

ISSN 1996–1499

2020 №1



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

Редакционная коллегия

к.б.н., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С., д.б.н., 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, РИНЦ.*

Адрес: Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

тел. (495) 954-75-53; факс (495) 954-55-34;

E-mail: invasjour@sevin.ru

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

Содержание

<i>Голуб В.Б., Аксёненко Е.В., Соболева В.А., Корнев И.И.</i> НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ТРОПИЧЕСКОГО ПОСТЕЛЬНОГО КЛОПА <i>CIMEX HEMIPTERUS</i> И АМЕРИКАНСКОГО ХВОЙНОГО КЛОПА <i>LEPTOGLOSSUS OCCIDENTALIS</i> (НЕТЕРОПТЕРА: CIMICIDAE, COREIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	2
<i>Зуб Л.Н., Прокопук М.С.</i> ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИЙ МАКРОФИТОВ В ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СРЕДНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ (УКРАИНА)	8
<i>Курина Е.М.</i> ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА В ЗАЛИВАХ ВОДОХРАНИЛИЩ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОЁМОВ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ)	20
<i>Перевертин К.А., Раваидех Ш., Заец В.Г., Козлов Д.Н., Васильева Н.А., Васильев Т.А.</i> РОЛЬ ТЕРМОАДАПТАЦИИ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ТОМАТНОЙ МИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ <i>TUTA ABSOLUTA</i>	30
<i>Ронжина Д.А.</i> ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ИНВАЗИОННЫХ И АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ РОДА <i>EPILOBIUM</i> В ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СВЯЗАНА С ФУНКЦИОНАЛЬНЫМИ ОСОБЕННОСТЯМИ РАСТЕНИЙ	38
<i>Тамулёнис А.Ю., Гагаев С.Ю., Стратаненко Е.А., Зуев Ю.А., Потин В.В.</i> ИНВАЗИЯ ПОЛИХЕТЫ <i>LAONOME XEPROVALA</i> VICK & BASTROP, 2018 (SABELLIDAE, POLYCHAETA) В УСТЬЯ РЕК ЛУГА И ХАБОЛОВКА (ЛУЖСКАЯ ГУБА, ФИНСКИЙ ЗАЛИВ)	52
<i>Травина О.В., Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Шевченко А.Р., Соколова С.Е., Кошелева А.Е., Овчинников Д.В.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ <i>DREISSENA</i> <i>POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) В ПЕРИФЕРИЙНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА	61
<i>Шаловенков Н.Н.</i> ТЕНДЕНЦИИ ВСЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА В ЧЁРНОЕ МОРЕ	72

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ТРОПИЧЕСКОГО ПОСТЕЛЬНОГО КЛОПА *CIMEX HEMIPTERUS* И АМЕРИКАНСКОГО ХВОЙНОГО КЛОПА *LEPTOGLOSSUS OCCIDENTALIS* (HETEROPTERA: CIMICIDAE, COREIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2020 Голуб В.Б.^{а,*}, Аксёненко Е.В.^{а,**}, Соболева В.А.^{а,*},
Корнев И.И.^{б,***}

^а Воронежский государственный университет, Воронеж 394018, Россия;

^б Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова,
Воронеж 394087, Россия;

e-mail: *v.golub@inbox.ru; **entoma@mail.ru; ***karanichvania@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2019. После доработки 31.01.2020. Принята к публикации 11.02.2020.

Два чужеродных вредных вида, тропический постельный клоп *Cimex hemipterus* (Fabricius, 1803) (Cimicidae) и американский хвойный клоп *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Coreidae), впервые указаны из Воронежской области (города Воронежа). Дан ключ для идентификации *C. hemipterus* и космополитного обыкновенного постельного клопа *C. lectularius* Linnaeus, 1758. Вид *Leptoglossus occidentalis* в лесостепной зоне европейской части России обитает в городских условиях, но не был обнаружен в природных экосистемах этого региона.

Ключевые слова: *Cimex hemipterus*, *Leptoglossus occidentalis*, Heteroptera, Воронеж, чужеродные виды, первые региональные указания.

Введение

Среди множества чужеродных видов насекомых и других членистоногих, появившихся в последние два-три десятилетия на территории России, особое значение имеют виды-инвадеры, представляющие интерес как вредители культурных и дикорастущих растений, а также в медицинском аспекте. К таким чужеродным видам, несомненно, относится тропический постельный клоп *Cimex hemipterus* (Fabricius, 1803) (Cimicidae), первое указание которого с территории России появилось в 2016 г. [Гапон, 2016]. Этот очень многочисленный и вредоносный вид в настоящее время широко распространён на разных континентах вследствие чрезвычайно развившихся по всему миру транспортных связей. Изучение распространения тропического постельного клопа, биологических взаимоотношений с космополитным видом *C. lectularius* Linnaeus, 1758 и возможностей борьбы с ним – насущные задачи практической энтомологии. Обязатель-

ные условия решения этих вопросов – знание морфологических различий между двумя близкими видами и умение оперативно проводить идентификацию выявленных в помещениях постельных клопов.

Активное расширение ареала американского хвойного клопа *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Coreidae) в Европе в последние десятилетия также представляет собой серьёзную проблему в лесной энтомологии и защите леса в связи с высокой вредоносностью вида при его массовом размножении. Вид внесён в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза, утверждённый Решением Совета Евразийской экономической комиссии от 30 ноября 2016 г., № 158 (с изменениями на 30 марта 2018 г.).

Д.А. Гапоном [Гапон, 2012] проведён анализ темпов и условий расширения ареала этого вида, обнаруженного первоначально на территории России на Северном Кавказе и в Крыму. Представляется необходимым дальнейшее

изучение распространения этого вредоносного вида на северо-восток Европы.

Материал и методы

Морфологические признаки тропического постельного клопа *C. hemipterus* изучались нами на основе материала, предоставленного в 70%-м спирте жильцами одного из собственных домов, расположенных в частном секторе г. Воронежа. Кроме того, выслушивались жалобы жильцов собственных домов о многочисленности в последнее время постельных клопов и их высокой активности в дневное время суток, что свидетельствует о присутствии тропического постельного клопа. Морфологические признаки космополитного *C. lectularius* и других видов семейства Cimicidae изучались по материалам фондовой коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (далее – ЗИН); всего изучено более 100 экземпляров из различных пунктов бывшего СССР.

Американский хвойный клоп *L. occidentalis* (11 экз.) собран нами на территории дендрария Воронежского государственного лесотехнического университета на окраине г. Воронежа.

Фотографии клопов получены нами с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 и фотокамеры Nikon, с последующим совмещением снимков посредством программы Helicon Focus и обработкой финального изображения с использованием Adobe Photoshop CS5.

Собранный и обработанный материал хранится в коллекции кафедры зоологии и паразитологии Воронежского государственного университета. Часть материала передана на хранение в ЗИН.

Результаты и обсуждение

Cimicidae

Cimex hemipterus (Fabricius, 1803) –
тропический постельный клоп



Рис. 1–4. *Cimex hemipterus* (1, 2) (Воронеж) и *C. lectularius* (3, 4) (Бохтар, бывш. Курган-Тюбе, Таджикистан; материал ЗИН): 1, 3 – общий вид; 2, 4 – голова и переднеспинка. Стрелками показана ширина паранотумов. Ориг.

Литература: Garon, 2016.

Материал. Россия, город Воронеж, 25.07.2019, частный жилой дом, 4♂, 2♀, 5 личинок разного возраста, сборщик анонимный (рис. 1, 2).

Особенности морфологии. Основные внешние различия между тропическим *C. hemipterus* и космополитным постельным клопом, *C. lectularius* Linnaeus, 1758, указанные предыдущими авторами [Usinger, 1966; Garon, 2016], заключаются в относительной ширине переднеспинки (у *C. hemipterus* она менее чем в 2.5 раза шире своей длины, измеряемой вдоль средней линии; у *C. lectularius* она более чем в 2.5 раза шире своей длины) и ширине расширенных и уплощённых боковых краёв переднеспинки, или паранотумов (у *C. hemipterus* они значительно уже, чем у *C. lectularius*).

По результатам сравнительного анализа морфологических различий между двумя видами, выполненного первым автором с использованием коллекционного материала по *C. lectularius* в коллекции ЗИН и собранного материала по *C. hemipterus* в г. Воронеже, ниже приведён ключ для идентификации обоих видов, с уточнёнными морфологическими различиями (рис. 1–4). В связи с тем, что в ключе впервые использованы результаты измерения основного диагностического признака (ширины паранотумов), он приводится на русском и английском языках для широкого его использования в практических целях.

Ключ для определения имаго *Cimex hemipterus* и *C. lectularius*

- 1(2). Паранотумы (расширенные и уплощённые боковые края переднеспинки, без учёта выступающих боковых участков диска переднеспинки) узкие, в самом широком месте уже глаза и составляют 0.50–0.75 его ширины (рис. 2); переднеспинка в 2.15–2.30 раза шире своей длины, измеряемой вдоль средней линии. Длина тела 4.2–5.0 мм. Рис. 1..... *C. hemipterus*
- 2(1). Паранотумы очень широкие, их максимальная ширина в 1.7–2.0 раза больше ширины глаза (рис. 4); переднеспинка в 2.65–2.80 раза шире своей длины, измеряемой вдоль средней линии. Длина тела 4.0–6.0 мм. Рис. 3..... *C. lectularius*

Key to determination of *Cimex hemipterus* and *C. lectularius* imago

- 1(2). Paranota (expanded and flattened lateral margins of pronotum, apart from protruding lateral part of pronotal disc) narrow, at their widest place narrower than eye and amounting to 0.50–0.75 of its width (Fig. 2); pronotum 2.15–2.30 times as wide as its length measured along midline. Body length 4.2–5.0 mm. Fig. 1..... *C. hemipterus*
- 2(1). Paranota very wide, their maximum width in 1.7–2.0 times more than width of eye (Fig. 4); pronotum 2.65–2.80 times as wide as its length measured along midline. Body length 4.0–6.0 mm. Fig. 3..... *C. lectularius*

Примечание. В целом различия в ширине паранотумов личинок разных возрастов обоих видов соответствуют таковым имаго.

