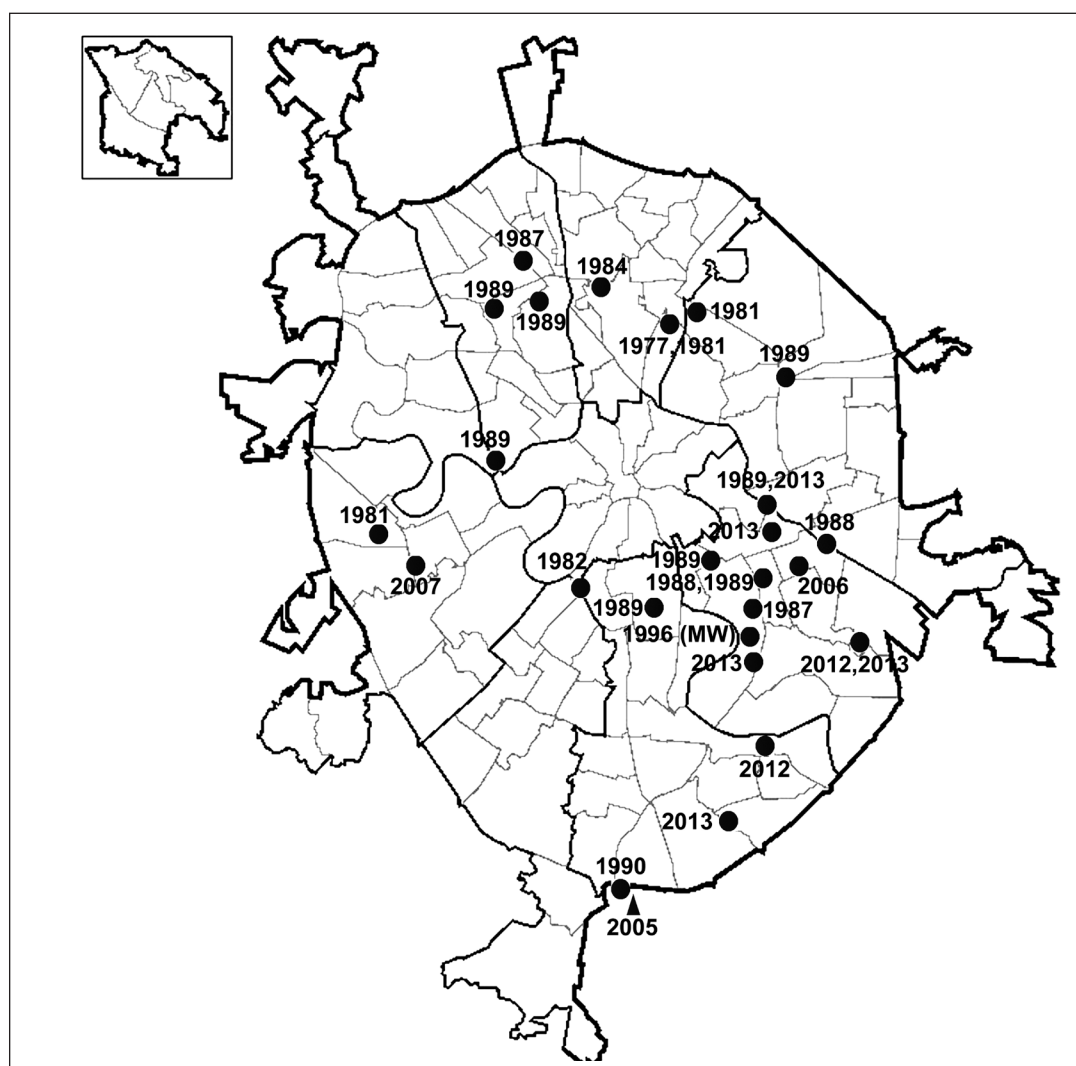


Рис. 1. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* на территории Москвы (в её старых границах), по результатам изучения гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), находки из гербария Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, не дублированные в МНА, отмечены на карте с пометкой (MW). Условные обозначения: ● – *A. artemisiifolia*; ▲ – *A. trifida*.

(около платформы Депо), по полотну ж/д, N55°40.52'; E37°43.92', 27.08.2013, Бочкин В.Д. (MW, МНА), а также близ ж/д станции Люблино, на каменистом пустыре, 05.10.1996, Сухоруков А. (MW); Казанская ж/д, в 700 м от платформы Плющево (в сторону от Москвы), вдоль ж/д полотна, 05.10.1988, Бочкин В.Д. (МНА); Курская ж/д, в 980 м от станции Текстильщики (в сторону от Москвы), луговина по склону насыпи ж/д перед эстакадой (возле Люблинских прудов), 17.10.1988, Бочкин В.Д. (МНА); Москва, Курская ж/д, у платформы Текстильщики, вдоль полотна, у края перрона, 02.10.1989 и 21.09.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, в 300 м от сортировочной станции Кожухово, в сторону станции Угрешская, вдоль ж/д полотна, 22.09.1989, и вдоль полотна станции Кожухово, несколько растений, 22.09.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, сортировочная станция Угрешская, вдоль полотна, колония, 22.09.1989, Бочкин В.Д. (МНА); ветка от платформы Тестовская Белорусской ж/д в сторону сортировочной станции Москва-Смоленская (к Москве), в районе слияния с ж/д веткой от сортировочной станции Пресня Малой окружной ж/д, вдоль полотна, в массе, высотой свыше 1.5 м, 07.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, в 200 м от сортировочной станции Лихоборы, в сторону сортировочной станции Владыкино, вдоль ж/д полотна, 17.10.1989 и 07.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, сортировочная станция Андроновка, вдоль полотна, рассеянно, 05.11.1989 и в 400 м от сортировочной станции Андроновка (от пересечения с Казанской ж/д) к сортировочной станции Лефортово, треугольник, образованный тремя ж/д ветками, пустырь площадью 2 га, северо-восточная часть пустыря, рассеянно, N55°44.893'; E37°44.341', 27.09.2013, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, сортировочная станция Черкизово, вдоль полотна, рассеянно, 06.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, вдоль полотна станции Братцево, 17.10.1989 и 07.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Курская ж/д, 300 м от платформы Битца к платформе Красный Строитель, по ж/д полотну, колония, 09.09.1990, Бочкин В.Д. (МНА);

ул. Новослободская, на балконе жилого дома, 11.10.1998, Г.И. Пешкова (МНА); Текстильщики, в цветнике института «Росгипролес», один очень крупный экземпляр, 25.09.2006, Румянцев Т.А. (МНА); запад, ул. Инициативная возле д. 8 (около Аминьевского шоссе), возле подъезда дома, одно растение, 26.09.2007, Бочкин В.Д. (МНА); парк по левому берегу р. Городни, чуть ниже станции метро «Борисово», на газоне, несколько экземпляров высотой до полуметра, 26.08.2012, Насимович Ю.А., Теплов К.Ю. (МНА); парк Кузьминки-Люблино, квадрат 10, возле пересечения со Ставропольской ул., на сорном месте, много, N55°41.06'; E37°47.001', 09.08.2012 (MW, МНА), и луг вдоль Ставропольской ул. (напротив входа в Люблинское кладбище), газон второго года над газопроводом высокого давления, N55°40.89'; E37°47.29', 11.09.2013, (МНА), Бочкин В.Д.; северное Орехово-Борисово, Шипиловский проезд близ д. 22, газон у обочины дороги, один экземпляр, N55.6184990°; E37.6941810°, 23.09.2008, 11.09.2013, Теплов К.Ю. (МНА); юго-восток, Горьковская ж/д, середина платформы Карачарово, на сорном месте, одно растение, 27.09.2013, Бочкин В.Д. (МНА).

Московская область (рис. 2), Коломенский р-н, на ж/д путях станции Голутвин, 04.09.1974, Октябрева Н., Чичёв А. (MW); Подольский р-н, 1 км к деревне Папино, обочина Старокалужского шоссе, единично, 08.09.1991, Бочкин В.Д. (МНА); Красногорский р-н, посёлок Петрово-Дальнее, возле остановки автобуса, одно растение, 12.09.2003, Бочкин В.Д. (МНА); Мытищинский р-н, 92 км МКАД, рынок «Садовод» на Тайнинке, на пустыре, колония, 15.10.2004, Бочкин В.Д. (МНА); Одинцовский р-н, посёлок Матвейково, строительный рынок, несколько растений, 04.10.2003, Бочкин В.Д. (МНА); Одинцовский р-н, посёлок Немчиново, 3-я Запрудная ул., придорожная луговина, одно растение, N55°43.36'; E37°22.32', 23.09.2008, Бочкин В.Д. (МНА); Егорьевский р-н, городской лесопарк г. Егорьевска (Жукова Гора, примыкает к Егорьевску с юга), на правом берегу р. Гуслицы чуть выше устья Князевского ручья и одновременно на юго-западном берегу



Рис. 2. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* на территории Московской области. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

затопленного карьера, на низкотравном вытоптанном лугу близ тропы, небольшая локальная популяция на площадке $1 \times 0.5 \text{ м}^2$, 05.10.2015, Насимович Ю.А. (МНА); Солнечногорский р-н, около Новых Химок, коттеджный посёлок «Золотые купола», сорное на участке № 277, несколько растений, $N55^{\circ}55.5'$; $E37^{\circ}19.17'$, 16.10.2015, Бочкин В.Д. (МНА).

Ambrosia trifida

Москва (рис. 1), юг, пустырь у внешней стороны МКАД близ опушки березняка справа от станции Битца Курской ж/д, 24.09.2005, Куваев В. (MW, МНА).

Московская обл. (рис. 2), Красногорский р-н, между станцией Дедовск и платформой Малиновка, на ж/д насыпи, 18.08.1977, Чичёв А. (MW).

Онтогенез

Ambrosia artemisiifolia

Виргинильный период. Проростки (рис. 3А). Прорастание надземное гипокотиллярное. Гипокотиль выносит две ассимилирующие семядоли на поверхность. Пластинки семядолей голые, около 4–5 мм длиной и 2 мм шириной, яйцевидно-округлые, цельнокрайние, зелёные, несколько мясистые, так что боковые жилки с поверхности не выделяются. Черешки голые, широкие, короткие, около 0.3–0.5 мм длиной. Гипокотиль у полностью развитого проростка может достигать 0.8–1 см в длину и 0.1 см в диаметре, верхняя его часть обычно располагается над землёй и имеет розовато-фиолетовую окраску. Главный корень белого цвета, до 8 см длиной, при основании около 0.1 см в ди-

аметре, ниже – более тонкий. Боковые корни только 1-го порядка, длинные, белые, наибольшее их число развивается на корневой шейке.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 16 мая. В популяции наблюдалась значительная временная поливариантность в появлении проростков.

Ювенильные растения (рис. 3Б). В ювенильную фазу развития растения переходят при появлении первых настоящих листьев. Листья супротивные, пластинки их опушённые, около 7 мм длиной и 5 мм шириной, продолговатоовальные или яйцевидные, по краям крупно перистонадрезанные (обычно имеют два сегмента), нижние сегменты отставлены, так что пластинка приобретает тройчатую структуру; жилкование перисто-сетчатое, вер-

хушка заострённая, основание клиновидное, переходящее в короткий около 5 мм длиной черешок. Семядоли к этому времени достигают окончательных размеров, пластинки их 7 мм длиной и 5 мм шириной; черешок около 2 мм длиной. Вслед за первой появляется вторая пара ювенильных листьев. Побег к этому времени высотой до 2 см., с отчётливо выраженным эпикотилем и первым настоящим междоузлием. У второй пары ювенильных листьев пластинка 1.2 см длиной и шириной, простоперистая с двумя боковыми сегментами; черешок достигает 7 мм в длину. При появлении третьей-четвёртой пары листьев переходного типа растение вступает в иматурный период развития. Главный корень ювенильных особей около 5–7 см длиной, интенсивно ветвится до

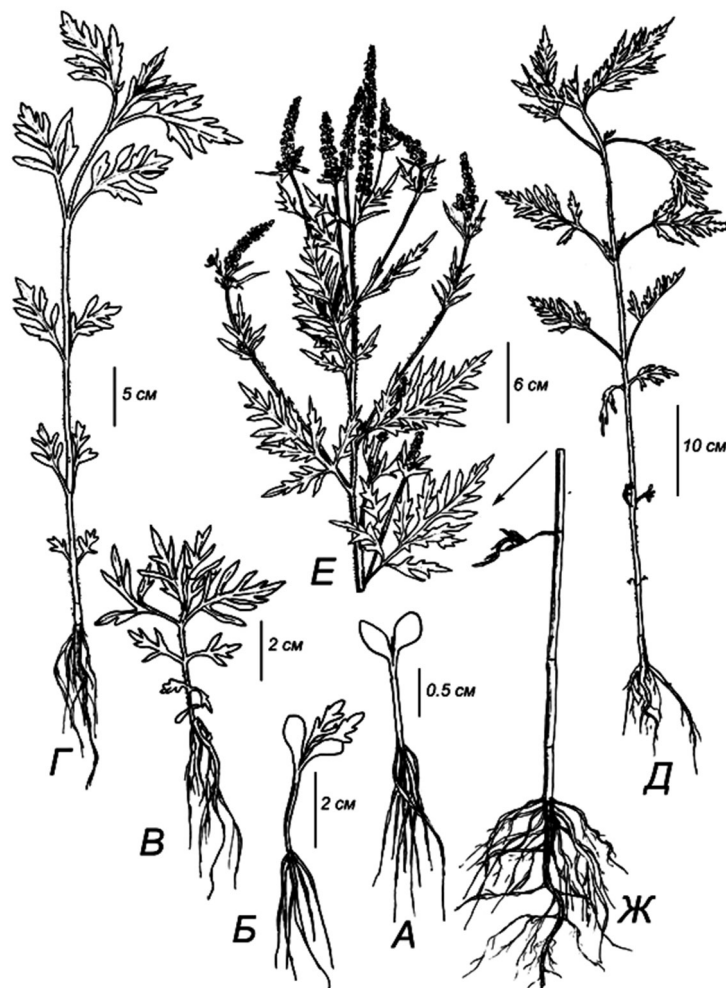


Рис. 3. *Ambrosia artemisiifolia*: А – проросток, Б – ювенильное растение, В – иматурное растение на раннем этапе развития, Г – растение в конце иматурного этапа, Д – виргинильное, или взрослое вегетативное, растение, Е – генеративное растение в области соцветия, Ж – нижняя часть генеративного растения.

1-го порядка. Наиболее длинные корни до 6 см располагаются на корневой шейке.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 25 мая. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в ювенильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Имматурные растения (рис. 3В, Г). Для имматурных растений характерно появление более сложно расчленённых листьев с 3–4 боковыми сегментами, нижние из которых становятся надрезанными, что характерно уже для третьей-четвёртой пары (рис. 3В). Семядоли при переходе в это возрастное состояние отмирают. Скорость роста побега и вытягивания междоузлий значительно возрастает. К середине имматурной фазы развития побег явно удлиненный, высотой до 40 см, с густо опушёнными междоузлиями и 5–7 парами супротивных листьев, нижние из которых ювенильного типа (рис. 3Г). Третья пара листьев переходного типа, с опушённой, 3 см длиной и 2.5 см шириной, простоперистой пластинкой из 3 пар боковых сегментов, нижние из которых надрезаны. Пластинки верхних листьев опушённые, перисторасчещённые, с 4–6 парами сегментов, нижние из которых перистонадрезанные. Черешки равны половине длины пластинки. Главный корень коричневый, ветвится до 2-го порядка. Один из боковых корней на корневой шейке может достигать по мощности развития главный корень и перерастать его в длину.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 20 июня. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в имматурную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Виргинильные растения (рис. 3Д). В эту фазу развития у растений разворачиваются очерёдно расположенные листья, так что смена филлотаксиса с супротивного на спиральное может быть критерием перехода из одного возрастного состояния в другое. По своей структуре эти листья приближаются к дефинитивным. Листовые пластинки опушённые, 8.5 см длиной и 6 см шириной, в общем очертании продолговатоовальные или яйцевидные,

дважды перисторасчещённые, с 6–8 боковыми сегментами 1-го порядка, нижние из которых также перистонадрезанные. Жилкование перисто-сетчатое. Черешки 4–4.5 см длиной. Нижние две-три пары супротивных листьев начинают засыхать. Побег удлиненный, около 45 см длиной, обычно к концу данной фазы имеет до 9–13 междоузлий. В этом возрастном состоянии из почек верхних листьев начинают реализоваться боковые побеги, которые пока и сами достигают только вегетативной фазы развития. Главный корень около 7 см длиной, ветвится до 2-го порядка. Наиболее длинные корни располагаются близ корневой шейки, многие из них залегают горизонтально в приповерхностном слое почвы. Все корни коричневого цвета, покрыты пробкой. Граница между виргинильной фазой развития и последующей – генеративной морфологически нечёткая, так как при внешнем вегетативном облике на апексе побега может начинаться закладка флоральных структур.

В этой фазе развития большая часть особей находилась в июле и к 1 августа. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в виргинильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Генеративный период (рис. 3Е, Ж). Переход в период репродукции начинается с появления на апексе побега первых цветковых примордиев. По мере дальнейшего развития происходит постепенное формирование соцветий, однако, в нашей популяции даже к 20 сентября многие растения находились ещё в самом начале этого этапа. Как и у большинства растений, у *Ambrosia artemisiifolia* в этом периоде можно выделить фазу бутонизации (к 10–15 сентября), цветения (до конца октября) и плодоношения с этапом незрелых и полностью сформированных плодов.

С флоральной дифференциацией совпадает и начало активного пазушного ветвления. Побег удлиненный, в среднем 78–105 см высотой, щетинисто опушённый, ветвление его мезотонное, редко бази-мезотонное, на полностью развитом генеративном побеге наиболее длинные – срединные боковые ветви.

Степень разветвлённости зависит от условий произрастания, нередко боковые ветви образуются, начиная с 3–4-го узла. До терминального соцветия формируется 16 метамеров. Начиная с 7-го метамера, листорасположение обычно меняется на очерёдное или смешанное. Листовые пластинки срединных листьев опушённые, 9–11 см длиной и 8–10 см шириной, дважды перисторассечённые с 5–6 боковыми сегментами 1-го порядка, нижние из которых перистораздельные; черешки около 2.5 см длиной. Самые нижние метамеры безлистные, так как на них листья отмирают на предыдущих этапах развития.

A. artemisiifolia – растение однодомное, имеет однополые, пестичные и тычиночные цветки, расположенные на одной особи. Каждый полностью развитый цветonoсный боковой побег, или паракладий, включает при основании женскую зону из нескольких узлов с некрупными (по сравнению с листьями главной оси) перистыми кроющими вегетативными листьями и женскими цветками, и терминальную мужскую, состоящую из длинной кисти без кроющих листьев. В промежуточной зоне между собранием мужских и женских цветков у самых развитых паракладиев может находиться зона ветвления, где из пазух кроющих листьев выходят боковые побеги, или паракладии, 2-го порядка, имеющие структуру, аналогичную материнской флоральной оси. Главная ось разветвлённого побега обычно заканчивается самой развитой и длинной кистью только из мужских репродуктивных структур, при основании без женской зоны.