Распространение. Тропический по происхождению, *C. hemipterus* в результате непреднамеренного завоза в настоящее время широко распространён на разных континентах, включая, кроме тропиков Старого и Нового Света, территории умеренного и субтропического поясов Северного полушария: на Корейском полуострове, в Юго-Восточном Китае, Израиле, США (Флорида) [Péricart, 1996; Garon, 2016]. Из России вид прежде был указан для Москвы, Санкт-Петербурга, Смоленска и Саранска [Garon, 2016]. Таким образом, список городов России, в которых выявлен тропический постельный клоп *C. hemipterus*, расширяется; Воронеж к настоящему времени – наиболее южный известный пункт обнаружения кровососа в России.

Заметки по численности и биологии. По устным сообщениям сборщика изученного нами материала, а также пострадавшего от нападения клопов жильца другого частного дома в г. Воронеже, постельные клопы очень многочисленны и активны в дневное время суток, что не характерно для обыкновенного постельного клопа *C. lectularius*. Эта биологическая особенность присуща только *C. hemipterus*. Кроме того, всех особей *C. hemipterus* в заселённых домах Воронежа, по сообщению их жильцов, к настоящему времени полностью уничтожить не удаётся ввиду гораздо большей

устойчивости к пестицидам тропического вида по сравнению с обыкновенным *C. lectularius*.

Coreidae

Leptoglossus occidentalis Heidemann, 1910 – американский хвойный клоп

Литература: Гапон, 2012; Гниненко и др., 2014; Гапон и др., 2016.

Материал. Россия, город Воронеж, дендрарий Воронежского государственного лесотехнического университета, 51°43'3" 39°13'11", на почве и стене производственного строения, 4.10.2019 – 5♂, 5♀; 21.10.2019 – 1♂ (Корнев, Аксёненко) (рис. 5).

Распространение. Североамериканский по происхождению *L. occidentalis* в настоящее время, как чужеродный вид, широко распространён в Европе – от Ирландии, Швеции и юга Норвегии на севере до Средиземного моря на юге; известен также из Северо-Восточного Китая и Японии [Fent, Kment, 2011; Гапон, 2012; Catalogue of the Heteroptera..., 2013]. В пределах России указан из Ростовской области (Ростова-на-Дону), Крыма, Ставропольского и Краснодарского краёв и Северной Осетии



Рис. 5. *Leptoglossus occidentalis* (г. Воронеж): общий вид. Ориг.

– Алании [Гапон, 2012; Гниненко и др., 2014; Гапон и др., 2016]. Известен также из Абхазии и Южной Осетии [Гапон и др., 2016].

Прежнее наиболее северное местонахождение в европейской части России (г. Ростов-на-Дону) [Гапон, 2012] относится к степной зоне. Первое обнаружение вида в лесостепной зоне в пределах европейской части России (Воронеж располагается почти на 500 км севернее Ростова-на-Дону) указывает на значительное расширение вторичного ареала инвайдера на север. На возможность развития *L. occidentalis* в этой зоне ранее указывал Д.А. Гапон [Гапон, 2012]. При этом следует иметь в виду, что успешное развитие вида в лесостепи в настоящее время оказалось возможным в условиях города, где среднемесячные и суточные температуры выше по сравнению с таковыми в природных условиях вне города. В лесных массивах Воронежской области вид пока не обнаружен.

Заметки по биологии. Как известно, *L. occidentalis* трофически связан с целым рядом видов семейств Pinaceae и Cupressaceae [Werner, 2011; Fent, Kment, 2011; Гапон, 2012; Гниненко и др., 2014], питаясь соками их семян и вершинных побегов и причиняя при массовом размножении существенный вред. В дендрарии Воронежского лесотехнического университета имеется 11 видов семейства Pinaceae. Установить приуроченность *L. occidentalis* в период миграции на зимовку к какой-либо породе не удалось. Вероятнее всего, вид живёт на нескольких видах хвойных.

Выводы

Обнаружение в г. Воронеже в 2019 г. двух вредных видов, тропического постельного клопа *Cimex hemipterus* и американского хвойного клопа *Leptoglossus occidentalis*, свидетельствует о несомненном расширении их ареалов в европейской части России. Кроме Воронежа, *C. hemipterus* был зафиксирован в Санкт-Петербурге, Москве, Смоленске и Саранске [Гапон, 2016]. Северная граница вторичного ареала чужеродного *L. occidentalis*, по указаниям предыдущих авторов [Гапон, 2012; Гниненко и др., 2014; Гапон и др., 2016], в европейской части России проходила по степной

зоне (Ростовская область: Ростов-на-Дону). Прогноз Д.А. Гапона [2012] в отношении дальнейшего расширения ареала этого инвайдера в значительной степени оправдывается. В своём распространении в европейской части России он достиг уже лесостепной зоны (Воронеж). При этом его экологическая адаптация, как стратегия выживания в лесостепи, по крайней мере, в настоящее время заключается в заселении хвойных пород, произрастающих в городских условиях, более благоприятных по температурным показателям, по сравнению с таковыми природных лесных массивов.

Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 18-04-00464-а).

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

- Гапон Д.А. Первые находки североамериканского клопа *Leptoglossus occidentalis* Heid. (Heteroptera, Coreidae) на территории России и Украины, закономерности его распространения и возможности расширения ареала в Палеарктике // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91. № 3. С. 559–568.
- Гапон Д.А., Бусарова Н.В., Комаров Ю.Е. Новые находки американского хвойного клопа *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) в России и на сопредельных территориях // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12, вып. 2. С. 221–222.
- Гниненко Ю.И., Гапон Д.А., Щуров В.И., Бондаренко А.С. Сосновый семенной клоп *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera, Coreidae) появился в России // Защита и карантин растений. 2014. № 6. С. 38–40.
- Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region, 6 (Supplement). (Aukema B., Rieger Chr. and Rabitsch W. Eds). Entomological Society, Amsterdam, Netherland. 2013. 629 p.
- Fent M., Kment P. First record of the invasive western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Turkey // North-Western J. Zool. 2011. Vol. 7. No. 1. P. 72–80.
- Гапон Д.А. First records of the tropical bed bug *Cimex hemipterus* (Heteroptera: Cimicidae) from Russia // Zoosystematica Rossica. 2016. Vol. 25. No. 2. P. 239–242.
- Péricart J. Family Cimicidae Latreille, 1802 – bed-bugs // In: Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region, 2 (Aukema B. & Rieger C. Eds). Entomological Society, Wageningen, Netherland, 1996. P. 141–144.
- Usinger R.L. Monograph of Cimicidae (Hemiptera – Heteroptera). Thomas Say Foundation, VII. Entomological Society of America, College Park, MD, 1966. 585 p.
- Werner D.J. Die amerikanische Koonoferen-Samen-Wanze *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) als Neozoon in Europa und in Deutschland: Ausbreitung und Biologie // Entomologie heute. 2011. Vol. 23. P. 31–68.

**NEW DATA ON THE DISTRIBUTION
OF THE TROPICAL BED BUG *CIMEX HEMIPTERUS* AND
THE WESTERN CONIFER SEED BUG *LEPTOGLOSSUS
OCCIDENTALIS* (HETEROPTERA: CIMICIDAE, COREIDAE) IN
THE EUROPAEAN PART OF RUSSIA**

© 2020 Golub V.B.^{a, *}, Aksenenko E.V.^{a, **}, Soboleva V.A.^{a, *},
Kornev I.I.^{b, ***}

^a Voronezh State University, Voronezh, 394018 Russia;

^b G.F. Morozov Voronezh State University of Forestry and Technologies,
Voronezh, 394087 Russia.

e-mail: *v.golub@inbox.ru; **entoma@mail.ru; ***karanichvania@mail.ru

Two alien harmful species, the tropical bed bug *Cimex hemipterus* (Fabricius, 1803) (Cimicidae) and the western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Coreidae), are recorded from the Voronezh Oblast (Voronezh city) for the first time. A key for the identification of *C. hemipterus* and the cosmopolitan bed bug *C. lectularius* Linnaeus, 1758 is given. *L. occidentalis* lives in urban conditions in the forest-steppe zone of the European part of Russia, but it was not found in natural ecosystems there.

Key words: *Cimex hemipterus*, *Leptoglossus occidentalis*, Heteroptera, Voronezh, alien species, first regional records.

ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИЙ МАКРОФИТОВ В ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СРЕДНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ (УКРАИНА)

© 2020 Зуб Л.Н.*, Прокопук М.С.**

Институт эволюционной экологии Национальной академии наук Украины, Киев, 03143, Украина
e-mail: *lesyazub2@gmail.com; **maryanaprokopuk406@gmail.com

Поступила в редакцию 01.08.2019. После доработки 18.02.2020. Принята к публикации 25.02.2020.

Представлены результаты исследований особенностей инвазий чужеродных видов макрофитов в гидросеть среднего течения р. Днепр, которые в настоящее время стали заметной составляющей зарослевой зоны этих водных экосистем. Установлены региональные особенности экологии, биотопической приуроченности и эколого-ценотической стратегии чужеродных видов.

Ключевые слова: чужеродные виды, макрофиты, Среднее Приднестровье.

Введение

Водные пути, благодаря сетевой структуре коммуникаций, азональности, определённой однородности экологических условий и повсеместной трансформации, являются удобными инвазионными коридорами. Основным путём проникновения чужеродных гидробионтов из Черноморско-Каспийского региона в Западную Европу и Балтийское море и наоборот служит Центральноевропейский миграционный коридор [Vij de Vaate et al., 2002; Ketelaars, 2004; Panov et al., 2009], проходящий по бассейнам рек Днепр, Припять и Висла. Этот путь в составе меридионального Днепроовского и широтного Полесского экокоридоров полностью пересекает Украину с запада на восток и с севера на юг. Вследствие этого только за последние 20–30 лет в водные экосистемы страны проникло более 100 чужеродных видов гидробионтов [Жукинский и др., 2008]. И если инвазиям беспозвоночных и рыб посвящён целый ряд научных публикаций, то вопросы исследования видов-вселенцев высших водных растений, путей их расселения и региональных особенностей стратегии поведения остаются недостаточно изученными.