Женские и мужские цветки сгруппированы в однополые парциальные соцветия (элементарные флоральные единицы). Женские парциальные соцветия – одноцветковые корзинки. Последние собраны в более сложные группы, устроенные по типу сложного дихазия, в котором по центру располагается первая корзинка с самым зрелым цветком, по бокам от нее в пазухах простых яйцевидных прицветников – по одноцветковой корзинке 2-го порядка, по бокам от которых находятся супротивные прицветники с самыми молодыми пазушными корзинками 3-го порядка. Такие сложные

дихазии располагаются в пазухе кроющего листа материнской оси. Иногда имеется как бы мутовка из трёх боковых дихазиев вокруг главной корзинки, в некоторых случаях имеется не одна, а две центральных корзинки. По-видимому, в более успешных южных популяциях собрание женских корзинок может быть ещё более сложным. Женский цветок голый, заключён в длинную 3–5 мм, яйцевидную, на верхушке суженую в носик обёртку, в средней части по окружности с 5–8 несколько мясистыми зубцами, в нижней части с редким щетинистым опушением. Завязь округлая, переходящая в столбик, который делится на два длинных рыльца. При созревании плодов обёртка твердеет.

Мужское парциальное соцветие – многоцветковая (из 5–25 цветков) корзинка 2.5–4.5 мм в диаметре, окружённая цельной, по краю слегка крупно зубчатой, с редким, мелким щетинистым опушением, обёрткой. Наиболее зрелые цветки находятся на периферии корзинки, а самые молодые – в центре. Мужские корзинки собраны на верхушке цветonoсных осей в длинную колосовидную кисть, они сидят на коротких ножках, при основании которых нет кроющих листьев. Мужские цветки диаметром 2–5 мм, состоят из трубки венчика, на конце пятизубчатой, и заключённых внутри 5 тычинок с крупными пыльниками. Над пыльниками нависают, покрывая их словно козырьком, яйцевидно заострённые плоские надсвязники. Имеется также сильно редуцированная завязь, переходящая в толстый, короткий или равный по длине трубке венчика, на конце бахромчатый столбик.

Главный корень генеративного растения короткий, коричневатый, ветвится до 3-го порядка; боковые корни длинные, нередко перерастают главный и активно ветвятся. В литературе имеются данные, что корень может проникать в глубину на 4 м [Чёрная книга..., 2009].

Заключительная стадия генеративного периода – плодоношение, наступает в конце октября – ноябре, в Московской обл. многие особи перейти в неё не успели, вероятнее всего из-за рано наступивших в 2015 г. холодов. В некоторых женских корзинках начали форми-

роваться плоды (соплодия), однако полного созревания к концу вегетационного сезона они не достигли, то есть так и не перешли в фазу зрелости. Собранные в ноябре с наиболее полноценных особей плоды оказались невсхожими. К ноябрю большинство листьев срединной формации засохли, с наступлением настоящих холодов стебли начали пригибаться к земле, а с началом зимы растения полностью отмерли.

Ambrosia trifida

Виргинильный период. Проростки (рис. 4А). Прорастание надземное гипокотиллярное. Гипокотиль выносит две ассимилирующие семядоли довольно высоко над поверхностью почвы. Семядоли с короткими черешками. Пластинки их голые, около 8 мм длиной и 6 мм

шириной, яйцевидно-округлые, цельнокрайние, иногда со слегка выемчатой верхушкой, интенсивно зелёные, несколько мясистые, так что боковые жилки с поверхности не выделяются. Черешки 1.5–3 мм длиной и около 1 мм шириной. Гипокотиль у полностью развитого проростка может достигать 1–2 см в длину и около 1–1.5 мм в диаметре, верхняя его часть обычно располагается над землёй и имеет розовато-фиолетовую антоциановую окраску, нижняя подземная часть беловатая. Главный корень белого цвета, около 3–4 см длиной, при основании до 1 мм в диаметре, ниже – резко утончается до 0.5 мм. Обычно в это время начинают появляться первые боковые корни, наибольшее их число закладывается на корневой шейке.

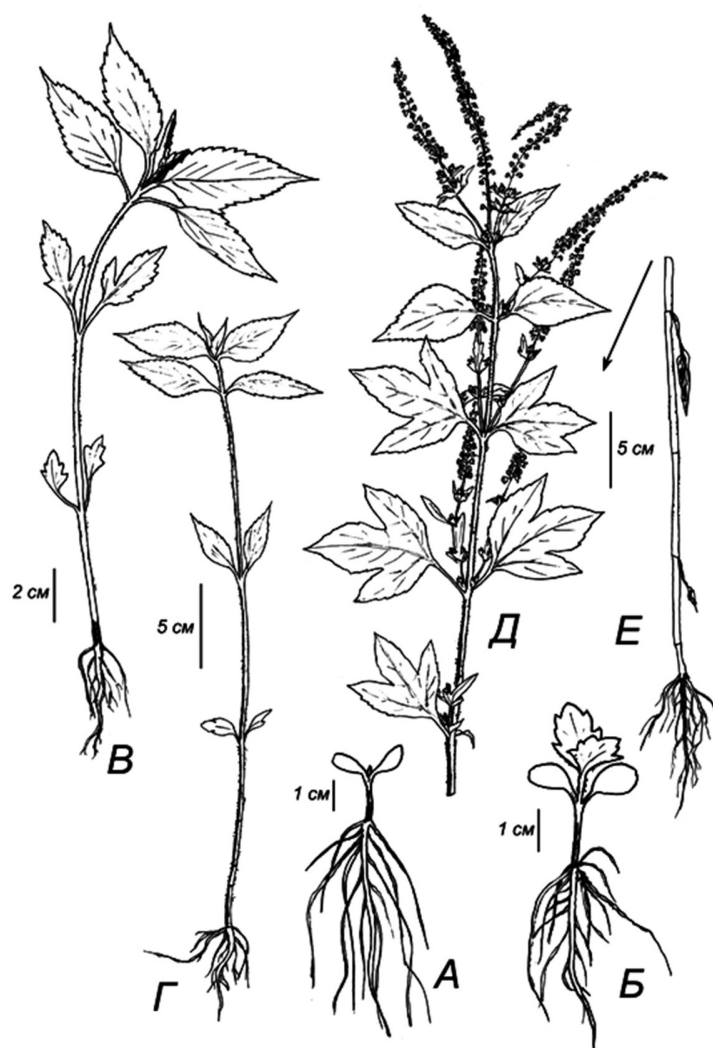


Рис. 4. *Ambrosia trifida*: А – проросток, Б – ювенильное растение, В – имматурное растение, Г – виргинильное, или взрослое вегетативное, растение, Д – генеративное растение в области соцветия, Е – нижняя часть генеративного растения.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 1–10 мая. В популяции наблюдалась значительная поливариантность в сроках появления проростков.

Ювенильные растения (рис. 4Б). Первые настоящие листья супротивные, располагаются на отчётливо выраженном опушённом эпикотиле. Высота побега к концу этапа 3–3.5 см. Пластинки опушённые, 1.7–2 мм длиной и 1.2–1.5 см шириной, овальной формы, по краям с двух-трёхзубчатыми надрезами, нижние из которых несколько отставлены, с закруглённой цельной верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в короткий черешок, около 6–10 мм длиной. Жилкование перисто-сетчатое, боковые жилки слабо видны. На данном этапе развития своих окончательных размеров достигают семядоли; пластинка их около 1.2 см длиной и 1 см шириной, черешок – до 7 мм длиной. Главный корень довольно интенсивно ветвится. Преобладают боковые корни 1-го порядка, близ апекса у некоторых из них начинают формироваться корни 2-го порядка. Наибольшее число, до 15 боковых корней, располагается на корневой шейке, они могут достигать длины в 8–15 см. К концу этого возрастного состояния развивается ещё одна пара настоящих листьев. Последние имеют тройчатораздельную при основании листьев пластинку, около 3.8 см длиной и 2.3 см шириной, с более отставленной и длинной проксимальной лопастью; по краю они зубчатые, с острой верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в черешок около 1.5 см длиной.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 16 мая. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в ювенильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Имматурные растения (рис. 4В). В данном возрастном состоянии появляются листья дефинитивного типа, как правило, это третья пара настоящих листьев. Они опушённые, имеют продолговатоовальную или широколанцетную, по краю зубчато-двоякозубчатую, с перисто-сетчатым жилкованием, с острой верхушкой и клиновидным основанием, 6.5

см длиной и 2.5 см шириной пластинку и недлинный около 1.3 см черешок. Семядоли отмирают и к середине имматурного состояния не видны. На данном этапе онтогенеза побег сильно вытягивается в длину, особенно это заметно у растений в сильно загущенной популяции. Все междоузлия побега опушённые беловатыми волосками, удлинённые, к концу периода обычно в числе 4. В пазухах всех листьев закладываются почки.

В эту фазу особи переходят к 1 июля. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в имматурную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Виргинильные растения (рис. 4Г). В эту фазу развития растения обычно имеют 4–5 верхних пар живых супротивных листьев, из которых нижние пожелтевшие, начинающие отмирать, и 3 нижних безлистных узла с отмершими ювенильными листьями и семядолями. Листовые пластинки верхних листьев опушённые, 5–5.5 см длиной, продолговатоовальные или широколанцетные, по краю крупнозубчатые, с перисто-сетчатым жилкованием, с острой верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в короткий 0.8–1 см длиной черешок. В изученной популяции наблюдалась вариация по строению листьев, в частности, у некоторых особей на 7–8-м метамере развивались тройчатолопастные листья. Побег удлинённый, около 32 см длиной. Главный корень 12 см длиной, у корневой шейки имеет ступовидный перегиб. Ветвление до 2-го порядка, наиболее длинные корни располагаются близ корневой шейки. Все корни коричневого цвета, покрыты пробкой.

В этой фазе развития большая часть особей находилась в июле. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в виргинильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Генеративный период (рис. 4Д, Е). Переход в фазу репродукции начинается с появления на апексе побега первых цветковых примордиев. Как и у предыдущего вида, у *Ambrosia trifida* в этом периоде можно выделить фазу закладки соцветий (большинство к 1 августа), цветения

(большинство к 7 августа, длительный этап, зависит от числа паракладий) и плодоношения с этапом незрелых (начало сентября) и полностью сформированных (к 20 сентября и до конца октября) плодов.

С флоральной дифференциацией совпадает начало активного пазушного ветвления. Побег удлинённый, редко щетинисто опушённый, около 47 см длиной, к концу периода при основании одревесневающий. Главный корень 9–15 см длиной, коричневый, ветвится до 2-го порядка, в области корневой шейки одревесневает.

На самой ранней стадии генеративного развития растение имеет до 4 пар нормально развитых верхних супротивных листьев, причём нижние из них обычно жёлтые засыхающие, базальные метамеры безлистные, так как на них листья отмирают на предыдущих этапах развития. В пазухах двух-трёх средних пар листьев отчётливо видны боковые побеги с 2–3 неразвитыми метамерами. В пазухах самых верхних листьев, приближённых в терминальному соцветию, начинают закладываться боковые побеги с соцветиями. Пластинки таких листьев продолговатоовальные, сверху редко, а снизу более густо щетинисто опушённые, около 11 см длиной и 4–4.5 см шириной, по краю зубчато-двоякозубчатые, с перисто-сетчатым жилкованием, острой оттянутой верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в 1.5–2 см длиной черешок, в верхней части слабкрылатый за счёт низбегающей маргинальной части пластинки. В изученной нами искусственной популяции изредка наблюдались вариации по строению листьев, то же подтверждает изучение гербарных образцов: нередко дефинитивные листья становятся трёхлопастными с весьма крупными отставленными боковыми лопастями.

По мере дальнейшего развития происходит полная дифференциация цветков в терминальном соцветии и вытягивание метамеров, а также заложение флоральных примордиев на боковых побегах (паракладиях). Сформированный побег высотой около 116 см, до терминального соцветия на нём имеется 8 метамеров, все листья супротивные, среди них

живые – только 4 верхних пары. Ветвление побега мезотонное, на полностью развитом генеративном побеге наиболее длинные срединные паракладии имеют 3–4 пары листьев срединной формации до верхушечной кисти, в пазухах которых также развиваются соцветия. Наиболее короткие из боковых паракладиев, раньше других закладывающиеся соцветия и не имеющие крупных развитых листьев, – те, что прилежат к терминальной кисти. В изученной популяции изменения в морфогенезе побега происходили следующим образом. Ко 2 августа мы наблюдали особи в самой ранней фазе генеративного периода, у которых только начали развиваться конусовидные мужские соцветия: терминальное (всего 1–2 см длиной) и пара нижележащих (7 мм длиной). К 16 августа многие особи имели длинную полностью развитую мужскую терминальную кисть с корзинками, в которых краевые цветки были отпылившими, а центральные – в фазе бутонов, а также с единственным полностью развитым паракладием, как с мужской, так и с женской репродуктивной сферой; остальные боковые соцветия находились в зачаточном состоянии, большинство только с женскими корзинками.

A. trifida, также, как и *A. artemisiifolia*, – растение однодомное, имеет однополые, пестичные и тычиночные цветки, расположенные на одной особи. Репродуктивная сфера устроена сходным образом с тем, что наблюдается у предыдущего вида. Женские и мужские цветки сгруппированы в однополые парциальные соцветия. Женское парциальное соцветие – одноцветковая корзинка, 2.5–5.5 мм длиной и 1–3 мм шириной, иногда в ней можно обнаружить второй недоразвитый цветок. Корзинки агрегированы в более сложные комплексы дихазального типа, расположенные в пазухе кроющего листа главной оси. По морфологии кроющие листья корзинок отличаются от нижележащих срединных, они имеют более узкую пластинку меньших размеров. В таких комплексах центральные цветки закладываются и развиваются первыми, боковые цветки при основании имеют парные прицветники. Женский цветок голый,

одет яйцевидной обёрткой, оттянутой сверху в бахромчатый на ранних стадиях развития носик, по периметру в средней части с 6–8 зубцами. Завязь овальная, к низу суженная, около 1.5 мм длиной, переходит в короткий столбик, разделяющийся на два длинных рыльца. Мужское парциальное соцветие – многоцветковая корзинка, 4–4.5 мм в диаметре, окружённая чашевидной, по краям с широкими зубцами, с 5 жилками, снаружи щетинисто опушённой, оберткой. Наиболее зрелые цветки находятся снаружи, по краям корзинки, а самые молодые – в центре. Мужские корзинки собраны на верхушке цветоносных осей в длинную кисть, без кроющих листьев при основании ножек корзиночек. Мужские цветки актиноморфные, состоят из расширяющейся к верхушке, по краю правильно пятизубчатой трубки венчика и 5 тычинок с прирастающими в основании к трубке венчика нитями и крупными пыльниками, покрытыми сверху надсвязниками. Имеется также сильно редуцированная завязь, переходящая в толстый, короткий или равный по длине трубке венчика столбик.

Заключительная стадия генеративного периода – плодоношение. К этому времени многие листья срединной формации засыхают. Также отмирают и отваливаются мужские корзинки, часто от них на удлинённой оси кисти остаются только ножки корзиночек. В женской репродуктивной сфере формируются плоды. Плод – семянка обратнойяйцевидной формы, заключённая в одревесневшую, целиком её обрастающую обёртку около 9–11 мм длиной (по сути является соплодием). На верхушке обёртки ясно выражен шипик (носик), по краям имеется 4–8 менее развитых шипиков, от которых вниз к основанию идут выпуклые рёбра; в зрелом состоянии семянки плотно срастаются с обёрткой и трудно от неё отделяются. В изученных нами искусственных популяциях многие особи успешно перешли в фазу полного созревания плодов. Эта стадия у ряда выборочных особей наступила к 20-м числам сентября. Семянки успели полностью сформироваться до наступления заморозков, и в дальнейшем после посева их под зиму в ящики с почвой, дать на следующий год друж-

ные всходы. С наступлением холодов растения в изученной популяции начали засыхать, побеги их склонились к земле и с началом зимы отмерли.

Обсуждение

В результате изучения онтогенеза двух карантинных инвазионных видов амброзии – *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* были охарактеризованы разновозрастные особи и выделены критерии основных возрастных состояний. В виргинильном периоде развития описаны проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные особи, в генеративном периоде растения рассмотрены в фазу бутонизации, полного цветения и плодоношения. Полученные данные могут способствовать распознаванию видов на разных этапах развития и своевременному принятию мер по их ликвидации. Показано, что и *A. artemisiifolia*, и *A. trifida* хорошо прорастают после высева свежесобранных семян в почву под зиму и нормально развиваются в условиях севера Московской обл. Однако темпы развития и морфогенез двух видов различаются, что сказывается на сроках цветения и созревания плодов. Несмотря на то, что оба растения являются длительно вегетирующими однолетниками с позднелетним цветением и осенним завязыванием плодов, *A. artemisiifolia* отличается большим числом метамеров и листьев на побеге, а также большей интенсивностью ветвления и в целом более длительным временем развития от прорастания до плодоношения по сравнению с более скороспелой *A. trifida*. В результате чего *A. artemisiifolia* не успевает сформировать полноценные плоды, так что собранные осенью семена не способны прорасти в условиях Московской обл., в то время как *A. trifida* в этом регионе формирует полноценные плоды и семена, обладающие высокой всхожестью. В целом, в нашем эксперименте длительность виргинильного периода у *A. artemisiifolia* составила около 120–140 дней, у *A. trifida* – около 90 дней, генеративного периода у *A. artemisiifolia* – более 90 дней, у *A. trifida* – около 80 дней. На юге страны, в условиях Адыгеи сроки прематурного состо-

яния у *A. artemisiifolia* приблизительно такие же, при том, что прорастание начинается на месяц раньше (в апреле), а генеративный период длится несколько меньше – около 60 дней, при этом растения успевают сформировать полностью зрелые семянки [Васильев, 1959]. В условиях Новочеркасского р-на Ростовской обл. всходы *A. artemisiifolia* появляются с конца апреля до июля; основная масса всходов (до 75%) приходится, так же как и в нашем случае, на вторую половину мая; цветение наступает во второй половине июля и продолжается до октября, а плодоношение – с августа до ноября и позже [Безрученко, Чукарин, 1956]. В Приморском Крае продолжительность всего вегетационного сезона у *A. artemisiifolia* около 150 дней [Москаленко, 2001]. В Канаде до 90% всходов появляется к середине июня, цветение начинается к 7 августа, а зрелые семена появляются в конце августа – начале сентября [Bassett, Crompton, 1975], то есть значительно раньше, чем в Московской обл. I.J. Bassett и C.W. Crompton [1975] показали, что в Канаде *A. artemisiifolia* адаптирована к разным длинам дня, при этом более северные растения зацветают раньше и имеют более короткий вегетативный период. Проростки *A. trifida* в Канаде появляются в марте, в апреле или раннем мае, цветение начинается с середины июля и длится до позднего августа или раннего сентября [Bassett, Crompton, 1982], так же, как и в условиях Московской обл.