В центральной части Днепроовского миграционного коридора находится Среднее Приднестровье – историко-географический регион, объединяющий долину р. Днепр в админи-

стративных границах Киевской и Черкасской областей (по: [Чопик и др., 1998]). Регион характеризуется длительным хозяйственным освоением территории, что вызвало существенную антропогенную трансформацию биоты. Её проявлениями являются процессы синантропизации и адвентизации растительного покрова [Протопопова и др., 2014]. В регионе расположен ряд крупных городских агломераций (города Киев, Черкассы, Кременчуг), которые также можно рассматривать как источники фитоинвазий [Протопопова и др., 2014]. Все водные биотопы Среднего Приднестровья на современном этапе характеризуются определённой степенью трансформации и гемеробности (например, р. Днепр здесь представлена каскадом из трёх водохранилищ: Киевского, Каневского и Кременчугского, а многочисленные малые реки также зарегулированы). Именно эти факторы и определяют биотическое многообразие высших водных растений, заселяющих мелководья, вызывая превалирование эвритопных видов, выпадение целого ряда стенотопных и появление нового, чужеродного компонента.

Материалы и методика

В основу работы положены результаты полевых исследований, выполненных в течение 2013–2018 гг. на водных объектах гидросети

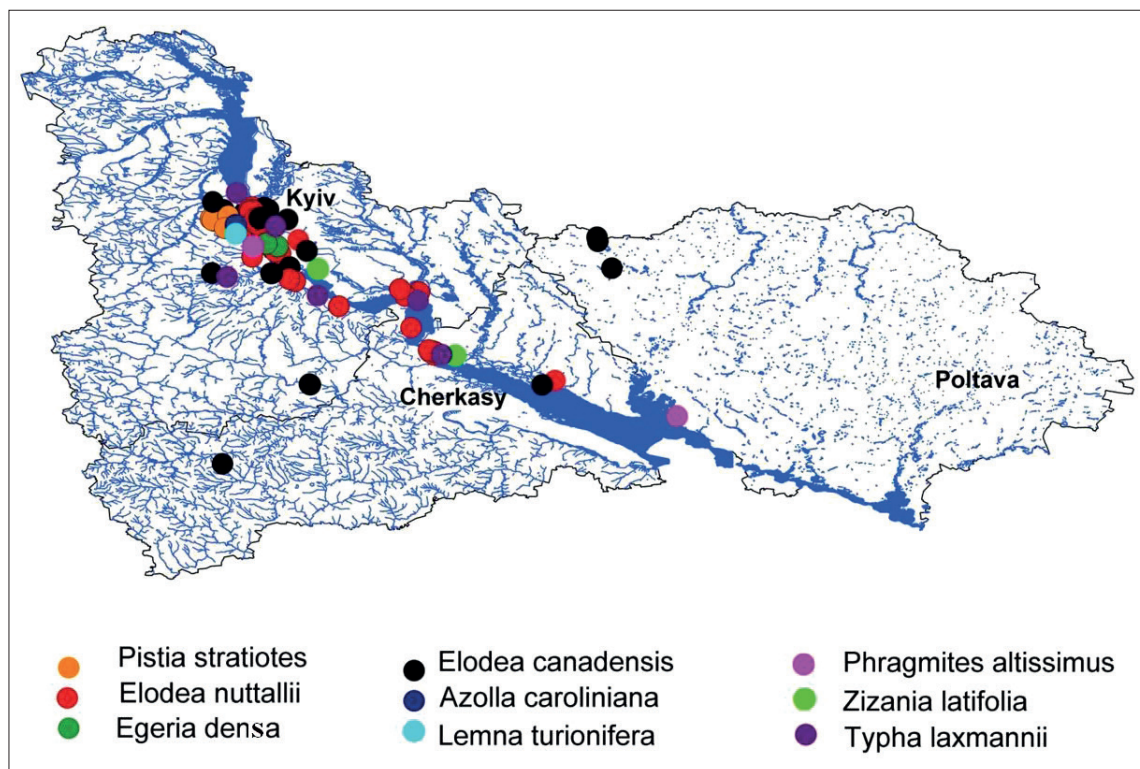


Рис. 1. Распространение чужеродных видов макрофитов в водоёмах Среднего Приднепровья.

Среднего Днепра. Исследованиями были охвачены 70 водоёмов в черте г. Киева и его окрестностях, два водохранилища на р. Днепр (Каневское и Кременчугское), 4 водохранилища на р. Рось (Белоцерковское верхнее, Богуславское, Стеблевское и Корсунь-Шевченковское), а также 20 малых рек. В 68 водоёмах были обнаружены локалитеты чужеродных видов макрофитов (рис. 1).

Исследования проведены по общепринятым в гидробиологии методикам [Катанская, 1981; Щербаков, 2003]. Растительность описывалась с указанием процента общего проективного покрытия водоёма, а также проективного покрытия почвы (ПП) каждого вида. Флора макрофитов рассматривалась в объёме, принятом В.М. Катанской: изучались гидрофиты (собственно настоящие водные растения) и гелофиты (прибрежно-водные или воздушно-водные растения). Виды гидрофиты и гидро-мезофиты, произрастающие в зоне уреза воды или временного затопления, не рассматривались. Изучение чужеродных видов базировалось на общей методике полевых исследований видов-антропофитов [Бурда, 2011]. С целью анализа некоторых показателей экологиче-

ских условий биотопов колориметрическим методом (DR/890 Colorimeter) определялось содержание биогенных элементов (NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-}) в приповерхностном горизонте воды, поскольку все изученные биотопы были мелководны. Пробы воды отбирались в период максимального развития высшей водной растительности (июль-август).

Результаты исследований и их обсуждение

В настоящее время в пресноводных водоёмах и водотоках Украины зарегистрировано 19 видов чужеродных макрофитов (табл. 1) [Протопопова и др., 2014; Дубина и др., 2017], что составляет около 12% общего флористического списка высших водных растений Украины. Из них 7 видов макрофитов – совсем недавние вселенцы – со времени их первых находок прошло не более 10–15 лет [Бялт, Орлова, 2003; Чорна и др., 2006; Багацька, 2007; Єна, 2008; Лушпа, 2009; Борсукевич, 2010; Карпова, Клепещ, 2013; Орлов, Якушенко, 2013].

Чужеродные виды макрофитов сегодня являются заметной частью флоры высших водных растений Среднего Днепра, составляя почти 15% общего флористического списка.

Таблица 1. Чужеродные макрофиты Украины

Вид	Распространение			
	Украина		Среднее Приднестровье	
	XX в.	XXI в.	XX в.	XXI в.
1. <i>Acorus calamus</i> L.	+	+	+	+
2. <i>Azolla caroliniana</i> Willd.	+	+	–	+
3. <i>Azolla filiculoides</i> Lam.	+	+	–	–
4. <i>Caulinia graminea</i> (Delile) Tzvelev	–	+	–	–
5. <i>Egeria densa</i> Planch.	–	+	–	+
6. <i>Elatine hungarica</i> Moesz	+	+	–	–
7. <i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	+	+
8. <i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) H. St. John.	–	+	–	+
9. <i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr	–	+	–	–
10. <i>Lemna minuscula</i> Hertner	+	+	–	–
11. <i>Lemna turionifera</i> Landolt.	–	+	–	+
12. <i>Monochoria korsakowii</i> Regel et Maak	+	+	–	–
13. <i>Phragmites altissimus</i> (Benth.) Nabile	–	+	–	+
14. <i>Pistia stratiotes</i> L.	–	+	–	+
15. <i>Sagittaria latifolia</i> (Engelm.) J.G.Smith	+	+	–	–
16. <i>Sagittaria platyphylla</i> (Engelm.) J.G.Smith	+	+	–	–
17. <i>Typha laxmannii</i> Lepech.	+	+	–	+
18. <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf	+	+	+	+
19. <i>Vallisneria spiralis</i> L.	+	+	+	+

За последние 15–20 лет их видовое разнообразие выросло почти втрое (с 4 видов, которые отмечались для региональных флористических списков [Зеров, 1949; Корелякова, 1977; Корелякова, Горбик, 1989; Чопик и др., 1998] для середины-конца прошлого века, до 11 – на современном этапе [Прокопук, 2015]. Это такие

виды, как *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Egeria densa*, *Vallisneria spiralis*, *Pistia stratiotes*, *Lemna turionifera*, *Azolla caroliniana*, *Phragmites altissimus*, *Zizania latifolia*, *Typha laxmannii*, *Acorus calamus*. Все виды (за исключением *Acorus calamus*) являются неофитами (табл. 2). Только один вид *Zizania latifolia* был специально

Таблица 2. Основные характеристики чужеродных видов макрофитов Среднего Приднестровья

Вид	Время занесения	Способ занесения	Степень распространения, баллы*
<i>Acorus calamus</i>	археофит (XVI в.)	эргазиофит	2
<i>Azolla caroliniana</i>	эунеофит (2015)	ксенофит	1
<i>Egeria densa</i>	эунеофит (2004)	ксенофит	2
<i>Elodea canadensis</i>	неофит (1898)	ксенофит	3
<i>Elodea nuttallii</i>	эунеофит (2004)	ксенофит	3
<i>Lemna turionifera</i>	эунеофит (2014)	ксенофит	1
<i>Phragmites altissimus</i>	эунеофит (2011)	ксенофит	2
<i>Pistia stratiotes</i>	эунеофит (2006)	ксенофит	2
<i>Typha laxmannii</i>	эунеофит (1980-е)	ксенофит	3
<i>Vallisneria spiralis</i>	эунеофит (1970-е)	ксенофит	2
<i>Zizania latifolia</i>	эунеофит (1970-е)	эргазиофит	2

* Баллы: 1 – единичные находки, 2 – вид редкий, 3 – вид распространённый спорадически (локально), 4 – обычный вид, 5 – массовый вид.

интродуцирован с фитомелиоративной целью, остальные – появились в результате случайной интродукции. Семь видов – настоящие водные растения (гидрофиты). И если до недавнего времени большинство макрофитов-неофитов региона составляли североамериканские виды (*Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Azolla caroliniana*), то на современном этапе наблюдается активное проникновение видов более южных ареалов (*Egeria densa*, *Pistia stratiotes*).

Elodea canadensis, *Elodea nuttallii*, *Egeria densa* и *Pistia stratiotes* – виды, которые, по мнению ряда исследователей [Дубина и др., 2017], в Украине преодолели природный фитоценотический барьер и начали активную экспансию.

В условиях биотопов Среднего Приднестровья чужеродные макрофиты проявляют определённые региональные популяционные и фитоценотические особенности. К видам, которые натурализовались в условиях Среднего Приднестровья (Naturalized plants), мы относим *Vallisneria spiralis*, *Acorus calamus*, *Zizania latifolia*. Для них не отмечается современных инвазий (виды в течение последних 50 лет не увеличивают своих количественных показателей и не появляются в новых биотопах); они хорошо натурализовались в аборигенных фитоценозах, в регионе встречаются спорадически и проявляют себя как С- и S-стратеги, колонофиты и эпекофиты (табл. 3).

К этой группе для территории Среднего Приднестровья также следует отнести *Elodea*

canadensis – вид, который здесь отмечается уже более 130 лет. С момента первых находок он широко распространился по разнообразным биотопам днепровской гидросети, становясь обычным элементом сообществ макрофитов. Однако исследования последних лет показали значительное уменьшение ценоценотической активности вида. В частности, в ряде водоёмов г. Киева элодея канадская из ценозообразователя перешла к роли спорадически встречающегося вида в сообществах макрофитов (озёра Редькино, Вербное) [Прокопук, 2014; Zub et al., 2018] или полностью исчезла (Дидоровские пруды) [Зуб, Карпова, 2013], хотя ещё 20–25 лет назад формировала в этих водоёмах значительные по площади заросли. И хотя по эколого-фитоценоценотической стратегии вид можно отнести к С-стратегам, однако он чувствителен к антропогенной эвтрофикации воды [Макрофиты..., 1993], и при усилении последней, начинает выпадать из привычных фитоценозов. Это позволяет нам сделать вывод, что *Elodea canadensis* в условиях Среднего Приднестровья находится на этапе регрессивных изменений вторичного ареала.

Как «инвазионные вселенцы» (Invasive plants) в Среднем Приднестровье следует рассматривать *Typha laxmannii*, *Phragmites altissimus*, *Elodea nuttallii*, *Egeria densa* – виды, которые здесь не только поддерживают свои популяции, но и постепенно увеличивают как свою численность, так и количество локалитетов. Все они ведут себя как С- и RS-стратеги.

Таблица 3. Региональные особенности чужеродных видов макрофитов в условиях Среднего Приднестровья

Вид	Степень натурализации	Эколого-ценоценотическая стратегия	Инвазионный статус
<i>Acorus calamus</i>	агриофит	С-стратег	Naturalized plants
<i>Azolla caroliniana</i>	эфемерофит	CR-стратег	Casual alien plants
<i>Egeria densa</i>	колонофит	CR-стратег	Invasive plants
<i>Elodea canadensis</i>	агриофит	С-стратег	Naturalized plants
<i>Elodea nuttallii</i>	агриофит	CR-стратег	Invasive plants
<i>Lemna turionifera</i>	эфемерофит	CR-стратег	Casual alien plants
<i>Phragmites altissimus</i>	агриофит	С-стратег	Invasive plants
<i>Pistia stratiotes</i>	эфемерофит	CR-стратег	Casual alien plants
<i>Typha laxmannii</i>	эпекофит	RS-стратег	Invasive plants
<i>Vallisneria spiralis</i>	эпекофит	S-стратег	Naturalized plants
<i>Zizania latifolia</i>	колонофит	С-стратег	Naturalized plants

Распространение *Phragmites altissimus* и *Typha laxmannii* в Среднем Приднепровье – пример естественного проникновения видов южного флористического комплекса в более северные регионы, вызванного строительством каскада днепровских водохранилищ. Этот процесс аналогичен вселению в более верхние участки Днепра понто-каспийских элементов водной биоты, активизацию которого наблюдали в конце прошлого века [Плигин, Емельянова, 1989; Балашов и др., 2000]. Биотопической особенностью данных видов является их приуроченность к антропогенно-нарушенным и искусственным экотопам. К примеру, *Phragmites altissimus* отдаёт предпочтение водоёмам с усиленной рекреационной или техногенной нагрузкой [Карпова, Клепец, 2013], где способен конкурировать даже с сообществами *Phragmites australis*. *Typha laxmannii* обычен в зоне подтопления дренажных каналов, на обочинах строящихся дорог, берегозащитных мелководьях водохранилищ.

Инвазионные гидрофиты (*Elodea nuttallii* и *Egeria densa*) в условиях региона характеризуются CR-стратегией и активно расширяют границы своего вторичного ареала: от нескольких локалитетов первых находок видов, начиная с 2004 г. в Среднем Приднепровье [Чорна и др., 2006, Багацька, 2007, Старовойтова, 2012], мы в последние годы зафиксировали их распространение на 42 водных объектах (рис. 2).

Egeria densa, вероятнее всего, свой путь по Среднему Приднепровью начала в районе г.

Киева с мелиоративного канала Бортнической очистительной системы, где и была обнаружена в месте его соединения с р. Днепр в 2004 г. [Багацька, 2007]. За год вид был отмечен в 3 км ниже по течению р. Днепр, где его сообщества фиксировались в течение 2005–2006 гг. Большое расстояние между первой находкой вида (каскад прудов урочища «Максимова дача», окрестности г. Севастополя [Бялт, Орлова, 2003]) и водоёмами Киева свидетельствует о независимых очагах инвазий. Следует отметить, что *Egeria densa* пока так и «не перебралась» на правый берег Днепра. Все находки, как собственные [Прокопук, 2015, 2017a], так и других исследователей [Багацька, 2007; Старовойтова, 2012], были отмечены для водоёмов Левобережного Приднепровья (табл. 4). Нашими исследованиями не подтверждено наличие *Egeria densa* в верховьях Сульского залива Кременчугского водохранилища, где вид приводился М.С. Старовойтовой [Старовойтова, 2012].

Мы наблюдали ценозы с доминированием *Egeria densa* в мелиоративных каналах и пойменных водоёмах юго-восточных окраин города (формировались плотные монодоминантные заросли (ПП 80–90%) на песчаных прибрежных мелководьях глубиной до 1.0 м). Изредка в этих сообществах с ПП 20–30% развивался *Ceratophyllum demersum* L., в целом отмечалось от 3 до 18 видов макрофитов. Вид характеризовался флуктуационным характером ценозообразования (наблюдались

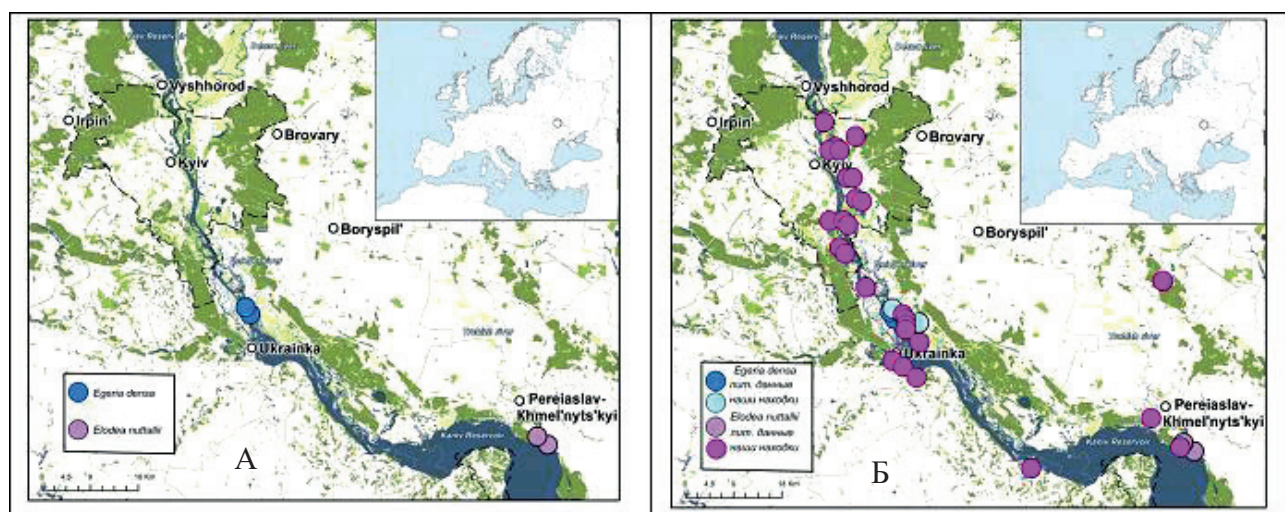


Рис. 2. Карты-схемы распространения *E. nuttalli*, *E. densa*: А) по литературным данным [Чорна, 2006; Багацька, 2007]; Б) по нашим исследованиям в Киевской обл. и г. Киеве.