Анализ литературы и гербарных сборов показывает, что в наиболее полно флористически изученной Владимирской обл., где находки *A. artemisiifolia* довольно обычны, вид в природе не удерживается, а новые находки связаны с повторным попаданием семян из южных регионов [Серёгин, 2012]. Здесь, так же, как и в нашем исследовании в Подмоскowie, вид оказывается не способен к самовозобновлению из-за поздних сроков цветения (сентябрь-октябрь), так что плоды не успевают вызреть в результате наступления холодов [Серёгин, 2010]. Вероятно, такая ситуация должна наблюдаться во всех регионах выше 50–55° с. ш. (за пределами потенциального ареала [Абрамова, 1997]). При изучении гербария нами, однако, был отмечен

интересный экземпляр из Рязанской обл. (г. Касимов): это низкорослая особь (всего с 7 парами листьев), находящаяся в полном цвету уже в начале августа (в то время как другие особи из того же региона были ещё на стадии бутонов или вегетации). Неоднократны упоминания и о наличии сверххранних форм из более южных районов. В частности, Д.С. Васильев обнаружил такие формы в Краснодарском крае: созревание семян у них начиналось в первой декаде августа. Не менее опасны, чем сверххранняя форма, чисто женские экземпляры, формирующие только пестичные цветки. У таких экземпляров, по данным Д.С. Васильева, могут образовываться целые грозди семян, а продуктивность достигать 150 тыс. семян с растения, тогда как обычные формы образуют от 1 до 25 тыс. семян [Васильев, 1959], а в наименее благоприятных условиях – от 5–13 до 96–118 штук [Марьюшкина, 1986]. Из этого следует, что сокращение сроков развития, уменьшение вегетативной массы, более ранняя репродукция, а также образование чисто женских особей потенциально могут являться механизмом закрепления вида в высоких широтах. Ещё одной важной особенностью *A. artemisiifolia*, открывающей возможные перспективы натурализации, является способность её семян переходить в состояние вторичного биологического покоя, который, по некоторым данным, может составлять от 5–14 до 40 лет [Марьюшкина, 1986]. В Москве о возможности вызревания семян и наличии семенного банка вида косвенно свидетельствуют повторные находки, сделанные в одном и том же районе (В.Д. Бочкин, г. Москва, Курская ж.д., недалеко от платформы Текстильщики, 1987, 1988, 1989, МНА) и сборы экземпляров со зрелыми плодами (В.Д. Бочкин, г. Москва, окружная ж.д., ветка от платформы Тестовская, 07.11.1989 г., МНА). Анализ гербарных сборов указывает на то, что основным переносчиком плодов *A. artemisiifolia* из южных областей долгое время являлись железные дороги. Однако в последние годы из-за массового применения гербицидов амброзия на железных дорогах стала редка [Чёрная книга..., 2009; Майоров и др., 2012].

Распространение семян *A. trifida* в северные области Средней России, судя по гербарным образцам, связано не только с железной дорогой, но преимущественно с колёсным транспортом и перевозкой и обработкой зерновых. Наиболее полные и регулярные сборы, сделанные во Владимирской обл., указывают на возможность ежегодного семенного самовозобновления и формирования устойчивых, расширяющихся популяций [Серёгин, 2010]. Это связано с более ранними сроками цветения (июль-август) и успешным вызреванием плодов, что было выявлено нами и в эксперименте с растениями в Московской обл. Анализ свежих сборов из Пензенской обл. (А.П. Сухоруковым, 2010 г., MW) говорит о том, что вид может образовывать массовые скопления, легко проникая во вторичные растительные группировки, возникающие на месте лугов, а также в пойменные сообщества. Мониторинг за распространением *A. trifida* в республике Башкортостан показал [Абрамова, 1997], что в течение 10 лет после первой инвазии вид натурализовался в рудеральных сообществах и продолжал активно расширять свой ареал. Во многих случаях *A. trifida* здесь занимала первый ярус и вытесняла аборигенные виды в нижний, при этом заросли её могли достигать 1.5–2 м в высоту, растения образовывали огромное количество семян, что способствовало дальнейшему распространению вида и завоеванию всё новых пространств. В результате доминирование *A. trifida* в некоторых юго-западных регионах Башкирии привело к образованию так называемых дериватных сообществ, то есть сообществ, в которых на фоне обычной флористической комбинации доминируют нетипичные виды [Абрамова, 1997].

Заключение

Исходя из полученных нами результатов, а также литературных данных, можно предположить, что, несмотря на редкость находок *A. trifida* в Москве и Подмосковье, потенциально вид может оказаться весьма опасным для этих стратегически важных регионов инвазионным

растением, способным в случае массового занесения диаспор занять значительные территории в нарушенных и естественных природных сообществах и образовать устойчивые самовозобновляющиеся популяции, аналогичные тем, что наблюдаются у *A. artemisiifolia* в южных областях [Абрамова, 1997; Чёрная книга..., 2009]. Продвижение на север *A. artemisiifolia* более проблематично, однако, учитывая широкий адаптационный потенциал вида, включающий сокращение цикла развития, образование сверхранных и женских форм и др. [Васильев, 1958; Абрамова, 1997; Leiblein-Wild, Tackenberg, 2014], можно предположить, что его натурализация в Московской обл. и ряде других северо-восточных регионов также возможна. В связи с этим необходим мониторинг очагов интродукции, численности, направлений распространения и модификационной изменчивости обоих видов.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность старшему научному сотруднику кафедры высших растений биологического факультета МГУ С.Р. Майорову за предоставление семенного материала, а также сотрудникам ЦКП «Гербарий ГБС РАН» и Гербария МГУ им. Сырейщикова.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития», номер ЦИТИС: АААА-А16-116021660045-2.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых животных организмов в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Абрамова Л.М. *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* (Asteraceae) на юго-западе республики Башкортостан // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 66–73.
- Безрученко Н.З., Чукарин Н.Н. Об амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) (о всхожести сорняка и мерах борьбы) // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 5. С. 712–713.
- Васильев Д.С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. Краснодар, 1958. 84 с.
- Васильев Д.С. Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiifolia* L. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 843–846.
- Есина А.Г. *Ambrosia trifida* L. в Предуралье Республики Башкортостан: распространение, эколого-фитоценологическая и популяционная характеристика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. С. 200–211.
- Ковалёв О.В., Сивушкова В.Х., Якутина М.А. Влияние амброзиевого листоеда на динамику растительности на залежах // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербатов А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во научных изд. КМК, 2012. 412 с.
- Марьюшкина В.Я. Амброзия полыннолистная и основы борьбы с ней. Киев: Наукова Думка, 1986. 120 с.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. 2001. 278 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГу, 2000. Т. 2. 267 с.
- Петрова С.Е. Эколого-географический анализ *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L. и *A. psilostachya* DC. (Asteraceae) в северо-восточных регионах Средней России (по результатам изучения гербарных фондов МВ и МНА) // В сб.: Естествознание в регионах: проблемы, поиски, решения: Мат. междунар. науч. конф. «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома – Шарья, 1–3 ноября 2012 г.). Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2012. Т. 1. С. 214–218.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Серёгин А.П. Очаги амброзии трёхраздельной во Владимирской области // Защита и карантин растений, 2010.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.
- Хвалина Н.Н. *Ambrosia psilostachya* DC в Саратовской области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 532–534.
- Черкашин В.Н. Аклиматизация полосатого амброзиевого листоеда (*Zygogramma suturalis* Fabr. Coleoptera, Chrysomeliidae) в Ставропольском крае и возможность использования его в борьбе с амброзией полыннолистной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 1984.
- Чёрная книга флоры Средней России / Ю.К. Виноградова, С.Р. Майоров, Л.В. Хорун. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Allard H.A. Flowering behavior and natural distribution of the eastern ragweeds (*Ambrosia*) as affected by length of day // Ecology. 1945. Vol. 26. No. 4. P. 387–394.
- Bassett I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. // Can. J. Plant Sci. 1975. Vol. 55. Is. 2. P. 463–476.
- Bassett I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 55. *Ambrosia trifida* L. // Can. J. Plant Sci. 1982. Vol. 62. P. 1003–1010.
- Dinelli G., Marotti I., Catizone P., Bosi S., Tanveer A., Abbas R. N., Pavlovic D. Germination ecology of *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Ambrosia trifida* L. biotypes suspected of glyphosate resistance // Cent. Eur. J. Biol. 2013. Vol. 8. No. 3. P. 286–296.
- Leiblein-Wild M.C., Tackenberg O. Phenotypic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment // Biol. Invasions. 2014. Vol. 16. P. 2003–2015.

DEVELOPMENT OF INVASIVE WEEDS *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. AND *A. TRIFIDA* L. (ASTERACEAE) IN MOSCOW REGION

© 2019 Petrova S.E.

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia;
e-mail: petrovasveta@list.ru

New data on the structure of seedlings, juvenile, immature, virginal and generative individuals of invasive species *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida*, and the time of their transition to different age stages in Moscow and Moscow region were obtained. These data can help in recognition of plants at different stages of their ontogenesis in nature and in their timely control. It has been shown that both species have a high germination rate; however, the pace of development differs, which affects the time of flowering and fruit ripening. For *A. artemisiifolia*, the duration of growing season in Moscow and the region is not enough to form mature seeds, while *A. trifida* in these conditions sets high-grade fruits and seeds with high germination capacity. The main propagation path of *A. artemisiifolia* fruits from the southern regions to the north is the railways. *A. trifida* seed's drift is mainly associated with wheeled transport, transportation and processing of grain. It has been suggested that *A. trifida* can potentially be rather dangerous plant for the north-eastern regions of Central Russia as an invasive species that in a case of massive introduction of diaspores can occupy large areas in disturbed and natural communities and form stable self-renewing populations. The northward movement of *A. artemisiifolia* is more problematic. However, in consideration of wide adaptive potential of the species including the shortening of development cycle, the formation of early maturing and female forms, it can be concluded that naturalization of the species in the north-eastern regions of Russia is also possible.

Keywords: invasive species, *Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, ontogenesis, Moscow, Moscow region.

ХАРАКТЕРИСТИКА МИТОТИЧЕСКИХ ХРОМОСОМ РАПАНЫ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)

© 2019 Пиркова А.В.

Институт морских биологических исследований РАН им. А.О. Ковалевского,
Севастополь 299011, Россия;
e-mail: apirkova@ukr.net

Поступила в редакцию 29.03.2019. После доработки 15.07.2019. Принята к публикации 21.08.2019

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) – вселенец в Чёрное море из Японского, распространился во многих районах Мирового океана. В настоящей статье представлено описание кариотипа в эмбриональных клетках. В кариотипе рапаны 70 хромосом трёх морфологических групп: метацентрические (32), субметацентрические (36) и субтелоцентрические (2) хромосомы длиной от 1.499 ± 0.019 до 5.575 ± 0.125 мкм. Длина гаплоидного набора хромосом составила 100.783 мкм. Множественный тип скрещивания обеспечивает высокое генетическое разнообразие *R. venosa*, объясняющее адаптивные возможности репродуктивной стратегии и эврибионтность вида.

Ключевые слова: рапана *Rapana venosa*, эмбрионы, митоз, хромосомы, кариотип, Чёрное море.

Введение

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* – вселенец в Чёрное море из Японского [Драпкин, 1953]. За короткий срок распространился по всему морю за исключением опреснённых участков северо-западной части Чёрного моря [Иванов, 1961]. В настоящее время имеется информация о расселении *R. venosa* во многих регионах Мирового океана [Ghisotti, 1974; Koutsoubas, Voultziadou-Koukoura, 1991; Zibrowius, 1991; Кантор, 1998; Harding, Mann, 1999; Mann, Harding, 2000; Bouget et al., 2001; Joly et al., 2002; Savini et al., 2004; Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006]. Единичные экземпляры взрослых моллюсков были обнаружены у северного атлантического побережья Франции [Gouletquer, 2000] и у берегов Аргентины, в эстуариях и лагунах, местах промышленного выращивания двустворчатых моллюсков [Pastorino et al., 2000]. Широкое распространение рапаны связано с экологической пластичностью: моллюск обитает в широком диапазоне солёности – от 15 до 32‰ [Чухчин, 1984; Mann, Harding, 2003; Van Shaojun et al., 2014].

Рапана питается двустворчатыми моллюска-

ми и поэтому играет важную роль в формировании донных биоценозов [Чухчин, 1961б; Золотарёв, Терентьев, 2012]. Это раздельнополый моллюск, достигает половозрелости в возрасте двух лет [Чухчин, 1961а]. Соотношение полов равное во всех возрастных группах [Чухчин, 1984]. По данным других авторов, в локальных популяциях юго-восточной части Чёрного моря и у берегов Крыма преобладают самцы [Saglam et al., 2009, 2015; Бондарев, 2016]. Размножается в мае – августе при температуре воды 19–25 °С, но копуляция может происходить перед нерестом в течение зимы или весны [Чухчин, 1961а; Chung et al., 1993; Saglam, Duzgunes, 2007], так как в любое время года семяпровод половозрелых самцов рапаны заполнен зрелыми спермиями [Чухчин, 1961а]. Сперма, поступившая в женскую половую систему при копуляции, накапливается в семяприёмниках [Чухчин, 1984].

Изучению различных аспектов морфологии, биологии развития и питания *R. venosa* посвящено значительное число работ [Чухчин, 1961а, 1970, 1972, 1984; Cesari, Mizzan, 1993; Chung et al., 1993; Bouget et al., 2001; Joly et al.,

2002; Harding et al., 2008; Куракин, Говорин, 2011; Ban Shaojun et al., 2014; Bi Jinhong et al., 2016]. Однако сведения о цитологических исследованиях рапаны отсутствуют. В обзоре о кариотипах 243 видов брюхоногих моллюсков приведены данные по 7 видам семейства Muricidae, описанные ранее [Thiriot-Quievreux, 2003]. Так, у видов *Bolinus brandaris* и *Hexaplex trunculus* количество бивалентов на стадии диакинеза составило 35 [Vitturi et al., 1982]. Кариотип *Nucella canaliculata*, *N. lima*, *N. lamellose* состоит из 70 хромосом [Ahmed, 1974; Vitturi et al., 1982]; кариотип *Thais cingulifera* – из 72 хромосом [Yaseen et al., 1995]. Вид *N. lapillus* отличается полиморфизмом кариотипа: $2n = 26$ и $2n = 36$ хромосом [Bantock, Cockayne, 1975; Pascoe, 2006]. Полиморфизмом кариотипа отличается ещё один вид этого семейства: *Plicopurpura pansa* с модальным числом $2n = 36$ хромосом [Lenin et al., 2007]. Для четырёх видов (*Bolinus brandaris*, *Hexaplex trunculus*, *Ocenebra erinaceus* и *Stramonita haemastoma*) проведён сравнительный кариологический анализ [Leitao et al., 2009].

К семейству Muricidae относится и вид *R. venosa* [Голиков, Старобогатов, 1972]. Общеизвестно, что результаты сравнительной кариологии могут быть определяющими при идентификации вида наряду с традиционными морфологическими признаками и новыми данными по молекулярной биологии [Joly et al., 2002; Yang et al., 2008].

Цель работы: изучение морфологии, количества и размеров митотических хромосом в эмбриональных клетках рапаны и выявление элементов адаптивных возможностей репродуктивной стратегии этого вида.

Материал и методы

Содержание производителей в лабораторных условиях и нерест самок. Производители рапаны высотой раковины от 44.0 до 80.0 мм были отобраны в июне из бухты Ласпи (Южный берег Крыма, ЮБК: 44°24'56"N; 33°42'19"E, глубина 5 м). Половозрелых особей содержали в течение месяца в лабораторных условиях в морской воде (солёность 18‰) при температуре 23 °C и постоянной аэрации.

Смену воды проводили ежедневно. В качестве корма были использованы мидии, выращенные на морской ферме. В течение июля самки откладывали кладки на стенки ёмкостей, в которых они содержались. Для двух самок было известно время начала нереста.

Материал для исследования. Материалом для исследования стадий митоза и кариотипа послужили эмбрионы рапаны на стадии четырёх бластомеров, выделенные из овотек через 7 ч 15 мин от начала нереста самок.

Фиксация материала. Овотеки подрезали ножницами у основания кладки и при помощи пинцета и препаровальной иглы выдавливали содержимое на стекло с луночкой. Эмбрионы в течение 30 с промывали от белка, в который они были погружены, профильтрованной морской водой. Затем пипеткой отбирали жидкость, а материал фиксировали в свежеприготовленном и охлаждённом этанол-уксусном фиксаторе (3:1) [Thiriot-Quievreux, 1982]. Смену фиксатора проводили через 1 ч, 3 ч и 24 ч. Фиксированный материал хранили при температуре +4 °C.

Приготовление препаратов. Зафиксированные эмбрионы рапаны переносили на стекло с луночкой и окрашивали 2%-м ацетоорсеином [Дарлингтон, Ла Кур, 1980] в течение 3 ч при температуре 25 °C. Готовили временные давления препараты в капле молочной кислоты ($C_3H_6O_3$) для лучшего распределения хромосом в одной плоскости [Дарлингтон, Ла Кур, 1980].

Изучение и анализ препаратов. Стадии митоза, число и морфологию митотических хромосом изучали с помощью микроскопа «Axioskop 40» С. ZEISS, фотокамеры «Canon PowerShot A640» и программного обеспечения «Axivision Rel. 4.6». Абсолютную длину хромосом определяли с помощью микроскопа Bresser Science TRM-301 и программного обеспечения Altami Studio 3.4.

Для изучения кариотипа анализировали по 7 метафаз ($2n$) в эмбрионах от каждой самки (всего 14 метафаз) с удовлетворительным расположением хромосом и одинаковой степенью их спирализации. Индекс спирализации (I_s) определяли по формуле [Хроменкова, 2012]:

$$I_s = \frac{l_1 + l_2}{L_1 + L_2} \times 100\%$$

где: l_1 и l_2 – длина двух коротких хромосом; L_1 и L_2 – размер двух длинных хромосом.

Центромерный индекс (I_c , %) и относительную длину (L_r , %) хромосом подсчитывали согласно [Levan et al., 1964; Баршене, 1990]:

$$I_c = \frac{p}{(p + g)} \times 100\%$$

где: p – длина короткого плеча хромосомы; ($p + g$) – суммарная длина короткого и длинного плеча (длина хромосомы);

$$L_r = \frac{(p + g)}{\sum L_{(35)}} \times 100\%$$

где: $\sum L_{(35)}$ – суммарная длина гаплоидного набора хромосом.

Классификацию хромосом осуществляли в соответствии с критериями Леван с соавторами: хромосомы относят к метацентрическим, если значение соотношения короткого (p) и длинного (g) плеча хромосомы составляет от 0.588 до 1.00; к субметацентрическим – от

0.333 до 0.588 и субтелоцентрическим – от 0.143 до 0.333 [Levan et al., 1964].

Для подсчёта общей длины гаплоидного набора хромосом, среднего значения длины гомологичных хромосом, доверительных интервалов и относительной длины хромосом (L_r) использовали программу «Excel».

Результаты исследований

Через 4 ч 30 мин после нереста были отмечены эмбрионы с двумя бластомерами. А через 7 ч 15 мин произошло второе митотическое деление и образование четырёх бластомеров [Пиркова, Ладыгина, 2018]. Выявлено, что у 79.2% эмбрионов рапаны, отобранных из одной овоотеки, асинхронное прохождение стадий митоза: у 56.2% эмбрионов хромосомы бластомеров находились на двух стадиях; у 23% – на трёх (табл. 1). Синхронность стадий митоза в четырёх бластомерах наблюдали только у 20.8% эмбрионов. Стадии митоза рапаны показаны на рис. 1.

Метафаза митоза и гомологичные хромосомы *R. venosa* представлены на рисунке 2, а

Таблица 1. Стадии митоза в четырёхбластомерных эмбрионах *Rapana venosa* из одной овоотеки

| Доля эмбрионов, в % | Количество бластомеров на разных стадиях митоза | | | | |
|---------------------|---|----------|---------|----------|-----------|
| | Профаза | Метафаза | Анафаза | Телофаза | Интерфаза |
| 16.6 | – | 3 | 1 | – | – |
| 10.3 | 4 | – | – | – | – |
| 8.3 | – | 2 | 2 | – | – |
| 8.3 | 2 | 1 | 1 | – | – |
| 6.3 | – | – | – | – | 4 |
| 6.3 | – | – | 2 | 2 | – |
| 4.2 | – | 4 | – | – | – |
| 4.2 | – | 1 | 2 | 1 | – |
| 4.2 | 3 | 1 | – | – | – |
| 4.1 | 2 | – | – | – | 2 |
| 2.1 | – | – | 2 | 1 | 1 |
| 2.1 | – | – | – | 2 | 2 |
| 2.1 | – | – | 1 | 1 | 2 |
| 2.1 | 3 | – | – | – | 1 |
| 2.1 | – | – | – | 3 | 1 |
| 2.1 | 2 | 2 | – | – | – |
| 2.1 | – | – | 1 | 3 | – |
| 2.1 | – | 1 | 2 | 1 | – |
| 2.1 | – | 1 | 1 | 2 | – |
| 2.1 | – | – | – | 1 | 3 |
| 2.1 | 1 | 3 | – | – | – |
| 2.1 | 2 | 1 | 1 | – | – |
| 2.0 | – | – | 3 | 1 | – |

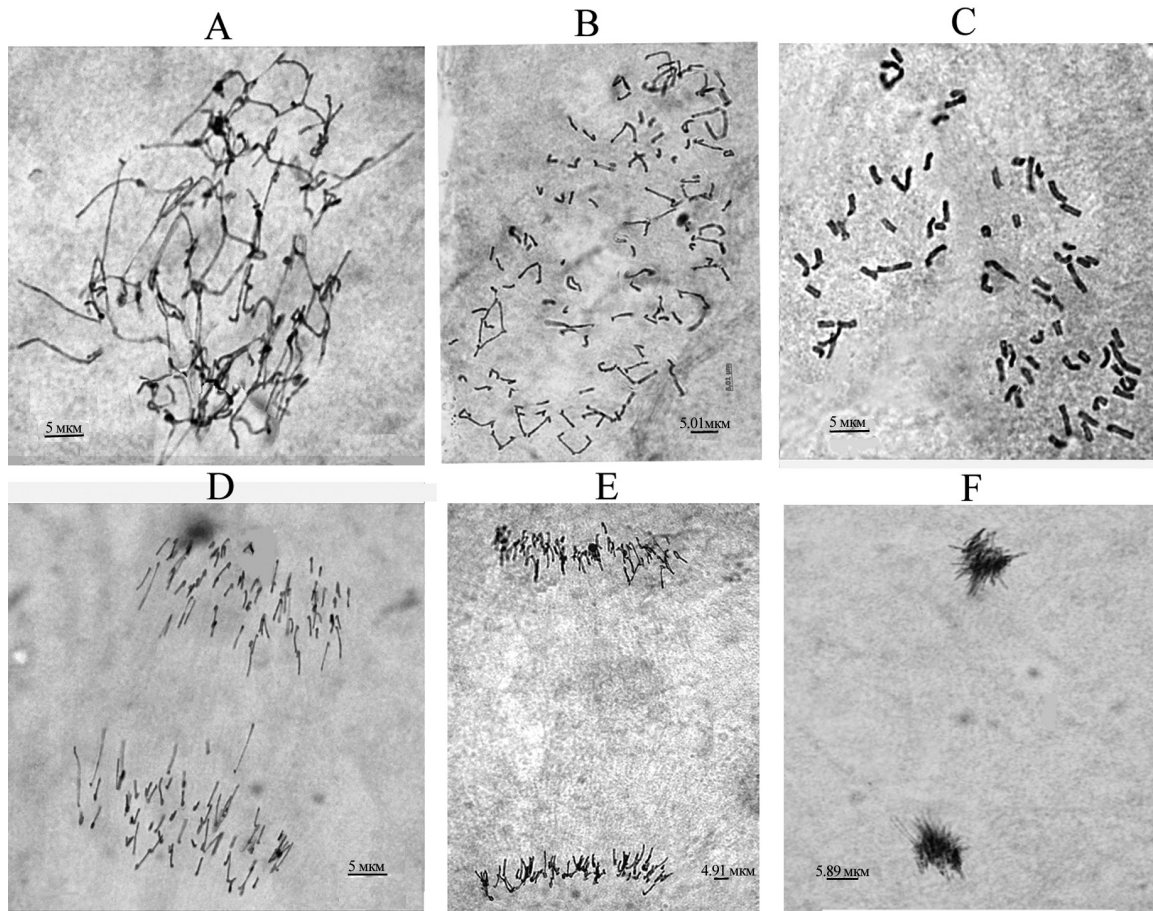


Рис. 1. Митоз в эмбриональных клетках *Rapana venosa*: А – интерфаза, В – профаза, С – метафаза, D – анафаза, E – поздняя анафаза, F – телофаза.

основные параметры кариотипа – в таблице 2. Основное число кариотипа рапаны (NF) равно 70. У этого вида отсутствует хромосомный половой диморфизм. Длина хромосом варьирует от 1.499 ± 0.019 до 5.575 ± 0.125 мкм.

Длина всего гаплоидного набора хромосом рапаны составила 100.783 мкм. В зависимости от соотношения размеров короткого и длинного плеча хромосомы в кариотипе определены 32 метацентрических, 36 субметацентрических и 2 субтелоцентрических хромосомы. Таким образом, хромосомную формулу *R. venosa* можно записать в следующем виде: $2n = 16M + 18S^m + 1S^l$.

Построение поликариограммы даёт возможность выявить положение хромосом друг относительно друга в общем наборе [Хроменкова, 2012]. Для этого на оси абсцисс откладывают центромерный индекс, на оси ординат – относительную длину хромосом.

На поликариограмме исследуемого вида выделяются две первые пары гомологичных хромосом, относительная длина которых составила соответственно 5.532 и 5.502% от длины гаплоидного набора (рис. 3). Эти хромосомы могут служить индикаторами кариотипа рапаны. Выделяются ещё 3 группы хромосом: 3-я пара, относительная длина которой 4.569%, 4–6-я пары – от 3.854 до 3.623%, и остальные 29 пар – с плавным снижением относительной длины от 3.129 до 1.483%.

Обсуждение результатов

У *R. venosa* внутреннее оплодотворение. Копуляция может происходить с несколькими самцами за несколько месяцев до начала нереста самки. Сперматозоиды, прикрепляясь к эпителиальным клеткам семяприёмника самки, получают от них питание и могут длительное время храниться до момента со-

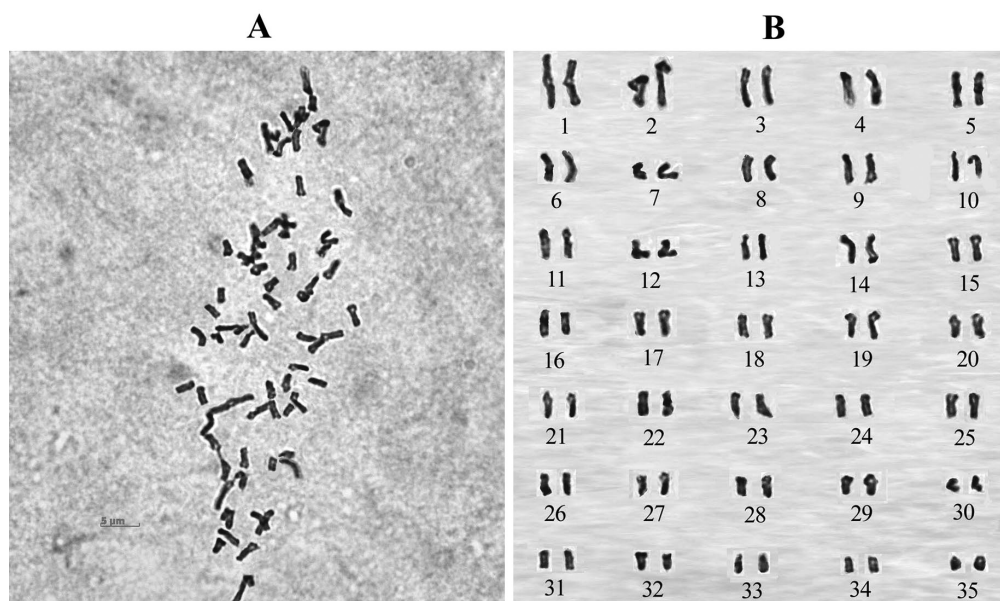


Рис. 2. А – Метафаза митоза в эмбриональной клетке *Rapana venosa* (NF = 70); В – гомологичные хромосомы кариотипа рапаны.

Таблица 2. Основные параметры кариотипа *Rapana venosa*

| № гомологичных хромосом | Средняя длина хромосом $\pm i$, мкм | Относительная длина хромосом, % | Средняя длина короткого плеча $\pm i$, мкм | Соотношение плеч хромосом (СП) | Центромерный индекс (ЦИ), % | Классификация хромосом |
|-------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|---|--------------------------------|-----------------------------|------------------------|
| 1 | 5.575 \pm 0.125 | 5.532 | 2.683 \pm 0.098 | 0.876 | 48.126 | M |
| 2 | 5.545 \pm 0.034 | 5.502 | 0.973 \pm 0.012 | 0.213 | 17.547 | S ⁱ |
| 3 | 4.605 \pm 0.088 | 4.569 | 1.605 \pm 0.108 | 0.535 | 34.853 | S ^m |
| 4 | 3.884 \pm 0.074 | 3.854 | 1.472 \pm 0.104 | 0.610 | 37.899 | M |
| 5 | 3.869 \pm 0.085 | 3.839 | 1.017 \pm 0.102 | 0.356 | 26.286 | S ^m |
| 6 | 3.651 \pm 0.098 | 3.623 | 1.594 \pm 0.028 | 0.775 | 43.659 | M |
| 7 | 3.154 \pm 0.140 | 3.129 | 1.304 \pm 0.052 | 0.705 | 41.344 | M |
| 8 | 3.143 \pm 0.151 | 3.119 | 1.287 \pm 0.016 | 0.693 | 40.948 | M |
| 9 | 3.136 \pm 0.004 | 3.112 | 1.087 \pm 0.052 | 0.531 | 34.662 | S ^m |
| 10 | 3.126 \pm 0.017 | 3.102 | 0.814 \pm 0.088 | 0.352 | 26.040 | S ^m |
| 11 | 3.083 \pm 0.003 | 3.059 | 1.051 \pm 0.223 | 0.517 | 34.090 | S ^m |
| 12 | 2.971 \pm 0.072 | 2.948 | 0.879 \pm 0.131 | 0.418 | 29.586 | S ^m |
| 13 | 2.956 \pm 0.242 | 2.933 | 0.879 \pm 0.075 | 0.423 | 29.736 | S ^m |
| 14 | 2.931 \pm 0.075 | 2.908 | 0.763 \pm 0.053 | 0.352 | 26.032 | S ^m |
| 15 | 2.867 \pm 0.126 | 2.845 | 1.033 \pm 0.115 | 0.563 | 36.031 | S ^m |
| 16 | 2.751 \pm 0.079 | 2.730 | 1.212 \pm 0.015 | 0.788 | 44.057 | M |
| 17 | 2.738 \pm 0.128 | 2.717 | 1.263 \pm 0.159 | 0.856 | 46.129 | M |
| 18 | 2.680 \pm 0.021 | 2.659 | 0.774 \pm 0.061 | 0.406 | 28.881 | S ^m |
| 19 | 2.629 \pm 0.093 | 2.609 | 0.999 \pm 0.009 | 0.613 | 37.999 | M |
| 20 | 2.613 \pm 0.070 | 2.593 | 0.866 \pm 0.144 | 0.496 | 33.142 | S ^m |
| 21 | 2.612 \pm 0.803 | 2.592 | 1.117 \pm 0.126 | 0.747 | 42.764 | M |
| 22 | 2.544 \pm 0.081 | 2.524 | 0.927 \pm 0.041 | 0.573 | 36.439 | S ^m |
| 23 | 2.533 \pm 0.046 | 2.513 | 0.693 \pm 0.058 | 0.377 | 27.359 | S ^m |
| 24 | 2.446 \pm 0.015 | 2.427 | 0.765 \pm 0.027 | 0.455 | 31.276 | S ^m |
| 25 | 2.338 \pm 0.101 | 2.320 | 0.957 \pm 0.038 | 0.693 | 40.932 | M |
| 26 | 2.306 \pm 0.008 | 2.888 | 0.811 \pm 0.030 | 0.542 | 35.169 | S ^m |
| 27 | 2.283 \pm 0.205 | 2.265 | 0.871 \pm 0.010 | 0.617 | 38.152 | M |
| 28 | 2.251 \pm 0.320 | 2.234 | 0.757 \pm 0.020 | 0.507 | 33.659 | S ^m |
| 29 | 2.192 \pm 0.320 | 2.175 | 1.046 \pm 0.228 | 0.913 | 47.719 | M |
| 30 | 2.147 \pm 0.036 | 2.130 | 0.807 \pm 0.081 | 0.602 | 37.587 | M |
| 31 | 2.054 \pm 0.012 | 2.038 | 0.678 \pm 0.071 | 0.493 | 33.009 | S ^m |
| 32 | 1.990 \pm 0.056 | 1.975 | 0.776 \pm 0.049 | 0.639 | 38.995 | M |
| 33 | 1.925 \pm 0.160 | 1.910 | 0.670 \pm 0.053 | 0.533 | 34.805 | S ^m |
| 34 | 1.756 \pm 0.056 | 1.742 | 0.786 \pm 0.080 | 0.810 | 44.761 | M |
| 35 | 1.499 \pm 0.019 | 1.483 | 0.726 \pm 0.066 | 0.939 | 48.432 | M |

Примечание: $\pm i$ – доверительный интервал; M – метацентрические, S^m – субметацентрические, Sⁱ – субтелоцентрические хромосомы.

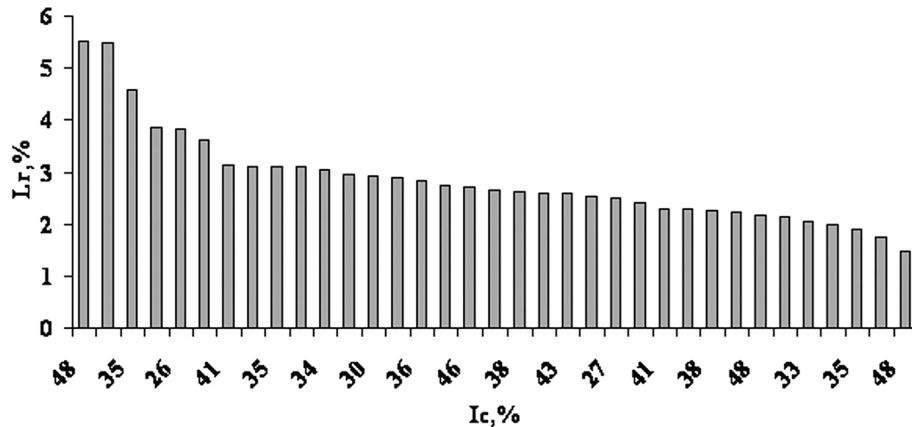


Рис. 3. Поликариограмма хромосом кариотипа *Rapana venosa*.

зревания яйцеклеток [Чухчин, 1984]. Такое множественное скрещивание позволяет реализовать в потомстве лучшие признаки исходных форм [Айала, Кейгер, 1987]. Процесс образования овотек описан В.Д. Чухчиным: «Во время нереста яйцеклетки из яйцевода попадают в белковую железу, а затем вместе с белком – в капсульную железу. Проходя по протоку, соединяющему белковую железу с капсульной, яйцеклетки оплодотворяются в капсульной железе. В результате секреции клеток капсульной железы образуются стенки овотеки с отверстием. Затем овотека наполняется яйцами и белком, и отверстие закрывается мукусной пробкой («окошком»). По окончании формирования овотеки самка освобождает её из pedalной железы, прикрепляет к субстрату и передвигает ногу на небольшое расстояние и откладывает следующую овотеку. Передвижение рапаны и отложение новой овотеки происходит в течение 2–3 минут. Пребывание овотеки внутри pedalной железы длится около 30 минут» [Чухчин, 1970]. Самки в процессе отложения кладок представлены на рисунке 4.

Оплодотворение яйцеклеток происходит, как описано, по мере продвижения их в капсульной железе, то есть не одновременно, чем объясняется асинхронность стадий митоза в эмбрионах из одной овотеки. Другой причиной асинхронности может быть оплодотворение яйцеклеток сперматозоидами от разных самцов, а также вариабельность размеров яиц, отложенных одной самкой [Пиркова, Ладыгина, 2018].

В кариотипе рапаны отсутствует хромосомный половой диморфизм – все 70 хромосом относятся к аутосомам. У других видов семейства Muricidae половые хромосомы также не идентифицированы [Thiriote-Quievreux, 2003; Pascoe et al., 2004; Leitao et al., 2009]. Описанные кариотипы 8 видов гастропод из данного семейства включают по 70 хромосом [Ahmed, 1974; Vitturi et al., 1982; Thiriote-Quievreux, 1982; Pascoe et al., 2004]. Только у видов рода *Nucella* и рода *Plicopurpura* отмечен полиморфизм кариотипа [Bantock, Cockayne, 1975; Lenin et al., 2007].

Ранее было показано, что кариотипы большинства гастропод состоят из метацентрических и субметацентрических хромосом [Thiriote-Quievreux, 2003]. В кариотипе рапаны, в основном, хромосомы аналогичной морфологии. Для большинства видов двусторчатых моллюсков также характерны кариотипы с большинством метацентрических и субметацентрических хромосом [Thiriote-Quievreux, 1982]. Известно, что длина каждой хромосомы и суммарная длина всех хромосом являются постоянными параметрами для каждого вида организмов [Айала, Кейгер, 1987]. Так, у видов *Thais haemastoma*, *Hexaplex trunculus* и *Ocenebra erinaceus* с кариотипом $2n = 70$ хромосом длина гаплоидного набора составила соответственно: 106.18; 120.57 и 139.08 мкм [Pascoe et al., 2004].

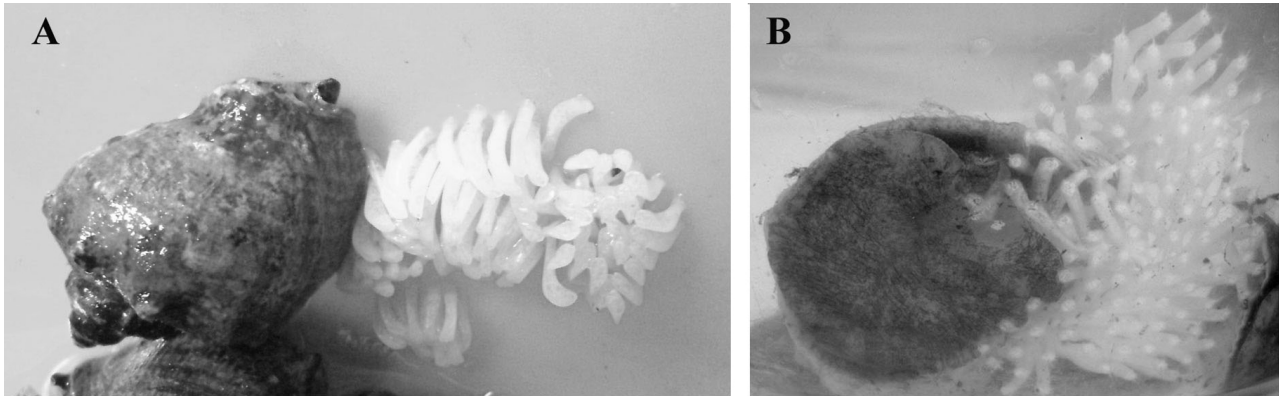


Рис. 4. Нерест самок *Rapana venosa*: А – самка № 1 (вид сверху); В – самка № 2 (вид снизу).

Заключение

В результате изучения митотических хромосом в эмбрионах *R. venosa* установлено, что:

Асинхронное прохождение стадий митоза в эмбрионах рапаны на стадии четырёх бластомеров связано с растянутым во времени процессом оплодотворения и вариабельностью размеров яиц.

Кариотип состоит из 70 хромосом длиной от 1.499 ± 0.019 до 5.575 ± 0.125 мкм. Длина гаплоидного набора хромосом составила 100.783 мкм.

В кариотипе выделены три морфологические группы: метацентрические (32), субметацентрические (36) и субтелоцентрические (2) хромосомы.