Таблица 4. Исследованные локалитеты чужеродных видов макрофитов

Водные экосистемы	Присутствие, баллы*		
	<i>Egeria densa</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Elodea nuttallii</i>
Природные водотоки			
Каневское вдхр., Кийловские мелководья		1, +, 3, 4	1
р. Днепр, залив Галерный, г. Киев			r, +, 5
р. Днепр, о. Шелестов (Кременчугское вдхр.)			1, 3–5
устье р. Вита, г. Киев			1
р. Красная, Киевская обл., Обуховский р-н, с. Триполье			1, 3
р. Бобрлица, Киевская обл., Обуховский р-н, с. Халепья (урочище Коломыйщина)			2
р. Удай, Полтавская обл., сёла Леляки, Гурбинцы, Кроты, Великая Круча		1–3	
р. Рось, г. Богуслав			
р. Недра, г. Березань		3–5	4, 5
р. Бобровня			3, 5
р. Трубиж, устье, г. Переяслав-Хмельницкий			1–4
Венецианский пролив, г. Киев		3, 5	
устье р. Десенка г. Киев			r, 2, 3, 5
Каналы			
канал Бортничецкой станции аэрации, шлюз № 1	r, 4		
->- , шлюз № 2			r, +, 3, 4
->- , шлюз № 3			4, 5
->- , шлюз № 4			1, +
->- , шлюз № 5			r
канал по ул. Закревского, г. Киев		r, 2, 3	
канал вдоль Русановской набережной, г. Киев			r
декоративный канал на р. Стугна, г. Васильков		5	
Пойменные водоёмы			
оз. Вербное, г. Киев		r, 5	
оз. Редькино, г. Киев		1, 3	
оз. Минское, г. Киев		1, 4	
оз. Ярёмино, г. Киев			4
оз. Небреж, г. Киев		r	r
оз. Мартишив, г. Киев			2, 4
оз. Алмазное, г. Киев		r–3, 5	
оз. по ул. Пуховской		3, 5	
оз. Сребний Кол, г. Киев			r, 3–5
оз. Доманя, г. Киев		+	3–5
оз. Радунка, г. Киев		+	
оз. № 1, о. Труханов, р. Днепр, г. Киев		+	
оз. № 2, о. Труханов, р. Днепр, г. Киев			+
оз. Бабино, г. Киев		r	3, 4
оз. № 1 ЛЗ «Жуков остров», г. Киев		3–5	r
оз. Верхнее Выгуровское, г. Киев		3–5	r, 1–3
оз. Берёзка, окрестности г. Киева		r, 1, 5	r, 2–5
оз. Синее, г. Киев		+, 1, 2	
Пруды			
пруд в парке «Победы», г. Киев		r–3, 5	
Городской пруд, р. Коротунка, г. Киев		r	
Сапсаив пруд, р. Горенка		2	
пруд № 2, парк «Сырецкий гай», г. Киев		+, 1–3, 5	
пруд № 14, р. Нивка, г. Киев		1	
пруд в с. Буги, р. Горный Тикич		r	

* Баллы (по шкале Браун-Бланке): r – единичные экземпляры; «+» – ПП вида в ценозе <5%; 1 – 5–10%; 2 – 10–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – >75%.

вспышки массового развития и затухания, вплоть до полного временного исчезновения из гидрофитоценоза) [Прокопук, 2017б]. В условиях региона исследований вегетация вида начинается довольно поздно: массовое развитие сообществ наблюдается в конце августа – начале сентября, когда вода прогревается выше +20 °С.

Elodea nuttallii в Среднем Приднестровье была зафиксирована в разнотипных водоёмах и водотоках придаточной системы Среднего Днестра (см. табл. 4) – в реках, заливах, пойменных водоёмах на мелководьях с глубинами 0.2–1.5 м, песчаными, илисто-песчаными донными отложениями. Наблюдались как единичные экземпляры в прибрежных наносах (р. Днестр, набережная г. Киева, побережье Каневского вдхр. в районе с. Бучак и др.), так и в виде плотных монодоминантных зарослей с ПП до 100% (реки Бобрлица, Карань, Десенка и др.). Вид предпочитает мезо-эвтрофные и эвтрофные, мало проточные биотопы. Формирует совместные ценозы (нередко – сменнодоминантные) с другими макрофитами (*Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden, *Lemna minor* L., *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum* L., реже – *Potamogeton perfoliatus* L.). Общее количество видов в ценозе варьирует от 3 до 16.

Обследуя локалитеты первых находок *Elodea nuttallii* в регионе (2001–2012 гг.), описанных Г.А. Чорной [Чорна и др., 2006] (залив «Куриное горло» Каневское вдхр.), мы подтвердили современное распространение вида. Для 4 точек, указанных М.С. Старовойтовой [Старовойтова, 2012] для Сульского залива Кременчугского вдхр., современное произрастание нами не подтверждено.

Для 29 водоёмов такие находки сделаны впервые. Мы видим чёткую тенденцию продвижения *Elodea nuttallii* вверх по Днестру (см. рис. 1), самые «высокие» точки распространения вида зафиксированы нами в устье р. Десны. Ожидаем в ближайшие годы его продвижения в деснянскую гидрологическую сеть, а также в верховья Киевского вдхр. Эвриотопность вида, его происхождение из региона с умеренным климатом, скорость современного распространения по водным объектам Среднего Приднестровья дают нам основание

рассматривать *Elodea nuttallii* как вид виолентно-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (CR-стратег), проявляющий себя как инвазийный.

Благодаря особенностям эколого-ценотической стратегии к натурализации в природные экосистемы Среднего Приднестровья способны все виды элодей. *Egeria densa*, которая пока проявляет себя как колонофит (популяция вида не вышла за пределы места своего вселения, однако возобновляется), в условиях современных изменений климата также имеет довольно значительные инвазионные возможности.

В Среднем Приднестровье биотопические предпочтения *Elodea nuttallii*, как и *Elodea canadensis*, находятся в пределах мезотрофных и мезо-эвтрофных вод. Как высокая концентрация соединений азота, так и избыток фосфора фосфатов выступали лимитирующим фактором для развития ценопопуляций данных видов (рис. 3). Для *Egeria densa* как условия пессимума можно рассматривать уменьшение содержания биогенов (в первую очередь, азотсодержащих). Но и *Egeria densa*, и *Elodea nuttallii*, экспансия которых по гидросети Украины началась совсем недавно, отличаются, в сравнении с *Elodea canadensis*, более широкой экологической валентностью относительно содержания в воде биогенов.

Как уже отмечалось, *Elodea nuttallii*, как и *Elodea canadensis*, в Среднем Приднестровье распространены в водных экосистемах всех гидрологических типов (природные водотоки, каналы, пойменные водоёмы) и трофических групп. Но, если наиболее продуктивные ценозы *Elodea canadensis* формировались в условиях лотических биотопов (каналы, реже – реки) и пойменных водоёмов, сохранивших естественный гидрологический режим (до 0.50 кг/м² сухой фитомассы), формирование высокопродуктивных ценопопуляций *Elodea nuttallii* (до 1.0 кг/м²) отмечено в изолированных эвтрофных водоёмах, утративших гидрологическую связь с основной рекой. В Европе ценопопуляции вида с самой стабильной фитомассой (достигает 0.3 кг/м²) отмечены в реках и заливах [Pot, Heerdt, 2009]. Подтвердился известный факт о том, что рост *Elodea nuttallii* стимулируется избытком азота [Dendene et al., 1993], однако при условии значительного

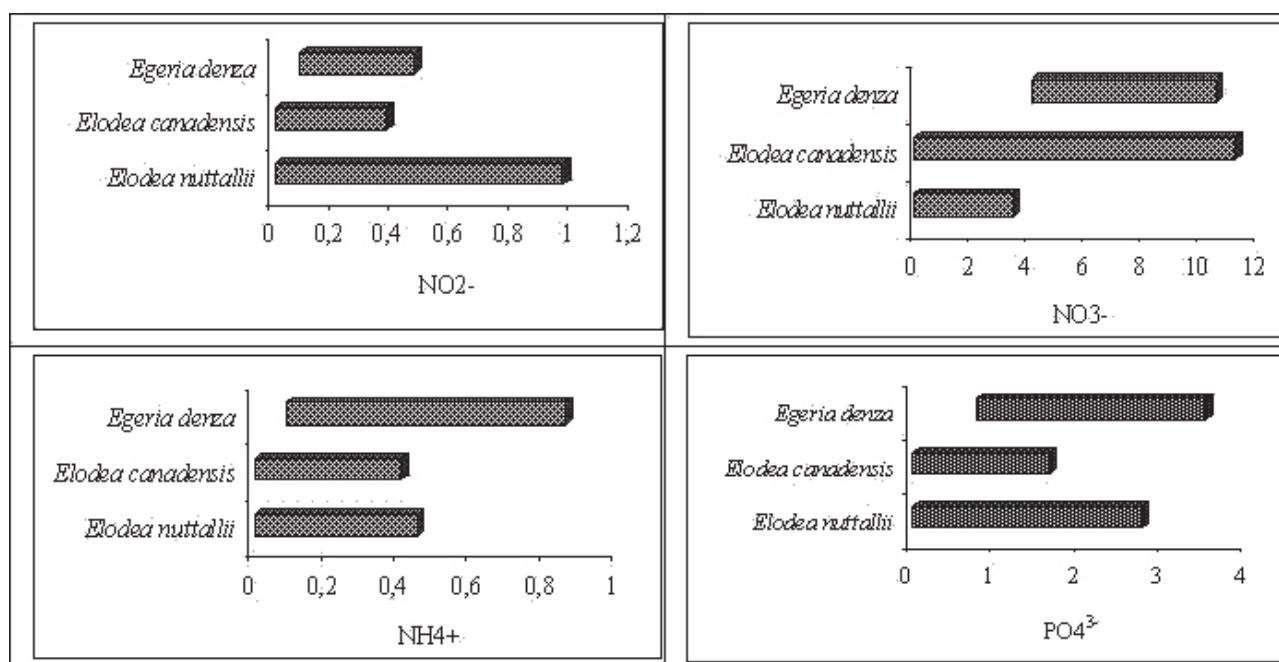


Рис. 3. Диапазоны распространения чужеродных видов гидрофитов по градиентам содержания в воде биогенов.

антропогенного эвтрофирования (до уровней гипертрофных, полисапробных вод), её сообщества разреживались до ПП 5% и, соответственно, падали продукционные показатели ценопопуляции. Самые низкие показатели фитомассы *Elodea canadensis* отмечены для небольших парковых прудов и городских мелиоративных каналов (0.17 кг/м²).

Корреляционный анализ зависимости фитомассы ценопопуляций, от содержания биогенных элементов в воде с применением коэффициента корреляции Пирсона (r) (табл. 5) показал:

– для *Elodea nuttallii*: слабую достоверную обратную корреляцию между фитомассой и

содержанием азота нитритного ($r = -0.39$) и общего ($r = -0.38$);

– для *Elodea canadensis*: среднюю достоверную обратную корреляцию между фитомассой и содержанием азота аммонийного ($r = -0.47$) и прямую корреляцию с содержанием фосфора фосфатов ($r = 0.53$);

– для совместных сообществ *Elodea nuttallii* + *Elodea canadensis*: значительную достоверную обратную связь с содержанием азота нитратного ($r = -0.82$) и общего минерального азота ($r = -0.87$).