Множественный тип скрещивания обеспечивает высокое генетическое разнообразие *R. venosa*, объясняющее адаптивные возможности репродуктивной стратегии и эврибионтность вида.

Благодарности

Выражаем благодарность ООО «Марикультура» за предоставленные мидии в качестве корма для производителей *R. venosa*.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и техниче-

ских продуктов морского генезиса» (гос. рег. № АААА-А18-118021350003-6).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Айала Ф., Кейгер Д. Современная генетика / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Мир, 1987. Т. 1. 295 с.
- Баршине Я.В. Изучение хромосомных комплексов // Методы изучения двустворчатых моллюсков / Гл. ред. О.А. Скарлато. Л.: Зоологический институт, 1990. С. 37–45.
- Бондарев И.П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) Севастопольских бухт (Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 3. С. 14–21.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // В сб.: Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Киев: Наукова думка, 1972. С. 65–167.
- Дарлингтон С.Д., Ла Кур Л.Ф. Хромосомы. Методы работы / Под ред. Н.Н. Воронцова. М.: Атомиздат, 1980. 182 с.

- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Золотарёв П.Н., Терентьев А.С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. 2012. Т. 52. № 2. С. 251–257.
- Иванов А.И. Расширение ареала рапаны (*Rapana bezoar*) и проникновение её в северо-западную часть Чёрного моря // ДАН. 1961. Вып. 141. № 4. С. 991–993.
- Кантор Ю.И. О нахождении рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) у восточного побережья США // Ruthenica. 1998. Т. 8. № 2. С. 90.
- Куракин А.П., Говорин И.А. Скорость потребления мидии *Mytilus galloprovincialis* рапаной *Rapana venosa* в северо-западной части Чёрного моря // Гидробиологический журнал. 2011. Вып. 47. № 6. С. 15–22.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Эмбриональное и личиночное интракапсулярное развитие рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 4. С. 53–64.
- Хроменкова Ю.Б. Морфология хромосом. Кариотип человека. Харьков: ХНМУ, 2012. 16 с.
- Чухчин В.Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Севастополь. 1961а. Т. 14. С. 163–168.
- Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Севастополь. 1961б. Т. 19. С. 178–187.
- Чухчин В.Д. Функциональная морфология рапаны. Киев: Наукова думка, 1970. 138 с.
- Чухчин В.Д. Пелагические личинки брюхоногих моллюсков – Gastropoda // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. С. 167–176.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 174 с.
- Ahmed M. Chromosome variation in three species of the marine gastropod *Nucella* // Cytologia. 1974. № 39. P. 597–607.
- Ban Shaojun, Zhang Tao, Pan Hengqian. Effects of temperature and salinity on the development of embryos and larvae of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Chinese. 2014. Vol. 32. No. 4. P. 773–782.
- Bantock C.R., Cockayne W.C. Chromosomal polymorphism in *Nucella lapillus* // Heredity. 1975. No. 34. P. 231–245.
- Bi Jinhong, Li Qi, Yu Honget. Seasonal variations in biochemical composition during the reproductive cycle of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from the northern coast of China // Marine Biology Research. 2016. Vol. 12. No. 2. P. 177–185.
- Bouget J.-F., Camus P., Joly J.-P. *Ocenebrellus inornatus* (Recluz, 1851) et *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), deux nouveaux gastropodes introduits en Bai de Quiberon // Contract SRC Bretagne Sud / IFREMER n 01/2/210 261. Rapport du laboratoire DVR-RA-LCB/01-01. 2001. 22 p.
- Cesari P., Mizzan L. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda: Muricidae, Thaidinae) // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia. 1993. No. 42. P. 9–21.
- Chung E.-Y., Kim S.-Y., Kim Y.-G. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae // Korean J. Malacology. 1993. No. 9. P. 1–15.
- Ghisotti F. *Rapana venosa* (Valenciennes), nuova ospite Adriatica? // Conchiglie. Milano. 1974. Vol. 10. No. 5–6. P. 125–126.
- Gouletquer P. (2000). Rapport d'activité 1999 du Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes de La Tremblade // (<http://archimer.ifremer.fr/doc/00071/18263/>). Проверено 22.07.2019.
- Harding J.M., Mann R. Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // Journal of Shellfish Research. 1999. No. 18(1). P. 9–17.
- Harding J.M., Mann R., Kilduff C.W. Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) // Marine Biology. 2008. Vol. 155. No. 6. P. 571–581.
- Joly J.-P., Bouget J.-F., Hirata T. // DRV/RST/RA. 2002. Vol. 14. 42 p.
- Koutsoubas D., Voultziadou-Koukoura E. The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Thaididae) in the Aegean Sea // Bollettino Malacologico. 1991. Vol. 26. No. 10–12. P. 201–204.
- Leitao A., Vasconcelos P., Ben-Hamadou R., Gaspar M.B., Barosso C.M., Ruano F. Cytogenetics of *Bolinus brandaris* and phylogenetic interferences within the Muricidae (Mollusca: Gastropoda) // Biol. J. Linn. Soc. 2009. No. 96. P. 185–193.
- Lenin A.-R.; Juan G.-H. P.; Horacio F.-R.; Luz Estela R.-I.; Pignataro V., Del G. Cariotipos de los caracoles de tinte *Plicopurpura pansa* y *Plicopurpura columellaris* (Gastropoda: Muricidae) // Revista de Biología Tropical. 2007. Vol. 55. No. 3–4. P. 853–866.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. No. 52. P. 201–220.
- Mann R., Harding J.M. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusks // Biological Invasions. 2000. Vol. 2. P. 7–22.
- Mann R., Harding J.M. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast // Biol. Bull. 2003. Vol. 204. P. 96–103.
- Pascoe P.L. Chromosomal polymorphism in the Atlantic dog-whelk, *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae): nomenclature, variation and biogeography // Biological Journal of the Linnean Society. 2006. Vol. 87. P. 195–210.
- Pascoe P.L., Jha A.N., Dixon D.R. Variation of karyotype composition and genome size in some Muricid Gastro-

- pods from the Northern // Journal of Moll. Studies. 2004. Vol. 70. No. 4. P. 389–398.
- Pastorino G., Penchaszadeh P.E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): a new gastropod in south Atlantic waters // J. Shellfish Res. 2000. Vol. 19. P. 897–899.
- Saglam H., Duzgunes E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the U.K. 2007. No. 87. P. 953–957.
- Saglam H., Duzgunes E., Ogut H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) in the southeastern Black Sea // ICES Journal of Marine Science. 2009. Vol. 66. No. 9. P. 1865–1867.
- Saglam H., Kutlu S., Dagtekin M. Population biology of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Neogastropoda) in the south-eastern Black Sea of Turkey // Cahiers de Biologie Marine. 2015. Vol. 56. No. 4. P. 363–368.
- Savini D.M., Castellazzi M.F., Ambrogi A.O. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology // Chem. Ecol. 2004. Vol. 20. P. 411–424.
- Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgol. Mar. Res. 2006. Vol. 60. P. 153–159.
- Thiriou-Quievreux C. Les caryotypes de quelques espèces de bivalves et de gastéropodes marins // Marine Biology. 1982. No. 70. P. 165–172.
- Thiriou-Quievreux C. Advances in Chromosomal studies of gastropod mollusks // Journal of Molluscan Studies. 2003. Vol. 69. Is. 3. P. 187–202.
- Vitturi R., Berica Rasotto M., Farinella-Ferruzza N. The chromosomes of 16 molluscan species // Italian Journal of Zoology. 1982. No. 49. P. 61–71.
- Yang J., Li Q., Kong L. Genetic structure of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) population along the coast of China // Biochemical Genetics. 2008. Vol. 46. No. 9–10. P. 539–548.
- Yaseen A.E., Ebaid A.M., Kawashti I.S. Karyological studies on some Egyptian marine species of gastropods (Prosobranchia–Mollusca) // Journal of the Egyptian German Society of Zoology. 1995. Vol. 17. P. 297–316.
- Zibrowius H. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species // Mésogée. 1991. Vol. 51. P. 83–107.

CHARACTERISTICS OF MITOTIC CHROMOSOMES OF *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)

© 2019 Pirkova A.V.

A.V. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences
Sevastopol 299011, Russia;
e-mail: apirkova@ukr.net

Predatory gastropod mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) was brought from the Sea of Japan to the Black Sea; it has spread in lots of areas of the World Ocean. The article presents the description of the karyotype in embryonic cells. There are 70 chromosomes in rapa whelk karyotype belonging to the following three morphological groups: metacentric (32), submetacentric (36), and telocentric (2) chromosomes, which are from 1.499 ± 0.019 to 5.575 ± 0.125 microns in length. The length of haploid chromosome set is 100.783 microns. Multiple type of crossing provides high genetic diversity of *R. venosa* that explains the adaptive capabilities of the species reproductive strategy and its eurybioticity.

Key words: rapa whelk *Rapana venosa*, embryos, mitosis, chromosomes, karyotype, the Black Sea.

НАХОДКИ СИНАНТРОПНЫХ ВИДОВ ЧУЖЕРОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) В ГНЁЗДАХ МУРАВЬЁВ РОДА *FORMICA*

© 2019 Сажнев А.С.^{a, b, *}, Турбанов И.С.^{a, c, **}

^a Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Ярославская обл. 152742, Россия;

^b Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия;

^c Череповецкий государственный университет, Череповец 162600, Россия;
e-mail: *sazh@list.ru; **turba13@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2019. После доработки 07.08.2019. Принята к публикации 21.08.2019

Впервые в гнёздах муравьёв (род *Formica*) обнаружены два вида-вселенца жуков: *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 (Dermestidae) и *Lasioderma serricorne* (Fabricius, 1792) (Ptinidae), которые считаются облигатными синантропами. Находки расширяют спектр биотопов, заселяемых этими видами за пределами нативного ареала, и уточняют их адаптивные способности при продвижении вселенцев на север.

Ключевые слова: биотоп, жесткокрылые, инвазия, мирмекофилы, нидиколы, Dermestidae, Formicidae, Ptinidae.

Введение

Биологические инвазии – вселение чужеродных видов, одна из наиболее серьёзных экологических и экономических проблем современности. Чужеродные жесткокрылые (Coleoptera) – самая массовая группа членистоногих Европы, число видов-вселенцев среди которой в последнее время существенно выросло [Denux, Zagatti, 2010]. Для европейской части России сейчас известно 183 вида (включая криптогенные) чужеродных жесткокрылых [Справочник..., 2019], половина из которых приурочена к синантропным биотопам. Значительная часть видов натурализовалась в естественных местообитаниях, но ни один из них не потерял связи с антропогенными [Орлова-Беньковская, 2017]. Однако основные закономерности процесса инвазии жесткокрылых и их натурализации за пределами нативного ареала остаются изученными недостаточно.

Целью основного исследования было изучение фауны мирмекофильных жесткокрылых

Ярославской обл. и её региональных особенностей.

Материал и методы

Пробы собирали весной 2019 г. из гнёзд двух видов рода *Formica* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Formicidae) на территории Ярославской обл. России. Субстрат из разных частей купола муравейников предварительно просеивали сквозь крупное сито (диаметр ячеек 2 мм), затем переносили в лабораторию на термофотоэлектронную (комбинированного действия) установку, описанную в работе В.Б. Голуба с соавторами [2012]. Сверху на воронки с субстратом, во избежание попадания посторонних объектов, надевали капроновые сетки (диаметр ячеек 50 мк). Всего было отобрано 8 качественных проб из 8 муравейников: из трёх *Formica truncorum* Fabricius, 1804; из трёх *F. rufa* Linnaeus, 1761 и из двух *F. aquilonia* Yarrow, 1955. В качестве фиксатора применяли 96%-й раствор этилового спирта с добавлением глицерина. Время экспозиции проб в эклекторе составляло 15 суток.

Таксономия жесткокрылых и данные об общем распространении видов представлены согласно палеарктическому каталогу [Catalogue..., 2007]. Определение муравьёв проводили по рабочим особям с применением рисуночного ключа [Атлас-определитель..., 2019] с указанием таксономии, принятой на портале.

Материал хранится в коллекции ИБВВ РАН.

Полученные результаты и их обсуждение

Среди обработанного колеоптерологического материала из гнёзд муравьёв рода *Formica* были обнаружены синантропные виды чужеродных жесткокрылых, ранее не отмечавшиеся для мирмекофильных сообществ.

Семейство Dermestidae Latreille, 1804

Attagenus (Attagenus) smirnovi Zhantiev, 1973

Длина тела имаго 2.5–4.0 мм. Жуки чёрные, со светло-коричневыми надкрыльями, у самок верх в желтоватых волосках, последний членик усика самцов в 4 раза длиннее предыдущих вместе взятых. Литература для определения: Жантиев [1976].

Материал: 1 ♂, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, берег Барского пруда, 58°03'41.4"N 38°14'43.4"E, в гнезде *Formica rufa* Linnaeus, 1761, 7.IV.2019, И.С. Турбанов leg.

Первичный ареал вида находится в Восточной Африке [Šefrová, Laštůvka, 2005], где он проявляет себя как нидикол, развиваясь в укрытиях летучих мышей и гнёздах птиц [Жантиев, 1976]. Сейчас широко распространён в Палеарктике, Афротропической и Ориентальной областях [Catalogue..., 2007]. В европейской части России – облигатно синантропный вид [Жантиев, 1976, 2009], населяет отапливаемые жилые помещения и хозяйственные постройки. Интродуцирован на Командорские острова [Сажнев, 2015] и в г. Магадан [Коваленко, 2019]. В России впервые обнаружен в 1961 г. в г. Москве [Жантиев, 1973]; для Ярославской обл. известен с 1988 г., но, судя по широкой распространённости вида в конце 1980-х, видимо, вселился раньше [Власов, 1995, 2008].

По литературным данным [Коваленко, 2019], основной вектор инвазии вида – непреднаме-

ренная интродукция при перевозке продукции животного и растительного происхождения. В нашем случае, вероятно, наблюдается саморасселение вида.

Также отмечено, что *A. smirnovi* за пределами нативного ареала способен вторично переходить к нидиколии в гнёздах птиц [Sazhnev, Matyukhin, 2019].

Семейство Ptinidae Latreille, 1802

Lasioderma serricorne (Fabricius, 1792)

Длина тела имаго 2.0–2.7 мм. Тело овальное; верх сильно выпуклый, блестящий. Окраска светлая, красновато- или желтовато-бурая. Голова большая, вместе с переднеспинкой способная сильно подгибаться на нижнюю сторону. Антенны 11-члениковые, умеренной длины, пиловидные. Литература для определения: Логвиновский [1985], Toskina [2011].

Материал: 1 экз., Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, окрестности д. Большие Ченцы, 58°03'52.2"N 38°11'38.5"E, в гнезде *Formica aquilonia* Yarrow, 1955, 8.V.2019, И.С. Турбанов leg.

Космополит, с начала XX в. завезён во все зоогеографические районы [Runner, 1919], естественный ареал неизвестен. Несмотря на то, что вид описан из Северной Америки, по ряду археоэнтомологических свидетельств, *L. serricorne* предположительно происходит из Средиземноморья [Panagiotakopulu, 2000, 2001]. В умеренных широтах проявляет себя как облигатный синантроп [Lefkovitch, 1967; Ковалёв, 2019]. В Россию вид проник не раньше начала XX в. [Логвиновский, 1985]. Для Ярославской обл. известен с конца прошлого века, в частности, в г. Ярославле в массовом количестве встречается с 1990–1993 гг. [Власов, 2009].

Предполагаемый вектор инвазии – непреднамеренная интродукция при перевозке продукции растительного происхождения, а также саморасселение вида [Ковалёв, 2019].

Инвазии жесткокрылых в большинстве случаев тесно связаны с их синантропизацией, однако число чужеродных видов в большей степени зависит от биотопической приуроченности [Орлова-Беньковская, 2017] и способности вселенцев обосноваться на новых территориях и натурализоваться в естественных биотопах.

Муравейники обладают рядом особенностей, позволяющих расценивать их как консорциум – элемент функциональной структуры биоценоза [Мазинг, 1966] с участием детерминанта (вид муравьёв) и консортов, среди которых есть мирмекобионтные, мирмекофильные и случайные виды.

Непосредственно сами постройки муравьёв – это сложно организованные конструкции с микроклиматическими особенностями, у рода *Formica* имеющие как надземную (купол), так и подземную части с разнообразной сетью ходов и камер. В нашем случае в основе гнезда *F. rufa* ствол ели европейской (*Picea abies*), а гнездо *F. aquilonia* сформировано у ствола осины (*Populus tremula*).

Оба вида жесткокрылых, обнаруженных нами в муравейниках рода *Formica*, за пределами нативных ареалов проявляют себя как облигатные синантропы, однако, нахождение их в муравейниках на северной границе распространения, позволяет ввести несколько гипотетических предположений об особенностях инвазионного процесса для этих видов.

Можно предположить, что нахождение *A. smirnovi* и *L. serricornis* в гнёздах муравьёв носит трофический характер, то есть муравейники привлекательны как источники органических остатков животного и растительного происхождения, однако, наши находки единичны для мирмекофильных сообществ.

Другое объяснение может быть связано с тем, что *A. smirnovi* и *L. serricornis* могли использовать гнёзда *Formica* в качестве мест для зимовок. Известно, что в муравейниках, в частности, в зимовальных камерах, даже на Крайнем Севере температура в зимний период значительно выше таковой снаружи [Берман и др., 2007], что позволяет выживать не только муравьям, но и ряду других беспозвоночных, которые привлекаются к гнёздам *Formica*. Так, наиболее богаты сборы факультативных мирмекофильных жесткокрылых именно в ранневесенний и позднеосенний периоды, когда жуки выходят из и/или готовятся к гибернации. Такое предположение расширяет список биотопов для обнаруженных видов-вселенцев и говорит о возможности их натурализации за

пределами человеческого жилья и селитебных ландшафтов, что открывает новые возможности для чужеродных видов при расширении их ареалов, в частности, на север.

Благодарности

Авторы признательны Д.В. Власову (Ярославль, Ярославский музей-заповедник) за ценные комментарии и помощь в поиске литературы.

Финансирование работы

Анализ данных по распространению вида и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 16-14-10031).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Атлас-определитель ос и муравьёв (электронный ресурс) // (<http://www.antvid.org>). Проверено 9.08.2019.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. Зимовка и холодоустойчивость муравьёв на северо-востоке Азии. М.: КМК, 2007. 264 с.
- Власов Д.В. Синантропные жесткокрылые г. Ярославля и его окрестностей // Актуальные проблемы естественных и гуманитарных наук. Биология. Химия. Ярославль: Ярославский ун-т, 1995. С. 35–37.
- Власов Д.В. Синантропная колеоптерофауна г. Ярославля // В сб.: Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Материалы 4-й науч.-практич. конференции. Ярославль: Изд-во ВВО РЭА, 2008. Вып. 4. Т. 1. С. 253–257.
- Власов Д.В. Фауна точильщиков (Coleoptera, Anobiidae) Ярославской области // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: Материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 16–20 ноября 2009 г.). Сыктывкар, 2009. С. 40–42.
- Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: КМК, 2012. 339 с.

- Жантiev P.Д. Новые и малоизвестные кожееды (Coleoptera, Dermestidae) фауны СССР // Зоологический журнал. 1973. Т. 52. № 2. С. 282–284.
- Жантiev P.Д. Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР. М.: Изд-во МГУ, 1976. 182 с.
- Жантiev P.Д. Экология и классификация жуков-кожеедов (Coleoptera, Dermestidae) фауны Палеарктики // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 2. С. 176–192.
- Коваленко Я.Н. *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Автор-составитель М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Мухаметов Г.В., 2019. 550 с.
- Ковалёв А.В. *Lasioderma serricorne* (Fabricius, 1792) – табачный жук // В кн.: Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Автор-составитель М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Мухаметов Г.В., 2019. 550 с.
- Логвиновский В.Д. Точильщики – семейство Anobiidae // Фауна СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 14. Вып. 2. 175 с.
- Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Труды МОИП. 1966. Т. 27. С. 117–127.
- Орлова-Беньковская М.Я. Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. Р. 35–56.
- Сажнев А.С. Адвентивные виды жесткокрылых (Coleoptera) в фауне Командорских островов (Камчатский край) // Амурский зоологический журнал. 2015. Т. 7. № 3. С. 227–228.
- Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Автор-составитель М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Мухаметов Г.В., 2019. 550 с.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4. Elateroidea – Derodontoidea – Bostrichoidea – Lymexyloidea – Cleroidea – Cucujoidea / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2007. 935 p.
- Denux O., Zagatti P. Coleoptera families other than Cerambycidae, Curculionidae sensu lato, Chrysomelidae sensu lato and Coccinellidae. Chapter 8.5 // BioRisk. 2010. Vol. 4. No. 1. P. 315–406.
- Lefkovitch L.P. A laboratory study of *Stegobium paniceum* (L.) (Coleoptera: Anobiidae) // Journal of Stored Product Research. 1967. Vol. 3. No. 3. P. 235–249.
- Panagiotakopulu E. Archaeology and entomology in the Eastern Mediterranean: Research into the history of insect synanthropy in Greece and Egypt. Oxford: Archaeopress, 2000. 146 p.
- Panagiotakopulu E. New Records for Ancient Pests: Archaeoentomology in Egypt // Journal of Archaeological Science. 2001. Vol. 28. No. 11. P. 1235–1246.
- Runner G.A. The tobacco beetle: an important pest in tobacco products // Bulletin of the United States Department of Agriculture. 1919. Vol. 737. P. 1–77.
- Sazhnev A.S., Matyukhin A.V. Cases of unintentional phoresy of beetles (Insecta: Coleoptera) on birds // Ecosystem Transformation. 2019. Т. 2. No. 2. P. 29–33.
- Šefrová H., Laštůvka Z. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2005. Vol. 53. P. 151–170.
- Toskina I.N. New species of the genus *Lasioderma* (Coleoptera, Anobiidae) from Crimea and the Caucasus // Vestnik zoologii. 2011. Т. 45. No. 3. P. 195–207.

RECORDS OF SYNANTHROPIC SPECIES OF ALIEN BEETLES (COLEOPTERA) IN THE ANTHILLS OF GENUS *FORMICA*

© 2019 Sazhnev A.S.^{a, b, *}, Turbanov I.S.^{a, c, **}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok village, Yaroslavl region, 152742 Russia;

^b Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia;

^c Cherepovets State University, Cherepovets 162600, Russia
e-mail: *sazh@list.ru; **turbal3@mail.ru

For the first time two alien species of beetles, obligate synanthropes, namely *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 (Dermestidae) and *Lasioderma serricorne* (Fabricius, 1792) (Ptinidae), were revealed in the anthills (genus *Formica*). These records widen the spectrum of biotopes inhabited by these species outside their native ranges and specify their adaptive abilities under the moving of invaders to the north.

Key words: biotope, beetles, invasion, myrmecophiles, nidicols, Dermestidae, Formicidae, Ptinidae.

УДК 595.18:556.55(470.22)

ВСЕЛЕНИЕ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВЫГОЗЕРСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2019 Сярки М.Т.

ФИЦ «Карельский научный центр РАН» Институт водных проблем Севера,
Петрозаводск, 185030, Россия;
e-mail: MSyarki@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.06.2019. После доработки 21.08.2019. Принята к публикации 28.08.2019

Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) обнаружена в Выгозерском водохранилище, которое пока является самым северным её местообитанием в России. Выгозерское водохранилище расположено на 63° северной широты и принадлежит водосборному бассейну Белого моря, является частью Беломоро-Балтийского канала (ББК). Первые единичные экземпляры *K. bostoniensis* были отмечены в июле 2007 г. Летом 2011 г. коловратка уже встречалась в пелагиали почти всех районов озера, но отсутствовала в литоральной зоне и в притоках водохранилища. В августе 2017 г. она была встречена по всем районам водохранилища и её численность достигала 100–780 экз./м³. По количеству аборигенный вид *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) превосходил чужеродную коловратку в 5–76 раз в зависимости от условий. Попадание коловратки в Выгозерское водохранилище могло произойти в результате случайной интродукции перелётными птицами (орнитохории) или водным транспортом. Водоохранилище служит ключевой территорией на путях беломоро-балтийского пролётного и миграционного пути. В то же время акватория водохранилища является частью ББК с активным движением водного транспорта.

Ключевые слова: инвазии, расселение видов, бассейн Белого моря, зоопланктон, коловратки.

Введение

Американский чужеродный вид коловратки *K. bostoniensis* широко распространился по территории Европы и Латинской Америки [Anermo et al., 1968; Bezerra-Neto et al., 2004]. В настоящее время он продолжает расширение ареала на восток и север Европейской части России. Коловратка уже появилась в мелководных и прибрежных районах Ладожского и Онежского озёр, а так же в водоёмах Карельского перешейка [Иванова, Телеш, 2004; Маркачева, Родионова, 2011; Сярки, 2015a]. Отмеченная северная граница её распространения в России – 62° с. ш. [Zhdanova et al., 2016]. Вид обладает высокой экологической пластично-

стью и способностью к активному расселению [Zhdanova et al., 2016; Шурганова и др., 2019]. Карелия с её многочисленными и разнообразными водными объектами представляет на своей территории множество потенциальных местообитаний для *K. bostoniensis* [Куликова, 2017]. По мере изучения видового состава зоопланктона водоёмов и водотоков Карелии граница ареала *K. bostoniensis* возможно сдвинется дальше к северу.

Выгозерское вдхр. образованно в 1931 г. на месте оз. Выгозеро при строительстве гидротехнических сооружений и является частью системы Беломоро-Балтийского Канала (ББК) [Озёра Карелии..., 2013]. Водоохранилище слу-

жит источником водоснабжения прибрежных городов и посёлков, а также приёмником промышленных и коммунально-бытовых сточных вод. Также оно используется для судоходства, гидроэнергетики, для промышленного и любительского рыболовства [Крупнейшие..., 2015]. Многолетний сброс сточных вод Сегезского ЦБК привёл к трансформации пелагических планктонных сообществ северной части водохранилища. К началу 2000-х гг. снижение производства и сокращение объёма сточных вод привело к уменьшению антропогенного воздействия, планктонная система этого района приобрела устойчивость и приблизилась к своему естественному состоянию [Теканова и др., 2011]. Биомониторинг Выгозерского вдхр., начавшийся в 1990-х гг., позволил определить сроки появления и распространения в нём вселенца [Куликова, 1998, 2007; Сярки, 20156].

Цель работы – изучить расселение чужеродного вида коловратки *Kellicottia bostoniensis* в Выгозерском вдхр. и оценить современное состояние её популяции.

Материалы и методы

Выгозерское вдхр. расположено на р. Нижний Выг, относящейся к бассейну Белого моря. Координаты его центра $63^{\circ}30'$ с. ш., $34^{\circ}49'$ в. д. Площадь водохранилища составляет 1251 км^2 , оно имеет очень изрезанную береговую линию и множество островов. Озеро разделяется на плёсы, или районы: мелководные южный и юго-восточный, глубоководные центральный и северный (рис. 1). Средняя глубина водоёма – 5.8 м , максимальная – 25.0 м .

Вегетационный период длится со второй декады мая по ноябрь-декабрь. Максимальный прогрев поверхностного слоя воды отмечается в конце июля. В глубоководных районах водохранилища наблюдается летняя стратификация. Из-за большой заболоченности водосбора вода обладает высокой цветностью до $60\text{--}95$ град. По содержанию биогенных элементов и биологическим показателям экосистема озера характеризуется как мезотрофная. В северном районе зимой отмечается дефицит кислорода в придонных слоях [Озёра Карелии..., 2013].

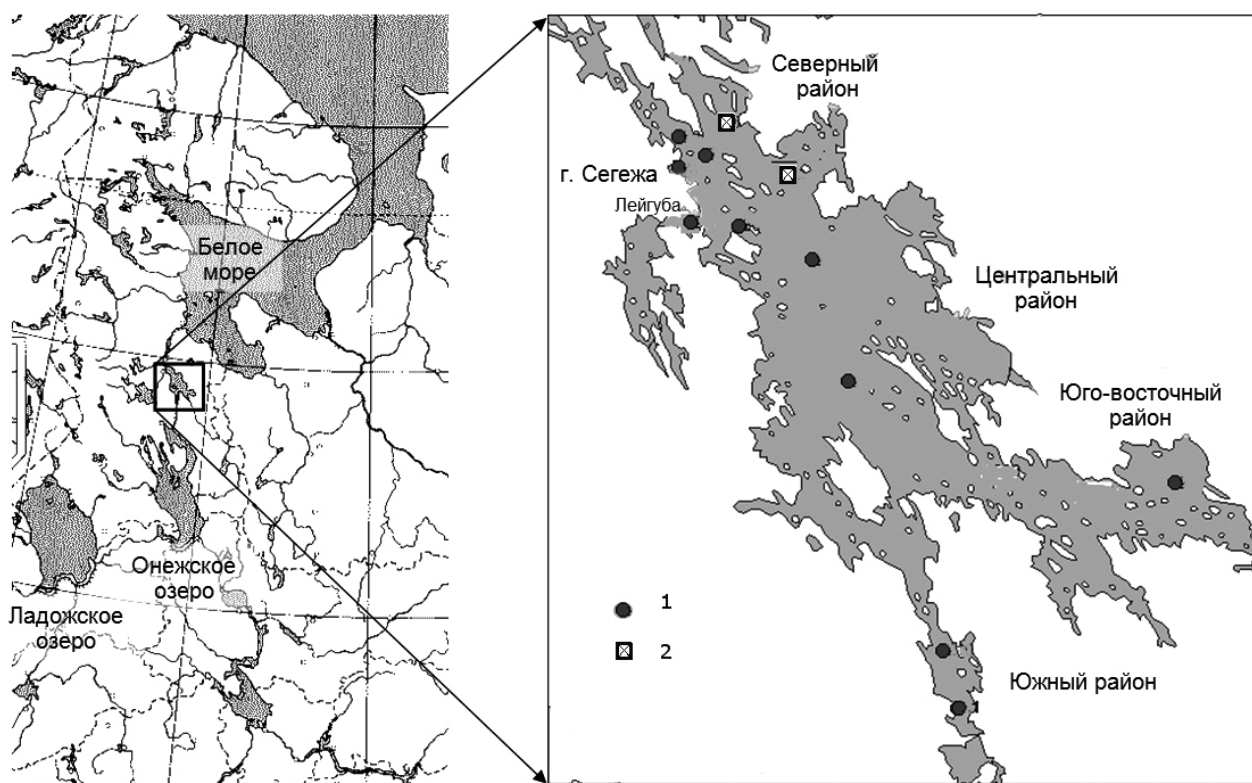


Рис. 1. Выгозерское водохранилище и схема станций летом 2011 и 2017 гг. 1 – *Kellicottia bostoniensis* обнаружена; 2 – не обнаружена.

В работе использованы материалы комплексных гидробиологических исследований Выгозерского вдхр., проводимых в рамках программы биомониторинга водоёмов Республики Карелия с 1992 г. [Куликова, 1998, 2007], а также данные летних съёмок 3–5 августа 2011 и 14–16 августа 2017 гг.

Отбор проб и камеральная обработка производились общепринятыми методами [Методические..., 1982]. Пробы зоопланктона отбирались с помощью количественной сети Джеди с диаметром 18 см и размером пор 0.1 мм. Станции глубже 5 м облавливались фракционно по слоям (0–5, 5–10 и 10–дно). Пробы на литорали отбирались путём фильтрации 100 л воды через сеть (размер пор 0.1 мм). Фиксация производилась 4%-м формалином.

Вся первичная и интегральная информация по зоопланктону была организована в Базу Данных «Зоопланктон Выгозерского водохранилища» [Сярки, Куликова, 2017].

Результаты и обсуждение

Биомониторинг Выгозерского вдхр. начался в 1992 г. [Куликова, 1998, 2007], и во время исследования зоопланктона чужеродные виды отмечены не были. В обзоре зоопланктона Выгозерского вдхр. Т.П. Куликовой [2010] *K. bostoniensis* также упомянута не была. Впервые она была обнаружена автором в пробах во второй декаде июля 2007 г. Затем единичные особи встречались летом 2008 и 2009 гг. [Сярки, 2015б].

Заметное увеличение численности и распространения *K. bostoniensis* по акватории водохранилища наблюдалось в начале августа 2011 г. Чужеродная коловратка была отмечена в северной части, а также в мелководном южном и юго-восточном участках водохранилища. Численность её местами достигала 200 экз./м³. В пробах отмечались самки с яйцами, что свидетельствовало об устойчивом характере развития летних популяций в пелагиали. В то же время она не была встречена в литоральной зоне водохранилища и в его притоках [Березина и др., 2015; Комулайнен и др., 2015].

Исследования августа 2017 г. показали, что *K. bostoniensis* распространилась по всему водохранилищу кроме самой северо-восточной

его части. Распределение по численности этой коловратки было неравномерным. Так на двух станциях в центральном районе водохранилища и на двух – в северной его части были отмечены единичные экземпляры, составляющие менее 100 экз./м³. В мелководной южной части плотность вселенца достигала 550 экз./м³. Максимальная его численность 780 экз./м³ (2.8% общей численности зоопланктона) отмечалась в маленьком заливе Лейгуба на западном берегу северного Выгозера. И в южной части, и в заливе Лейгуба в популяциях были встречены самки с яйцами.

Определённой закономерности в вертикальном распределении чужеродной коловратки выявить не удалось. На станциях с глубиной более 10 м она встречалась в различных слоях. Интересно, что в северной части, на станции с максимальной глубиной (23 м), наблюдалось скопление коловратки в слое 10–22 м, где было сосредоточено более 90% её абсолютной численности, и плотность достигла 360 экз./м³, что составляло почти 6% общей численности зоопланктона в пробе.

Развитие и размножение популяций *K. bostoniensis* пока зафиксировано только в июле и августе, то есть в периоды максимального развития зоопланктона. Для подтверждения её натурализации необходимо обнаружение коловратки в другие периоды годового цикла, что требует дальнейших исследований.

Аборигенный вид *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) является одним из доминантов зоопланктона карельских озёр. Он круглый год встречается в планктоне практически всех озёр Карелии [Кутикова, 1970; Куликова, 2017]. В Выгозерском вдхр. в период массового развития её плотность может достигать 10–13 тыс. экз./м³, что может составлять от 10 до 20% общей численности зоопланктона.

В период исследований 2017 г. численность коловратки *K. longispina* колебалась в центральном и северном участках водохранилища от 1 до 2 тыс. экз./м³, в южной части – от 4 до 7 тыс. экз./м³. На её фоне доля чужеродного вида была невелика. При наличии в пробе обоих видов численность *K. longispina* превышала численность *K. bostoniensis* в мелко-

водной южной части водохранилища в 13–15 раз, в центральной – в 30–38 раз, а в северном Выгозере на станциях с глубинами более 15 м – в 76–77 раз. В месте максимального развития вида-вселенца в Лейгубе его численность была только в 5 раз меньше, чем у *K. longispina* (0.78 и 4.0 тыс. экз./м³, соответственно). Эти соотношения указывают на то, что в настоящее время аборигенный вид *K. longispina* имеет явные преимущества перед вселенцем, особенно в районах с глубинами более 10 м. Возможно, адаптация к условиям водохранилища *K. bostoniensis* ещё не закончилась, и в дальнейшем её роль в зоопланктоне изменится.

В работе Ждановой с соавторами [Zhdanova et al., 2016], посвящённой распространению коловратки *K. bostoniensis* указано, что ее ареал в России ограничивается 62° с.ш. В сопредельной Финляндии коловратка отмечена в озёрах Валкеа-Котинен (Valkea-Kotinen, N61°14') [Keskitalo et al., 1998] и Тарьянневеси (Tarjannevesi, N62°07') [Eloranta, 1988], которые также расположены южнее Выгозерского вдхр.

Таким образом, согласно последним данным, северная часть Выгозерского вдхр. (N63°48.7') пока является самым северным местом обнаружения *K. bostoniensis* и первым водоёмом, относящимся к бассейну Белого моря. После первой встречи её в водохранилище коловратке понадобилось 10 лет для распространения по всей акватории.

Ближайшим водоёмом, где отмечена эта чужеродная коловратка, является Онежское оз. Пока здесь найдены единичные экземпляры в литоральной и прибрежной зоне крупных северо-западных заливов [Сярки, 2015а]. Выгозерское вдхр. находится на северном участке Беломоро-Балтийского канала (ББК) и принадлежит бассейну Белого моря, а Онежское оз. относится к балтийскому бассейну. Вода из южной части канала через водораздел не попадает в водохранилище, поэтому коловратка не могла попасть туда с течениями. Кроме того, в Повенецком заливе Онежского оз., где начинается ББК *K. bostoniensis* не обнаружена.

Попадание вселенца в водохранилище могло происходить двумя способами: с перелётными птицами и водным транспортом.

Выгозерское вдхр. расположено на путях беломоро-балтийского пролётного миграционного пути и является его ключевой территорией. Совершающие сезонные миграции водоплавающие птицы останавливаются на отдых и кормёжку, используя акваторию и прибрежную зону водохранилища [Хохлова, Артемьев, 2003; Миграции..., 2016]. Весной птицы пролетают через водоёмы Ленинградской и Вологодской областей, где *K. bostoniensis* уже обнаружена, и могут переносить её яйца или взрослых особей [Zhdanova et al., 2016].

Возможно, также коловратка была занесена с балластными водами кораблей. Выгозерское вдхр. является частью Беломоро-Балтийского канала (ББК) и транспортной артерией с активным движением пассажирских и грузовых судов.

Заключение

Американская коловратка *K. bostoniensis* впервые была найдена в Выгозерском вдхр. в июле 2007 г. К 2017 г. она распространилась на большей части акватории водохранилища и образовала летние популяции. Коловратка могла попасть в водоём в результате случайной интродукции мигрирующими птицами или с балластными водами судов, проходящих по ББК.

Аборигенная коловратка *K. longispina* превосходит по численности *K. bostoniensis* в глубоководной северной части озера в 76–77 раз. В других районах при уменьшении глубин и увеличении трофности её преимущество снижается до 13–15 раз, а в небольшом затишном заливе – до 5 раз.