Egeria densa в условиях Среднего Приднпровья формировала ценопопуляции с показателями фитомассы 0.20–0.45 кг/м². Как и *Elodea nuttallii*, *Egeria densa* характеризуется

Таблица 5. Корреляция показателей фитомассы в ценопопуляциях *Elodea nuttallii* и *Elodea canadensis* Среднего Приднпровья (воздушно-сухая, кг/м²) и содержанием биогенов (мгN/дм³ и мгP/дм³)

№п/п	Показатель	<i>Elodea nuttallii</i>		<i>Elodea canadensis</i>		<i>Elodea nuttallii</i> + <i>Elodea canadensis</i>	
		КП*	p	КП	p	КП	p
1.	NO ₂ ⁻ ,	-0.3877	0.0512	0.1676	0.5646	-0.7556	0.1037
2.	NO ₃ ⁻ ,	-0.3152	0.1178	0.19833	0.4777	-0.8196	0.0438
3.	NH ₄ ⁺	-0.2815	0.1592	-0.4681	0.079	-0.1345	0.8029
4.	PO ₄ ³⁻	-0.0391	0.8458	0.5329	0.0359	0.6631	0.15

* КП – коэффициент Пирсона, корреляция достоверна при p<0.05.

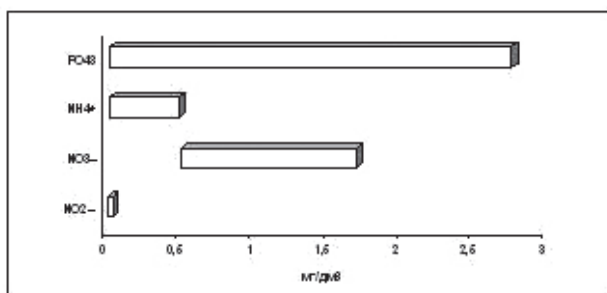
способностью выдерживать антропогенное загрязнение водоёмов: может расти в водоёмах с низким содержанием CO_2 , недостаточным освещением, выдерживать высокое содержание фосфора, но чувствительна к дефициту железа и не переносит высокую интенсивность света [Parsons, Cuthbertson, 2001]. Высокую конкурентоспособность вида, способность к вегетативному размножению и возможность распространяться на значительные расстояния в течение короткого промежутка времени мы рассматриваем как основание для отнесения *Egeria densa* к CR-стратегам. Несмотря на то, что в условиях Среднего Приднепровья развитие популяций вида носит флуктуационный характер, его следует рассматривать как потенциальный «трансформер» (Transformers).

Ряд видов (*Azolla caroliniana*, *Lemna turionifera*, *Pistia stratiotes*) проявляют себя как «временные или случайные вселенцы» (Casual alien plants) – виды-эфемерофиты, появление которых в регионе связано с аквариумистикой. Представители этих видов периодически попадают в водоёмы г. Киева, в течение тёплого сезона успешно вегетируют и изредка воспроизводятся, однако, в дальнейшем пока не формируют самоподдерживающихся популяций и зависят от повторных вселений [Прокопук, 2016]. Все чужеродные виды-плейстофиты в условиях региона исследований проявляют себя как виды виолентно-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (CR-стратегии), отдавая преимущество биотопам лимнического типа, защищённым мелководьям, хорошо прогреваемым и богатым питательными веществами водам.

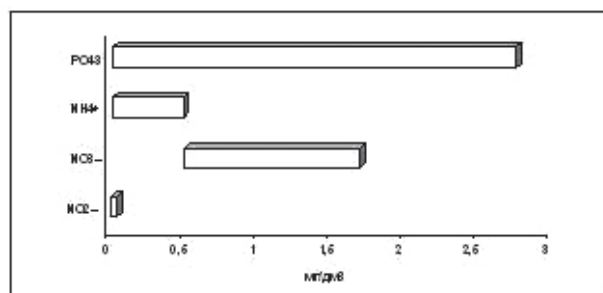
В условиях Среднего Приднепровья определённую склонность к натурализации проявляет *Pistia stratiotes*, которая в последние годы единичными экземплярами наблюдалась как в городской гидросети, так и на мелководьях р. Днепр вблизи г. Киева. Чёткая выраженность вариации морфометрических параметров в различных условиях, а также в пределах ценопопуляций свидетельствует о региональной пластичности вида [Прокопук, 2017а].

Экологические требования к эдафическим факторам *Lemna turionifera*, сходные с таковыми аборигенных видов рясок, дают основания ожидать дальнейших инвазий в биотопы гидросети Среднего Приднепровья и этого вида, более обычного для северных регионов Украины [Орлов, Якушенко, 2013].

Проведённые исследования показали, что *Pistia stratiotes* предпочитает богатые соединениями минерального фосфора биотопы (развивалась при высоких значениях содержания фосфора фосфатов (0.90 мгP/дм^3) и исчезала при росте содержания азота минерального до 4.3 мгN/дм^3 , и падении фосфора фосфатов до 0.01 мгP/дм^3) (рис. 4). В качестве лимитирующего фактора для развития её ценопопуляций можно рассматривать как недостаток, так и избыток минерального азота. Экологические предпочтения вида по данному показателю находятся в пределах мезо-эвтрофных вод. Наличие фосфатного загрязнения водоёмов может быть лимитирующим фактором для развития *Azolla caroliniana*, в то время как аборигенные виды плейстофитов, способные выдерживать увеличение трофности за счёт роста концентрации фосфора фосфатов, оказались неспособными выдерживать значи-



Pistia stratiotes



Azolla caroliniana

Рис. 4. Диапазоны распространения чужеродных видов плейстофитов по градиентам содержания в воде биогенных элементов.

тельный рост содержания в воде соединений азота минерального, вызванного развитием популяции азоллы [Prokopyuk, 2016].

Учитывая низкую зимостойкость *Azolla caroliniana* в условиях региона, способность к флуктуационному расширению или сокращению площадей её ценопопуляций, особенности поведения, мы рассматриваем вид как эфемерофит (Casual alien plants), который способен трансформировать условия биотопа и подавлять развитие аборигенной биоты. *Pistia stratiotes* в условиях Среднего Приднепровья выступает чётко выраженным эдификатором, однако пока вид не способен проявлять себя как вид-трансформер. По степени натурализации ведёт себя как колонофит (Naturalized plants).

Заключение

В водных экосистемах Среднего Приднепровья распространены 11 видов чужеродных макрофитов, что составляет 15% флористического списка высших водных растений региона. За последние 10–15 лет количество чужеродных видов макрофитов здесь выросло втрое (с 3 до 11 видов), значительно увеличилось количество их локалитетов. На современном этапе наблюдается активное проникновение в гидросеть Среднего Днепра видов более южного происхождения (*Egeria densa*, *Pistia stratiotes*, *Typha laxmanni*, *Phragmites altissimus*). Половину видов чужеродных макрофитов можно рассматривать как проникающие в естественные фитоценозы (агриофиты).

Сообщества чужеродных макрофитов сегодня являются заметной составляющей зарослевой зоны водных экосистем: все указанные виды в условиях Среднего Приднепровья формируют монодоминантные, маловидовые сообщества, ряд из которых (в случае видов тропического происхождения) имеют эфемерный характер и развиваются лишь с наступлением соответствующих температурных условий. *Azolla caroliniana*, *Lemna turionifera* проявляют себя как эфемерофиты. *Pistia stratiotes*, *Egeria densa* ведут себя как колонофиты (ценопопуляции эгерии пока что не вышли за пределы места своего вселения, однако возобновляются, проявляя определённые черты эфемерности). *Elodea canadensis*, *Elodea nutalli*, *Typha laxmanni*,

Phragmites altissimus рассматриваются как виды, проникшие в естественные фитоценозы и на антропогенно трансформированные, реже – полуестественные участки (агриофиты и эпикофиты). *Vallisneria spiralis*, *Acorus calamus*, *Zizania latifolia* – виды, которые полностью натурализовались в условиях Среднего Приднепровья. *Elodea canadensis* в условиях Среднего Приднепровья находится на этапе регрессивных изменений вторичного ареала.

Все чужеродные виды-плейстофиты в условиях региона исследований проявляют себя как виды виолентно-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (CR-стратегии). Прикреплённые гидрофиты характеризуются как C-стратегии, способные не только натурализоваться в условиях Среднего Приднепровья, но и проявить себя как трансформеры. Чужеродные гелофиты, как правило, ведут себя как C- и RS-стратегии, способны заселять сильно трансформированные биотопы.

Финансирование работы

Результаты исследований и подготовка рукописи выполнены в рамках выполнения научной тематики, финансируемого за счёт средств бюджетной программы НАН Украины «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (КПКВК 6541230).

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

- Багацька Т.С. *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) – новый вид для материковой части Украины // Укр. бот. журн. 2007. 64. № 6. С. 914–916.
- Балашов Л.С., Зуб Л.Н., Савицкий А.Л. Типы водоёмов Киева по флористическому составу высшей водной растительности // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 5–11.
- Борсукевич Л. М. *Groenlandia densa* (L.) Fourr. (Potamogetonaceae) – представитель нового для флоры Украины роду // Укр. бот. журн. 2010. Т. 67. № 1. С. 100–103.