Выгозерское вдхр. является самой северной точкой ареала *K. bostoniensis* и первым из водоёмов бассейна Белого моря.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках темы Госзадания Федерального исследовательского центра «Карельского научного центра Российской академии наук» Института водных проблем Севера «Эволюция озёрно-речных систем Севера России. Реакция озёр на антропогенное

воздействие, изменения климата в Северном полушарии», номер государственной регистрации АААА-А17-117040610312-0

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Березина Н.А., Шаров А.Н., Тимакова Т.М., Сярки М.Т., Губелит Ю.И., Жакова Л.В., Петухов В.А. Сластина Ю.А. Структура литоральных водных сообществ Выгозерского водохранилища в современных условиях // Крупнейшие озёра-водохранилища северо-запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 329–336
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. М: Научный мир, 2004. С. 71–83.
- Комулайнен С.Ф., Круглова Ф.Н., Барышев И.А. Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища // Крупнейшие озёра-водохранилища северо-запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 337–342
- Крупнейшие озёра-водохранилища северо-запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 375 с.
- Куликова Т.П. Северное Выгозеро, река Нижний Выг и озеро Воицкое. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 115–119.
- Куликова Т.П. Северное Выгозеро и озеро Воицкое. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 152–158.
- Куликова Т.П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 325 с.
- Куликова Т. Зоопланктон водных объектов Республики Карелия (Россия). История изучения, основные направления исследований, видовой состав, библиография. LAMBERT Academic Publishing, 2017. 125 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Макарцева Е.С., Родионова Н.В. Первые находки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в озёрах Ладожском и Охотничьем // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Минск: Издат. центр Белорусского гос. ун-та, 2011. С. 222.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос.НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.
- Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные / Под ред. Г.А. Носкова, Т.А. Рымкевич, А.Р. Гагинской. СПб.: Изд-во АНО ЛА «Профессионал», 2016. 656 с.
- Озёра Карелии. Справочник / Под ред. Н.Н. Филатова, В.И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. 464 с.
- Сярки М.Т. Современное состояние и изменение экосистемы Онежского озера (Верхне-Свицкого водохранилища). Зоопланктон // Крупнейшие озёра-водохранилища северо-запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015а. С. 121–127.
- Сярки М.Т. Выгозеро (Выгозерско-Ондское водохранилище). Зоопланктон // Крупнейшие озёра-водохранилища северо-запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015б. С. 283–288.
- Сярки М.Т., Куликова Т.П. Зоопланктон Выгозерского водохранилища. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2017620556. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU). Дата регистрации в Реестре баз данных 23 мая 2017 г.
- Теканова Е.В., Лозовик П.А., Калинин Н.М., Куликова Т.П., Полякова Т.Н., Рябинкин А.В., Сластина Ю.Л., Тимакова Т.М., Чекрыжева Т.А. Современное состояние и трансформация северной части Выгозерского водохранилища // Труды КарНЦ РАН, 2011. № 4. С. 50–56.
- Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Общая характеристика орнитофауны // Разнообразие биоты Карелии: виды, сообщества, формирование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 139–150.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Золотарева Т.В., Кудрин И.А. Североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в планктонных сообществах водоёмов

- Нижегородской области (Европейская Россия) // Озёра Евразии: проблемы и пути их решения. Мат. II Междунар. конф. (19–24 мая 2019 г.). Казань: Изд-во Академии наук РТ, 2019. Ч. 2. С. 359–363.
- Arnemo R., Berzins B., Gronberg B., Mellgren I. The Dispersal in Swedish Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria) // Oikos. 1968. Vol. 19. No. 2. P. 351–358.
- Bezerra-Neto J.F., Aguila L.R., Landa G.G., Pinto-Coelho R.M. The exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the zooplankton community in a tropical reservoir // Lundiana. 2004. Vol. 5. No. 2. P. 151–153.
- Eloranta P. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a Plankton Rotifer Species New to Finland // Ann. Zool. Fennici. 1988. Vol. 25. P. 249–252.
- Keskitalo J., Salonen K., Holopainen A.L. Long-term fluctuations in environmental conditions, plankton and macrophytes in a humic lake, Valkea-Kotinen // Boreal Environ. Res. 1998. Vol. 3. No. 3. P. 251–262.
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N.G., Lobunicheva E.V., Rodionova N.V., Shurganova G.V., Kulakov D.V., Il'in M.Yu. Distribution and ways of dispersion of American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 4. P. 308–320.

THE INVASION OF THE AMERICAN ROTIFER *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) INTO VYGOZERSKY RESERVOIR (REPUBLIC OF KARELIA)

© 2019 Syarki M.T.

Institute of Northern Waters of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
(NWPI KarRC RAS) Petrozavodsk, 185030, Russia;
e-mail: MSyarki@yandex.ru

The American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in the Vygozersky reservoir, which is still its most northern habitat in Russia, is found. The Vygozersky reservoir is located at 63° north latitude and refers to the White Sea catchment basin. It is a part of the White Sea-Baltic Channel (BBK). The first single individual of *K. bostoniensis* was noted in July 2007. In the summer of 2011 rotifers were found in the pelagic zone of almost all lake regions, but were absent in the littoral zone and in the reservoir inflows. Rotifers occurred in all areas of the reservoir in August 2017 and their number had grown up to 100–780 ind./m³. The number of aboriginal species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) was 5–76 times greater than that of invasive rotifers in dependence on conditions. The rotifer invasion into the Vygozersky reservoir could occur by bird migrations or water transport. The reservoir is a key area along the White Sea-Baltic span and migration routes. At the same time, the reservoir is a part of the BBK with active water transport traffic.

Key words: invasions, distribution of species, basin of the White Sea, zooplankton, rotifers.

УДК 591.531.1:581.524.2:581.573:594.382

ИЗУЧЕНИЕ СПОСОБНОСТИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ИСПОЛЬЗОВАТЬ В ПИЩУ ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РОДА *SOLIDAGO* (*S. CANADENSIS*, *S. GIGANTEA*)

© 2019 Устинова Е.Н.

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

Поступила в редакцию 12.12.2018. После доработки 16.07.2019. Принята к публикации 21.08.2019

Для успешного распространения во вторичном ареале инвазионные виды должны преодолеть биотическое сопротивление среды, которое могут эффективно оказывать неспециализированные фитофаги. Мы провели серию лабораторных экспериментов по изучению способности использовать в пищу инвазионные виды золотарника (*Solidago canadensis* L. и *S. gigantea* Aiton) такими фитофагами-генералистами, как наземные моллюски. На стеблях и листьях золотарников было обнаружено значительное количество наземных моллюсков шести видов, однако результаты лабораторных экспериментов показали, что большинство из них не способны употреблять это растение в пищу, а *Fruticicola fruticum* (O. F. Müller) (Bradybaenidae) и *Deroceras* sp. (Agriolimacidae), хотя потенциально и могут питаться золотарником, но не выбирают его при наличии альтернатив. Таким образом, в природных популяциях улитки и слизни оказывают незначительное влияние на жизнедеятельность *S. canadensis* и *S. gigantea* и не способны подавлять экспансию данных видов.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Solidago canadensis*, *Solidago gigantea*, биотическое сопротивление, фитофагия.

Введение

Два близких инвазионных вида *Solidago gigantea* Aiton и *Solidago canadensis* L. (Asteraceae), имеющие естественный ареал на территории Северной Америки, в последние десятилетия активно встраиваются в экосистемы с умеренным климатом по всему земному шару и считаются одними из самых агрессивных интродуцированных видов в Европе [Виноградова и др., 2009]. *S. gigantea* и *S. canadensis* оказывают отрицательное влияние на сообщество, вытесняя местные виды растений и снижая биоразнообразие [Weber, Jakobs, 2005; Kabuce, Priede, 2010].

Одним из распространённых объяснений успешности инвазионных растений на территории их вторичного ареала является гипотеза ухода от врагов («enemy release hypothesis»), которая заключается в предположении, что чужеродные растения обладают защитными

механизмами от аборигенных фитофагов-генералистов, а их специализированные фитофаги отсутствуют во вторичном ареале [Simberloff, Rejmanek, 2011]. Во вторичном ареале на золотарнике можно обнаружить большое разнообразие насекомых, однако воздействие насекомых-фитофагов на инвазионные виды золотарника незначительно [Jakobs et al., 2004; Weber, Jakobs, 2005; личные наблюдения]. Это может быть связано с тем, что большинство видов, обнаруженных на золотарнике во вторичном ареале, являются неспециализированными фитофагами [Jobin et al., 1996, Ando et al., 2010].

Однако для успешного преодоления биотического сопротивления среды вид должен также эффективно противостоять фитофагам-генералистам [Morrison, Nau, 2011]. Именно неспециализированные виды фитофагов чаще всего могут быть способны питаться чуже-

родными растениями, оказывая биотическое сопротивление интродуцированным видам [Pearson et al., 2011].

Целью данной работы стало изучение способности использовать в пищу инвазионные виды золотарника такими фитофагами-генералистами, как наземные моллюски, сведения о которых практически отсутствуют в известных нам работах по изучению фитофагов золотарника. Только в работе швейцарских ученых [Jobin et al., 1996] имеется упоминание об улитках семейств Agriolimacidae и Helicidae, которые потребляли более 30% растительной биомассы в одной из исследуемых точек, оставляя серьёзные повреждения, по крайней мере, на половине листьев побега. При этом в других точках потеря биомассы в результате деятельности фитофагов была не более 5%.

Влияние наземных моллюсков на растительное сообщество может быть намного выше, чем влияние насекомых-фитофагов [Rees, Brown, 1992], а, следовательно, они могут играть большую роль в подавлении экспансии инвазионных видов. В связи с этим изучение пищевых связей этих двух групп организмов представляется важной задачей инвазионной биологии.

Методика

Учёты улиток и слизней на листьях и стеблях золотарников (*S. gigantea*, *S. canadensis*) проводили в летние сезоны 2017 и 2018 гг. в разное время дня и при различных погодных условиях в разных точках Московской обл.: железнодорожный переезд в г. Реутов (N55°46.275'; E37°52.163'); городской пустырь в г. Реутов (N55°46.089'; E37°51.301'); ж/д станция Апрелевка на линии Москва – Калуга Московской железной дороги в Наро-Фоминском р-не (N55°33.239'; E37°04.516'), пассажирская платформа Правда Ярославского направления Московской железной дороги в Пушкинском районе, ж/д станция Купавна Горьковского направления Московской железной дороги в Ногинском р-не (N55°45.105'; E37°07.592'); дачный участок в Никольско-Архангельском микрорайоне г. Балашиха (N55°46.031'; E37°54.234'). Все исследованные точки пред-

ставляют собой антропогенно нарушенные местообитания с протяженными монодоминантными зарослями *S. gigantea* и отдельными кустами *S. canadensis*. Обнаруженных моллюсков определяли до вида или до рода (для слизней) при помощи определительной таблицы А.А. Шилейко [1982]. Для определения янтарок (сем. Succineidae) проводили вскрытие – было вскрыто четыре улитки, все из которых оказались наиболее распространенным в Московской обл. видом *Succinea putris* (L.), в связи с чем всех обнаруженных янтарок относили именно к этому виду, не проводя вскрытие.

Чтобы определить степень участия данных моллюсков в повреждении золотарника, для дальнейшего содержания в искусственных условиях в 2017 г. с *S. gigantea* было собрано 10 особей *S. putris*, 5 – *Trochulus hispidus* (Hygromiidae), 3 – *Euomphalia strigella* (Hygromiidae), 5 – *Deroceras* sp. (Agriolimacidae) и 5 – *Fruticicola fruticum* (Bradybaenidae). Улиток содержали в течение 32 суток в отдельных садках объёмом от 3 до 18 л в зависимости от количества, размера и двигательной активности представителей вида. В садках поддерживалась высокая влажность и раз в сутки или двое обновлялась свежая растительность.

Для улиток, которые могли питаться золотарником, изучались их предпочтения при наличии альтернативных растений помимо золотарника. Каждый раз в качестве кормового растения использовались *S. gigantea* и одно или два других растения на выбор (снять обыкновенная *Aegopodium podagraria* L., дудник лесной *Angelica sylvestris* L., борщевик Сосновского *Heraclium sosnowskyi* Manden., борщевик сибирский *H. sibiricum* L., пастернак полевой *Pastinaca sativa* L. (Apiaceae), бодяк полевой *Cirsium arvense* (L.) Scop., одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Webb., мать-и-мачеха обыкновенная *Tussilago farfara* L. (Asteraceae), щавель конский *Rumex confertus* Willd. (Polygonaceae), люпин многолистный *Lupinus polyphyllus* Lindl. (Fabaceae), крапива двудомная *Urtica dioica* L. (Urticaceae), недотрога мелкоцветковая *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae), ива *Salix alba* (Salicaceae)).

Выбор данных видов обусловлен тем, что именно эти растения произрастали рядом с зарослями золотарника, с которых были собраны улитки.

Листья повреждённых растений сканировались на принтере в чёрно-белом формате, затем с помощью программы Adobe Photoshop CS6 измеряли количество пикселей и по этим данным определяли площадь поражения (предварительно рассчитав сколько пикселей содержится в 1 см²), а также общую площадь листьев данного растения для определения доли съеденного листа.

Для двух следующих экспериментов собрали 10 особей *Fr. fruticum*, поскольку только этот вид улиток показал способность оставлять значительные повреждения на листьях золотарника.

Для изучения предпочтений *S. gigantea* или *S. canadensis* кустарниковыми улитками *Fr. fruticum* кормили их листьями этих двух растений и сравнивали площадь повреждений. Для этого эксперимента использовали листья с растений двух видов, произрастающих совместно, чтобы исключить влияние различной концентрации микроэлементов. На 20-й день эксперимента, когда улитки перестали питаться, подкормили их грибами маслятами (*Suillus* sp.: Basidiomycota, Boletales).

Учитывали изменение площади поражения при безальтернативном кормлении *Fr. fruticum* листьями *S. gigantea* в течение 29 дней. Перед началом эксперимента улиток в течение суток кормили огурцами. Использовали листья с растений *S. gigantea*, растущих в разных точках. На 25-й день, когда улитки перестали оставлять повреждения на золотарнике, подкормили их грибами (*Suillus* sp.). Огурцы и грибы были выбраны в качестве субстрата для питания, так как активно поедались улитками и не входили в их естественный рацион.

С целью проверки гипотезы о необходимости разнообразной диеты для моллюсков в 2018 г. собрали 5 особей *Fr. fruticum* и 10 особей *S. putris* и также учитывали изменение площади поражения листьев разных растений при кормлении только тремя видами (*U. dioica*, *A. podagraria*, *S. gigantea*). Крапива и сныть

были выбраны в качестве контроля в данном эксперименте, так как хорошо потреблялись улитками в предыдущих экспериментах и часто произрастали совместно с золотарником. Листья всех трёх видов растений обновляли ежедневно.

Результаты

В 2017 г. на листьях и стеблях инвазионных золотарников *S. gigantea*, *S. canadensis* обнаружили пять видов наземных моллюсков из четырёх семейств: *Fruticola fruticum* (O. F. Müller) (Bradybaenidae), *Succinea putris* (L.) (Succineidae), *Trochulus hispidus* (L.), *Eumphalia strigella* (Draparnaud) (Hygromiidae), *Deroceras* sp. (Agriolimacidae). В 2018 г. на золотарнике были обнаружены те же самые четыре вида улиток, но не было обнаружено слизней *Deroceras* sp. Кроме того, несколько раз на листьях золотарника встречались улитки *Cepaea nemoralis* (L.), не встречавшиеся в предыдущем году.

Из шести собранных с золотарника видов в лабораторных условиях только кустарниковые улитки *Fr. fruticum* и слизни *Deroceras* sp. оставляли повреждения на листьях *S. gigantea*. Остальные улитки при наличии в качестве пищи только золотарника умирали или впадали в длительную спячку. При этом другими растениями при содержании в тех же условиях они могли питаться и поддерживать тем самым свою жизнедеятельность.

Несмотря на способность кустарниковых улиток и слизней *Deroceras* sp. питаться золотарником, они не часто выбирают его при наличии альтернатив (рис. 1). В течение эксперимента (32 суток) у них каждый день была возможность питаться золотарником, однако *Fr. fruticum* оставляли на нём повреждения только в 12 случаях из 32 (37.5%), а *Deroceras* sp. только в 7 (21.9%). При этом максимальная доля поражения от общей площади листа составила всего 5.2%, в то время как для таких растений, как *C. arvense*, *T. farfara*, *H. sibiricum*, *U. dioica*, *P. sativa* эта величина превысила 50%.

При безальтернативном кормлении золотарником *Fr. fruticum* наблюдалось сильное

непостоянство в количестве съеденной пищи, однако в целом, после 12-го дня улитки стали потреблять значительно меньшее количество *S. gigantea* и к 23-му дню вообще перестали питаться (рис. 2). На 25-й день улиткам предложили грибы (*Suillus* sp.), которыми они активно питались, а в последующие дни снова проявили интерес к золотарнику.

При предоставлении кустарниковым улиткам выбора между двумя видами золотарника не обнаружили значимых различий в площади поражений разных видов золотарника ($p = 0.744$ в парном критерии Вилкоксона), однако в пятый день по неизвестным причинам они

активно потребляли *S. gigantea* (рис. 3): всего за 24 дня наблюдения было съедено 2.3 см^2 *S. gigantea* и 1.03 см^2 *S. canadensis*.

При предоставлении улиткам *S. putris* и *Fr. fruticum* выбора из трёх видов растений (*U. dioica*, *A. podagraria*, *S. gigantea*) в течение 16 дней они активно потребляли крапиву и оставляли на сныти только незначительные повреждения, а золотарник вообще практически не употребляли в пищу (табл.). Критерий Фрийдмана для сравнения связанных по дням выборок площади поражения трёх видов растений показал значимые различия и для *S. putris* ($p < 0.001$), и для *Fr. fruticum* ($p < 0.001$).

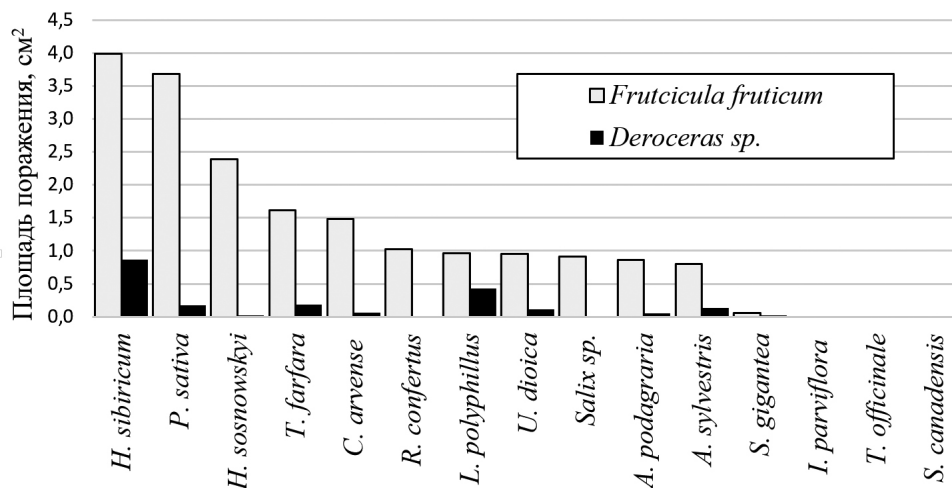


Рис. 1. Площадь повреждения моллюсками *Fruticula fruticum* и *Deroceras sp.* листьев различных растений в расчёте на 1 особь за сутки.

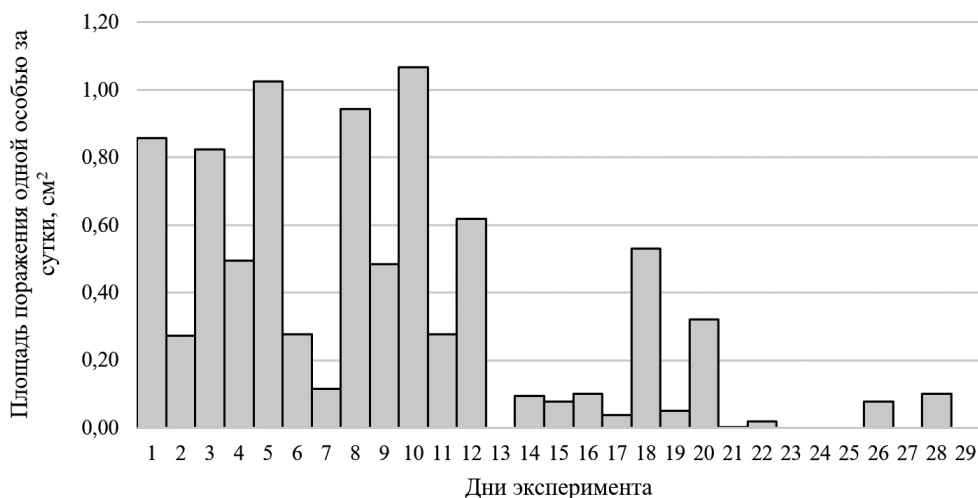


Рис. 2. Изменение площади поражения листьев *S. gigantea* при безальтернативном кормлении *Fr. fruticum* в расчёте на одну особь за сутки. *В 25-й день подкармливали улиток грибами.

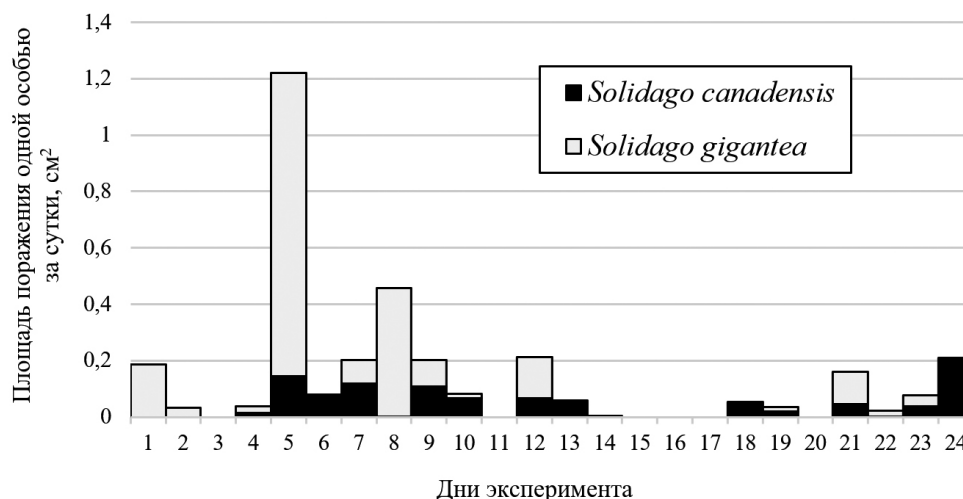


Рис. 3. Площади поражения листьев *S. canadensis* и *S. gigantea* улитками *Fr. fruticum* в расчёте на одну особь за сутки. *В 20-й день подкармливали улиток грибами.

Парный критерий Вилкоксона показал (в качестве поправки на множественные сравнения использовали поправку Бонферрони), что для обоих видов моллюсков данные различия обусловлены тем, что они активнее поедали крапиву ($p < 0.001$ для сравнения крапивы со снытью и с золотарником обоих видов моллюсков).

Обсуждение

На стеблях и листьях золотарников (*S. canadensis* и *S. gigantea*) было обнаружено значительное количество наземных моллюсков шести видов, но только два вида (*Fr. fruticum* и *Deroceras* sp.) оставляли повреждения на золотарнике в лабораторных условиях. Такое несоответствие расположения улиток на растениях и выбора пищи согласуется с литературными данными. В Нидерландах при изучении встречаемости улиток *Cepaea nemoralis* (L.) на

различных растениях и анализе содержимого их пищеварительных трактов [Wolda et al., 1971] было обнаружено, что хоть для многих растений и существует высокая вероятность того, что обнаруженные на нём моллюски употребляют его в пищу, но существуют и исключения. Например, улитки часто сидят на таких растениях как *Aegopodium podagraria* L., *Calystegia sepium* (L.) R.Br. и *Phragmites communis* Trin., но редко используют их в пищу. С другой стороны, на излюбленных кормовых объектах *Urtica dioica* L. и *Ranunculus repens* L. эти улитки встречались гораздо реже [Wolda et al., 1971]. Одним из объяснений частого присутствия улиток на неиспользуемых в пищу растениях может служить то, что такие растения могут использоваться в качестве укрытий или источников воды. Например, улитки *Fr. fruticum* часто располагаются на не кормовых растениях *Heracleum sibiricum* L. и *Angelica*

Таблица. Суммарная площадь повреждения листьев (см²) различных растений улитками *S. putris* и *Fr. fruticum* за 16 дней в расчёте на одну улитку. В скобках приведена доля повреждения данного вида растения от суммарной площади повреждения всех трёх видов

| Растение | <i>Succinea putris</i> | <i>Fruticicola fruticum</i> |
|------------------------------|------------------------|-----------------------------|
| <i>Urtica dioica</i> | 10.14 (97.8%) | 22.06 (96.1%) |
| <i>Aegopodium podagraria</i> | 0.22 (2.1%) | 0.86 (3.7%) |
| <i>Solidago gigantea</i> | 0 (0%) | 0.04 (0.2%) |

palustris (Besser) Hoffm, в пазухах которых скапливается дождевая вода [Снегин, 2005], однако золотарник, по нашим наблюдениям, не способен служить резервуаром воды.

При изучении пищевых предпочтений пяти видов улиток в Греции [Hatzioannou et al., 1994] было выявлено, что наличие соответствия между относительным обилием различных улиток на конкретном растении и относительное количество этого растения в экскрементах данных улиток меняется в течение года. Авторы данного исследования тоже указывают высокую долю крапивы в пищевом рационе улиток и отмечают, что улитки чаще всего располагаются на наиболее обильно представленных в сообществах видах растений в независимости от использования их в пищу.

Улитки, как правило, вообще не используют зелёные растения в качестве основного источника питания. Только крапива и мхи могут составлять значительную часть диеты [Speiser, 2001]. Золотарник как раз часто произрастает совместно с крапивой, что может объяснять частую встречаемость улиток на его листьях и стеблях.

Однако в ходе нашего исследования в лабораторных условиях *Fr. fruticum* показала потенциальную возможность питаться зелёными листьями растений, в том числе и золотарником. *Deroceras* sp. тоже оставлял погрызы на листьях золотарника, но эти повреждения были совсем незначительны. К тому же при наличии альтернатив оба этих вида моллюсков отдавали предпочтение растениям других видов. Доля потребления *S. gigantea* относительно суммарного потребления всех предложенных растений для *Fr. fruticum* составила лишь 0.32%, а для *Deroceras* sp. – только 0.09%.

Переносить результаты лабораторных экспериментов на естественные популяции необходимо с осторожностью, так как моллюски могут демонстрировать неестественное поведение в лабораторных условиях, а химические свойства растений могут изменяться после их сбора [Speiser, 2001]. Однако результаты наших экспериментов позволяют заключить, что золотарник хоть и потенциально является

кормовым растением, но в природных условиях не употребляется в пищу. Этот вывод подтверждает также практически полное отсутствие каких-либо повреждений на листьях инвазионных золотарников, даже при наличии на них большого количества улиток или слизней. Для определения пищевых предпочтений улиток в естественных условиях необходимо проводить анализ экскрементов, собранных в природных популяциях особей [Speiser, 2001].

Согласно литературным данным, наземные моллюски нуждаются в разнообразной диете и не могут длительное время питаться только одним видом. В обзоре Б. Шпайзера [Speiser, 2001] приводятся данные о предпочтительном использовании смешанной диеты для роста *Sarasinula plebeia* (Fischer) (Vaginulidae), *Ariolimax columbianus* Gould (Ariolimacidae), а также для семейств Milacidae и Arionidae. В естественных условиях 89% исследованных особей *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae) употребляли более чем один вид пищи [Speiser, Rowell-Rahier, 1993]. В лабораторных условиях *A. arbustorum* съедала большее количество пищи, когда ей последовательно предлагали растения двух разных семейств, чем при питании на одном виде растений. С другой стороны, если растения принадлежали одному семейству, то количество съеденного материала не отличалось от безальтернативной диеты [Speiser, Rowell-Rahier, 1993].

В нашем эксперименте *Fr. fruticum* при питании исключительно листьями *S. gigantea* сначала достаточно активно потребляла данное растение, но количество съеденного материала было очень непостоянным. Если в один из дней съедалось большое количество золотарника, то на следующий день это количество было пониженным (выявленная автокорреляция имеет краевую значимость: $p = 0.059$; Spearman $R = 0.374$). Такая нерегулярность в питании описана для слизней *Deroceras reticulatum* (O. F. Müller) и *Arion distinctus* Mabilie при добавлении в их корм моллюскоцидов [Bailey, Wedgwood, 1991]. Возможно, золотарник также содержит токсичные для улиток вещества, и они питаются им только при голодании. В состоянии голода многие улитки проявляют

нехарактерное пищевое поведение [Speiser, 2001]. *Agriolimax caruanae* Pollonera при наличии выбора не использует в пищу *Poa annua* L., но начинает потреблять его после голодания в течение 66 часов [Dirzo, Harper, 1980].

После 12-го дня безальтернативной золотарниковой диеты *Fr. fruticum* сильно снизили количество потребляемого золотарника, стали чаще прятаться в раковину, а к 22 дню и вовсе перестали питаться. Только после подкормки грибами улитки снова стали оставлять повреждения на золотарнике, но не такие серьёзные, как в начале.

С другой стороны, эксперимент по кормлению улиток тремя видами растений показал, что улитки *S. putris* и *Fr. fruticum* длительное время способны питаться крапивой, не снижая количество потребления данного вида, и редко выбирают сныть и золотарник в качестве альтернативы. Площадь повреждения крапивы значимо больше, чем двух других предлагаемых улиткам видов.

Можно предложить и другое объяснение неравномерному распределению количества съеденного материала. Кустарниковые улитки *Fr. fruticum* могут образовывать скопления на травянистой растительности, но определённый тип растительности является лишь потенциальной экологической нишей, потому что не во всех местообитаниях с одинаковым растительным покровом наблюдаются скопления данных улиток [Зейферт, Хохуткин, 2009]. Это связывают с различной концентрацией микроэлементов в растениях, потенциально пригодных в пищу. Было показано, что распределение улиток *S. putris* и *Fr. fruticum* в массивах крапивы связано с неодинаковым минеральным составом растений [Жулидов, 1980]. Поскольку в нашем эксперименте использовались листья *S. gigantea*, произрастающих в разных точках, то, возможно, всплески потребления связаны с повышенным содержанием некоторых химических элементов.

Как уже было отмечено выше, комбинированная диета из растений одного семейства, обладающих сходным химическим составом, не имеет преимуществ перед безальтернативной диетой [Speiser, Rowell-Rahier, 1993]. Ре-

зультаты нашего эксперимента по кормлению *Fr. fruticum* листьями канадского и гигантского золотарников согласуются с данным положением. Как и в случае безальтернативной диеты, кустарниковые улитки сначала потребляли различное количество золотарника, но постепенно шло общее снижение количества потребляемой пищи. Это логично, учитывая, что биохимический состав двух близких видов должен быть сходен, по крайней мере, имеются данные об отсутствии достоверных отличий по качественному и количественному составу фенольных соединений между двумя видами инвазионных золотарников [Акимова и др., 2008], а работ, выявляющих какие-либо различия в биохимическом составе, нам неизвестно. Содержание кремния, который может влиять на физические характеристики листьев и, соответственно, на предпочтения моллюсков, в инвазивных видах золотарников также не отличается [Акимова и др., 2008].

В ходе полевых исследований разных авторов [напр., Speiser, Rowell-Rahier, 1993; Hatzioannou et al., 1994] была выявлена зависимость между обилием кормового растения и его долей в рационе брюхоногих. Однако наши результаты показывают, что широко представленный в сообществах золотарник мало потребляется моллюсками. Причиной этого может служить низкое содержание в золотарнике питательных веществ или наличие отпугивающих компонентов. Было показано, что для *D. reticulatum* таким отпугивающим веществом может служить латекс [Dussourd, Eisner, 1987], содержание которого в золотарнике настолько велико, что в СССР его завезли в качестве перспективного каучуконосного растения [Волховская, 1937]. Ещё для видов рода *Solidago* отмечено высокое содержание кремния [Акимова и др., 2008], что также может влиять на предпочтения моллюсков. Так, *D. reticulatum* реже выбирали листья *Oryza sativa* L. (Poaceae) с высоким содержанием кремния [Wadham, Parry, 1981].

Важно отметить, что даже если моллюски в природных популяциях оставляют повреждения на золотарнике, это не обязательно несёт отрицательный эффект для жизнедеятель-

ности данного растения. Во-первых, даже в лабораторных условиях моллюски поражают лишь небольшую часть листа, что, скорее всего, не имеет значительного эффекта для жизнедеятельности золотарника. Во-вторых, погрызы листьев хоть и могут замедлять рост и влиять на размер растения, но крайне редко приводят к смерти растения [Dirzo, Harper, 1980]. Такое влияние может быть даже благоприятным для растений, образующих плотные монодоминантные заросли, поскольку снижает интенсивность конкуренции между особями. Например, в популяциях *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. (Brassicaceae), подверженных влиянию слизней *A. caruanae*, выживаемость растений была выше, чем в популяциях без *A. caruanae*, где высокая конкуренция приводила к высокой смертности [Dirzo, Harper, 1980].

Заключение

Успешность *S. canadensis* и *S. gigantea* как инвазионных видов может быть связана с тем, что при внедрении в новую экосистему данные виды не встречают биотического сопротивления среды. Даже такие неспециализированные фитофаги, как наземные моллюски, хотя потенциально и могут питаться золотарником, но не выбирают его при наличии альтернатив. Судя по всему, в природных популяциях улитки и слизни оказывают незначительное влияние на жизнедеятельность *S. canadensis* и *S. gigantea* и не способны подавлять экспансию данных видов. В результате инвазия золотарника может не только вытеснять аборигенные виды растений, но и нарушать трофическую структуру экосистемы и негативно сказываться на различных звеньях пищевой цепи.

Благодарности

Автор выражает благодарность С.Н. Лысенкову (каф. биологической эволюции МГУ) за ценные советы при работе с рукописью, К.Б. Поповой (каф. геоботаники МГУ) за определение ивы, а также В.В. Марьянскому (каф. гидробиологии МГУ) и Е.В. Шикову за сведения о биологии наземных моллюсков.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Ч. 2 № ЦИТИС ААА-А-А16-116021660031-5.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Акимова А.О., Виноградова Ю.К., Колесников М.П. Содержание фенольных соединений и кремния в некоторых видах рода *Solidago* L. // Интродукция нетрадиционных и редких растений. Материалы VIII Междунар. конф. Мичуринск-наукоград, 2008. С. 13–15.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Волховская У.В. Золотарник (Итоги интродукции) // Труды Интродукционного питомника субтропических культур СССР. Глав. упр. субтропич. культур и Всес. ин-т растениеводства. Сухуми: Тип. изд-ва газ. «Сов. Абхазия» и «Апсны Капш», 1937. Вып. 8. 42 с.
- Жулидов А.В. О концентрации брюхоногих (Mollusca, Pulmonata) на участках крапивы с повышенным содержанием некоторых химических элементов // Вестник зоологии. 1980. № 2. С. 78–79.
- Зейферт Д.В., Хохуткин И.М. Экология кустарниковой улитки *Fruticicola fruticum* // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 92 с.
- Снегин Э.А. Эколого-генетические аспекты расселения *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в элементах лесостепного ландшафта // Экология. 2005. № 1. С. 39–47.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 144–169.

- Ando Y., Utsumi S., Ohgushi T. Community structure of insect herbivores on introduced and native *Solidago* plants in Japan // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2010. Vol. 136. No. 2. P. 174–183.
- Bailey S.E.R., Wedgwood M.A. Complementary video and acoustic recordings of foraging by two pest species of slugs on non-toxic and molluscicidal baits // *Annals of applied biology*. 1991. T. 119. No. 1. P. 163–176.
- Dirzo R., Harper J.L. Experimental studies on slug-plant interactions: II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua* // *The Journal of Ecology*. 1980. P. 999–1011.
- Dussourd D.E., Eisner T. Vein-cutting behavior: insect counterploy to the latex defense of plants // *Science*. 1987. Vol. 237. No. 4817. P. 898–901.
- Jakobs G., Weber E., Edwards P.J. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range // *Diversity and Distributions*. 2004. Vol. 10. No. 1. P. 11–19.
- Jobin A., Schaffner U., Nentwig W. The structure of the phytophagous insect fauna on the introduced weed *Solidago altissima* in Switzerland // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1996. Vol. 79. No. 1. P. 33–42.
- Hatzioannou M., Eleutheriadis N., Lazaridou-Dimitriadou M. Food preferences and dietary overlap by terrestrial snails in Logos area (Edessa, Macedonia, Northern Greece) // *Journal of Molluscan Studies*. 1994. Vol. 60. No. 3. P. 331–341.
- Kabuce N., Priede N. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Solidago canadensis*. (Электронный документ) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. 2010 // (<https://www.nobanis.org>). Проверено 10.04.2019.
- Morrison W. E., Hay M. E. Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve // *PLoS One*. 2011. T. 6. No. 3. C. e17227.
- Pearson D.E., Callaway R.M., Maron J.L. Biotic resistance via granivory: establishment by invasive, naturalized, and native asters reflects generalist preference // *Ecology*. 2011. T. 92. No. 9. C. 1748–1757.
- Rees M., Brown V.K. Interactions between invertebrate herbivores and plant competition // *Journal of Ecology*. 1992. Vol. 80. No. 2. P. 353–360.
- Simberloff D., Rejmanek M. *Encyclopedia of Biological Invasions*. Berkeley, Calif.: University of California Press, 2011. 765p.
- Speiser B. Food and feeding behaviour // *The biology of terrestrial mollusks* / Ed. G.M. Barker. CABI, New York, USA, 2001. P. 259–288.
- Speiser B., Rowell-Rahier M. Does the land snail *Arianta arbustorum* prefer sequentially mixed over pure diets? // *Functional ecology*. 1993. Vol. 7. No. 4. P. 403–410.
- Wadham M.D., Parry D.W. The silicon content of *Oryza sativa* L. and its effect on the grazing behaviour of *Agriolimax reticulatus* Müller // *Annals of Botany*. 1981. Vol. 48. No. 3. P. 399–402.
- Weber E., Jakobs G. Biological flora of central Europe: *Solidago gigantea* Aiton // *Flora-morphology, distribution, functional ecology of plants*. 2005. Vol. 200. No. 2. P. 109–118.
- Wolda H., Zweep A., Schuitema K.A. The role of food in the dynamics of populations of the landsnail *Cepaea nemoralis* // *Oecologia*. 1971. Vol. 7. No. 4. P. 361–381.

**THE ABILITY OF TERRESTRIAL MOLLUSKS
OF THE MOSCOW REGION TO FEED ON INVASIVE
SPECIES OF THE GENUS *SOLIDAGO*
(*S. CANADENSIS*, *S. GIGANTEA*).**

© 2019 Ustinova E.N.

Biological Faculty of M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia;
e-mail: Ustinolena@ya.ru

For successful distribution in the secondary range, invasive plant species must overcome the biotic resistance of environment, which can be effectively made by the unspecialized herbivores. We conducted a series of laboratory experiments to study the ability of such generalist phytophages as terrestrial mollusks to feed on the invasive goldenrod species (*Solidago canadensis* L. and *S. gigantea* Aiton). A significant number of terrestrial mollusks of six species were found on the stems and leaves of the goldenrods, but most of them were unable to feed on those plants in the laboratory. *Fruticicola fruticum* (O. F. Müll) (Bradybaenidae) and *Deroceras* sp. (Agriolimacidae) are able to feed on the goldenrods, but they do not choose them when have alternatives. Most likely, in natural populations snails and slugs have little effect on the vital activity of *S. canadensis* and *S. gigantea* and are not capable of suppressing the expansion of these species.

Key words: terrestrial mollusks, *Solidago canadensis*, *Solidago gigantea*, biotic resistance, herbivory.