- Бурда Р.І., Ігнатюк О.А. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі. К.: Віпол, 2011. 112 с.
- Бялт В.В., Орлова Л.В. *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) – новий адвентивний вид для флори України // Нов. системат. высш. раст. 2003. 35. С. 211–214.
- Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Дворецький Т.В., Золотарьова О.К., Таран Н.Ю., Мосякін А.С., Ємельянова С.М., Казарінова Г.О. Інвазійні водні макрофіти України // Укр. бот. журн. 2017. 74(3): 248–262.
- Єна А.В. *Caulinia graminea* (Delile) Tzvelev (Najadaceae) – новий вид флори України // Укр. бот. журн. 2008. Т. 65. № 1. С. 73–76.
- Жукинський В.Н., Марченко Т.А., Ляшенко А.В. Адвентивні види і змінення ареалів аборигенних гідробіонтів в поверхневих водних об'єктах України. Сообщение 3. Итоговое обсуждение // Гидробиол. журн. 2008. Т. 43. № 4. С. 3–24.
- Зеров К.К. Дослідження заростання р. Дніпра в середній його течії // Тр. ін-ту гідробіол. наук АН УРСР. 1949. 23. С. 43–60.
- Зуб Л.Н., Карпова Г.А. Трансформація флори макрофітов водоємів лесопарків г. Києва // У зб.: Роль ботанічних садів і дендропарків у збереженні та збагаченні біологічного різноманіття урбанізованих територій: Мат. Міжнародної наукової конференції (28–31 травня 2013 р.). Київ, 2013. С. 74–76.
- Карпова Г.О., Клепеч В.О. Особливості поширення очерету найвищого (*Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile) в умовах урболандшафту // В сб.: Рослини та урбанізація: Матеріали третьої міжнародної науково-практичної конференції Дніпропетровськ, 2013. С. 15–18.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 185 с.
- Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 197 с.
- Корелякова И.Л., Горбик В.И. Вища водна рослинність Дніпра та його водосховищ // Рослинність та бактеріальне населення Дніпра та його водосховищ. Київ: Наукова думка, 1989. С. 5–47.
- Лушпа В.І. Водяний латук (*Pistia stratiotes* L.) у Голосіївському ставку м. Києва // Наук.вісник НУБІП України. 2009. Вип. 134, ч. 1. С. 147–152.
- Макрофіти – індикатори змін природної середовища. / Отв. ред. С. Гейны, К.М. Сытник. К.: Наук. думка, 1993. 434 с.
- Орлов О.О., Якушенко Д.М. *Lemna Turionifera* Landolt (*Araceae*) – новий вид для флори України // Укр. бот. журн. 2013. Т. 70. № 2. С. 224–231.
- Плигин Ю.В., Ємельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиол. журн. 1989. 25. № 1. С. 3–11.
- Прокопук М.С. Інвазійні макрофіти в малих реках Середнього Придніпров'я // Екосистеми малих рек: біорізноманітність, екологія, охорона: Мат. лекцій II Всеросійської школи-конференції (п. Борок, 18–22 листопада 2014 г.) / Інститут біології внутрішніх вод ім. І.Д. Папанина. В 2 т. Ярославль: Філігрань, 2014. С. 328–331.
- Прокопук М.С. Інвазійні висшіє водні рослини міста Києва і його околиць // В сб.: Гидробиотика – 2015: Матеріали VIII Всеросійської конф. с міжнарод. участієм по водним макрофітам (г. Борок, 16–20 жовтня 2015 г.). Борок, 2015. С. 204–206.
- Прокопук М.С. Особливості поширення та екології чужорідного виду *Pistia stratiotes* L. у водоймах м. Києва // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2017а. Вип. 1 (35). С. 33–36.
- Прокопук М.С. *Egeria densa* Planch. – рідкісний неофіт Середнього Придніпров'я // В зб.: Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища: Матеріали I Міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених (Київ, 25–26 травня 2017 р.). К., 2017б. С. 134–138.
- Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М., Шевчик В.Л. Види-трансформери у флорі Середнього Придніпров'я // Український ботанічний журнал. 2014. Т. 71. № 5. С. 563–572.
- Старовойтова М. Поширення та еколого-ценотична характеристика видів *Egeria densa* Planchon та *Elodea nuttallii* (Planch.) у водоймах басейну річки Сули // Вісник Київського нац. універ. ім. Тараса Шевченка. 2012. 30. С. 45–48.
- Чопик В.І., Боргняк М.М., Войтюк Ю.О., Погребенник В.П., Кучерява Л.Ф., Нечитайло В.А., Любченко В.М., Шевчик В.Л. Конспект флори Середнього Придніпров'я. Судинні рослини. Київ: Фітосоціоцентр, 1998 р. 140 с.
- Чорна Г.А., Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М. *Elodea nuttallii* (Planch.) Н. St. John (Hydrocharitaceae) – новий для флори України вид // Укр. бот. журн. 2006. Т. 63. № 3. С. 328–331.
- Щербаков А. В. Изучение и анализ региональных флор водоёмов // Гидробиотика: методология, методы: Матер. шк. по гидробиотике. Рыбинск: Дом печати, 2003. С. 56–69.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M, Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 59. 2002. P. 1159–1174.
- Dendene M.A., Rolland T., Remolieres M. & Carbiener R. Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea* // Aquat. Bot. 1993. No. 46. P. 301–315.
- Ketelaars H.A.M. Range extensions of Ponto-Caspian aquatic invertebrates in continental Europe / In editors: Dumont H.J, Shiganova T.A, Niermann U. // Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas. Dordrecht (NL). Kluwer Academic. 2004. P. 209–236
- Panov V., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G., Grabowski M., Lucy F., Leuven R., Nehring S., Paunovic M., Semenchenko V., and Son M. Assessing the Risks of Aquatic Species Invasions via European Inland Waterways // From Concepts to Environmental Indicators

- Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5. P. 110–126.
- Parsons W.T., Cuthbertson E.G. Noxious weeds of Australia, 2nd Edition, CSIRO Publishing, Collingwood VIC, Australia. 2001. P. 61–63.
- Pot R., Heerd G. Recolonisation of submerged macrophytes in the shallow lake Loenderveen after restoration measures; the success of different life-traits // Proceedings of the 12th European Weed Research Society Symposium, 24–28 August 2009, Jyväskylä, Finland / by Pieterse A., Rytkönen A., Hellsten S. 2009. P. 143–144.
- Prokopuk M.S. New Record of *Azolla caroliniana* in Water Bodies of Kiev // Hydrobiological Journal. 2016. 52. No. 2. P. 54–58
- Zub L.N., Prokopuk M.S., Pohorelova Yu.V. Assessment of Rarity Category for Higher Aquatic Plants // Inland Water Biology. 2018. 11. No. 1. P. 29–33.

THE FEATURES OF MACROPHYTE INVASIONS IN THE AQUATIC ECOSYSTEMS OF MIDDLE DNIPRO REGION (UKRAINE)

© 2020 Zub L.M.*, Prokopuk M.S.**

Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Kyiv, 03143, Ukraine

e-mail: *lesyazub2@gmail.com; **maryanaprokopuk406@gmail.com

The article presents the results of the studies of the features of alien macrophyte species invasions in the hydro-network of the Middle Dnipro Region. These alien species have become a significant component of the overgrown zone of these aquatic ecosystems at present. Regional peculiarities of ecology, biotopic affiliation and ecological coenotic strategy of alien species have been established.

Key words: alien species, macrophytes, Middle Dnipro Region.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА В ЗАЛИВАХ ВОДОХРАНИЛИЩ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОЁМОВ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ)

© 2020 Курина Е.М.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Тольятти 445003, Россия;
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019. После доработки 22.01.2020. Принята к публикации 11.02.2020.

В работе приводится анализ особенностей распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги – Черемшанском, Усинском и Ерусланском. Выявлено, что в заливы успешно вселяются только наиболее инвазионно активные виды – представители амфипод, мизид и двустворчатых моллюсков. В отличие от водохранилищ Волжского каскада, в заливах не отмечены консорционные взаимодействия между вселенцами и не образуются устойчивые ценоотические комплексы.

Ключевые слова: заливы водохранилищ, макрозообентос, чужеродные виды, ценоотические комплексы.

Введение

Известно, что наиболее подвержены вселению чужеродных видов искусственные экосистемы – зарегулированные водотоки и водохранилища, а также участки, характеризующиеся изменчивыми абиотическими условиями, – заливы и устья рек [Биологические..., 2004]. Вместе с тем, заливы с их уникальными условиями (мелководность, обилие песчаных биотопов, массовое развитие цианобактерий) служат местом для нереста как основных промысловых, так и второстепенных видов рыб [Харьковский, Михеев, 2013].

До зарегулирования р. Волги состав донных организмов был типичным для равнинной реки, однако с созданием системы водохранилищ произошла перестройка речных сообществ в связи с заилением биотопов. Прежде всего, широко расселились моллюски рода *Dreissena*, которые изменяют и впоследствии определяют структуру донных сообществ [Дрейссена..., 1994]. Резкий рост числа чужеродных видов понто-каспийского и понто-азовского происхождения начался с 1980–1990 гг. в связи с естественными процессами расселения видов и хозяйственной деятельностью человека: развитием судоходства и искусственной

интродукцией каспийских видов гидробионтов в целях повышения продуктивности водоёмов [Зинченко и др., 2007]. Показано, что в настоящее время в водохранилищах Средней и Нижней Волги выявлено 39 чужеродных видов, большинство из них формируют устойчивые комплексы видов, связанных трофическими и топическими взаимодействиями [Курина, Селезнёв, 2019].

Исследования видового состава и структуры донных сообществ р. Уса, и частично Усинского залива известны из публикаций [Зинченко и др., 2017; Зинченко и др., 2019]. Однако целенаправленное изучение распределения чужеродных видов в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги нами проведено впервые.

Целью настоящей работы является анализ особенностей распределения чужеродных видов макрозообентоса и возможности формирования ими ценоотических комплексов в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Материал и методы

Усинский залив образован в результате затопления устьевое участка р. Уса – правобережного притока Куйбышевского вдхр. (район

Приплотинного плёса). Протяжённость залива более 45 км, ширина – около 4 км, глубина в месте соединения с водохранилищем – до 23 м, с понижением до 8 м. Содержание основных биогенных элементов азота ($N_{\text{мин}}$) и фосфора ($P_{\text{мин}}$) в воде р. Уса соответствует мезо- и эвтрофному типу вод [Горохова, 2019]. Продолжительное доминирование и массовое развитие видов *Synechococcus* вызывает «цветение» воды с июня по октябрь и закономерное ухудшение кислородного режима в придонных слоях водной толщи [Горохова, 2016].

Черемшанский залив образован в результате затопления части р. Большой Черемшан при создании Куйбышевского вдхр. Протяжённость залива составляет более 60 км, максимальная ширина – 15 км. Характерной особенностью залива является его относительная мелководность (более 50% площади). В заливе преобладают глубины 2–3 м. Глубина свыше 5 м встречается в русловой части р. Большой Черемшан, на участках бывших озёр и лощин [Харьковский, Михеев, 2013]. Залив также характеризуется интенсивным развитием фитопланктона, которое начинается уже в период прохождения половодья в верхней части Черемшанского залива, а в период летней межени зона «цветения» полностью покрывает залив [Рахуба, 2018].

Ерусланский залив образован при заполнении Волгоградского вдхр. в устьевом участке р. Еруслан. В залив впадают также реки Торгун, Солянка и Белая Куба, в результате чего обеспечивается приток солоноватых вод [Торгашкова, Левина, 2014].

Исследовались пробы макробоиотоса из глубоководных и прибрежных ($h < 3.0$ м) участков Черемшанского и Усинского заливов Куйбышевского вдхр. и Ерусланского залива Волгоградского вдхр. Отбор проб в Черемшанском заливе проведён в ходе экспедиционных исследований 2009–2015 гг. на 5 станциях (число проб $N=35$), в Усинском заливе – в 2009–2017 гг. на 2 станциях, в 2012 г. на 15 станциях, в 2016–2017 гг. на 8 станциях ($N=41$), в Ерусланском заливе – в 2015–2017 гг. на 3 станциях ($N=9$).

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата 250 см² и 400 см² по 2 подъёма на станции,

качественные – гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеек 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

При построении дендрограммы сходства видового состава чужеродных видов водоёмов Средней и Нижней Волги использовали качественные данные о видовой структуре донных сообществ Волгоградского ($N=40$), Саратовского ($N=45$), Куйбышевского ($N=40$) водохранилищ и рек Уса ($N=32$), Большой Черемшан ($N=15$) – притоки Куйбышевского вдхр., Еруслан ($N=25$) – приток Волгоградского вдхр., полученные в ходе экспедиционных исследований 2009–2018 гг. Кластерный анализ проведён в программе PAST методом Варда, в качестве меры сходства использован индекс сходства Сёренсена – Чекановского.

Граф ценотических комплексов чужеродных видов Усинского залива и Куйбышевского вдхр. строили алгоритмом Kamada – Kawai [Kamada, Kawai, 1989], группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (multi-level optimization of modularity) [Blondel et al., 2008]. Данные подготовлены в программе MS Excel, вычисления выполнены в программе статистического анализа R 3.3 с использованием пакетов EcoSimR, igraph и vegan.

Результаты и их обсуждение

В заливы, образованные в результате затопления русловых участков рек Большой Черемшан, Уса и Еруслан, проникли 23 вида, из них 16 видов представлены ракообразными (5 – Mysidacea, 8 – Amphipoda, 3 – Cumacea), 5 – двусторчатными и брюхоногими моллюсками, также были обнаружены полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) и пиявки *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 (табл. 1). Подавляющее большинство из них имеют низкую частоту встречаемости (5–20%), вероятной причиной чего является интенсивное летнее «цветение» воды, которое сопровождается выделением метаболитов и токсинов водорослей, а также ухудшением кислородного режима, что показано на примере Усинского и Черемшанского

Таблица 1. Видовой состав, максимальные численность и биомасса чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги

Виды	Водоёмы		
	Черемшанский залив	Усинский залив	Ерусланский залив
	N_{\max} экз./м ² / B_{\max} г/м ²	N_{\max} экз./м ² / B_{\max} г/м ²	N_{\max} экз./м ² / B_{\max} г/м ²
	Polychata		
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	25/0.06	50/0.25	135/0.44
	Hirudinea		
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	25/0.25	0	100/0.09
	Crustacea		
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	0	28/0.47	50/0.05
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	0	90/0.4	345/2.03
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	0	5/0.09	100/0.2
<i>Katamysis warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1893	0	42/0.08	0
<i>Limnomysis benedeni</i> (Czerniavsky, 1882)	0	0	80/0.2
<i>Pterocuma rostrata</i> (G.O. Sars, 1894)	0	0	50/0.01
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (G.O. Sars, 1894)	0	40/0.03	80/0.15
<i>Pseudocuma cercaroides</i> G.O. Sars, 1894	0	40/0.02	0
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	0	0	78/0.45
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	0	0	18/0.01
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars, 1894)	35/2.03	148/3.32	860/7.4
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	380/0.81	103/0.94	0
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	65/0.04	10/0.02	160/0.11
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	0	0	21/0.03
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (G.O.Sars, 1894)	75/0.08	235/0.25	0
<i>Chelicorophium curvispinum</i> G.O. Sars, 1895	0	0	42/0.04
	Mollusca		
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	21350/8729.7	504/7.69	4100/959.5
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	3175/115.64	2251/152.57	300/7.3
<i>Monodacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	700/74.25	20/2.10	3/0.02
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994)	0	0	39/1.44
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Preiffer, 1828)	50/0.05	172/11.72	15/0.52
Всего видов	10	15	19

заливов [Горохова, 2016; Рахуба, 2018]. Вместе с тем, некоторые виды могут формировать значительные скопления в основном в прибрежной зоне (табл. 1). Так, доля моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) достигала 88% от общей биомассы макрозообентоса на свале глубин (h=5 м), доля амфипод *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) – 96% в зоне уреза воды.

Число видов понто-каспийского и понто-азовского комплексов последовательно уменьшается при их расселении из водохранилищ в

заливы и затем в реки. Дендрограмма сходства видовой состава вселенцев водоёмов Средней и Нижней Волги образует три кластера (рис. 1). Первый кластер характеризует сообщества водохранилищ (Волгоградского, Саратовского и Куйбышевского), в которых большую роль играют многочисленные понто-каспийские ракообразные, полихеты и моллюски. Видовой состав чужеродных видов макрозообентоса водохранилищ Средней и Нижней Волги представлен в [Курина, Селезнёв, 2019]. Второй кластер (Усинский, Черемшанский

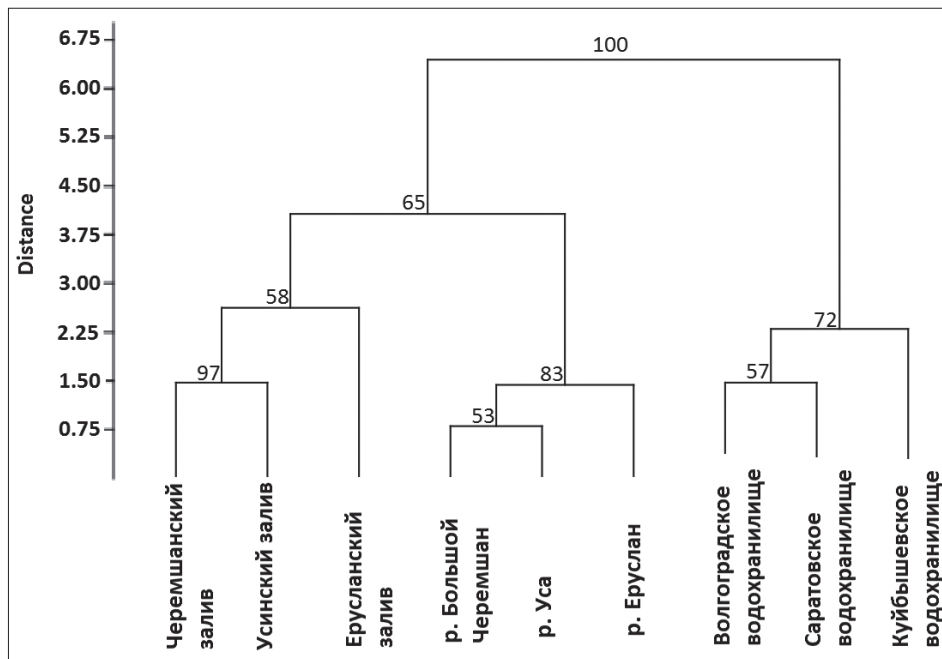


Рис. 1. Дендрограмма сходства (метод Варда, индекс сходства Сёренсена – Чекановского) видового состава чужеродных видов макрозообентоса водоемов Средней и Нижней Волги. В узлах кластеров приведена бутстреп-поддержка кластерных решений.

и Ерусланский заливы) характеризуется значительным сокращением числа чужеродных видов, натурализация которых происходит в основном в прибрежной зоне водоёмов. Несколько обособлен кластер равнинных рек, особенностью донных сообществ которых являются единичные находки понто-каспийских видов (табл. 1). Так, в р. Уса отмечен 1 вид – двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha*, в р. Б. Черемшан – 2 вида – представители рода *Dreissena* (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), наибольшее число видов-вселенцев (5) зарегистрировано в р. Еруслан – ракообразные *Katamysis warpachowskyi*, *Limnomysis benedeni*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *D. caspius*, а также моллюски *D. bugensis*.

Несмотря на различия видового состава чужеродных видов в изученных заливах водохранилищ, отметим наиболее важные сходные черты в характере их распределения. Самыми массовыми видами в заливах являются двустворчатые моллюски – представители рода *Dreissena*. Выявлено, что *D. polymorpha* обитает преимущественно в прибрежье, в то время как *D. bugensis* встречается на русловых и пойменных участках водоёмов. На примере Усинского залива и Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. (рис. 2) показано, что

максимальных количественных показателей *D. bugensis* достигает на заиленных грунтах глубоководных участков эвтрофных водохранилищ, где *D. polymorpha* встречается единично. В участках заливов, примыкающих к водохранилищу, отмечены совместные поселения моллюсков рода *Dreissena*, численность которых достигала более 20 тыс. экз./м², причём в разных водоёмах могут доминировать оба вида дрейссен. Так, соотношение численности *D. polymorpha* и *D. bugensis* в Усинском заливе составляет 1:4, а в Черемшанском и Ерусланском заливах 7:1 и 14:1, соответственно. Непосредственно в самих заливах преобладает *D. polymorpha*, хотя его численность и биомасса заметно снижаются (рис. 2). Отметим, что моллюск почти не встречается на мягких и жёстких грунтах, как мы наблюдаем это в водохранилищах, а поселяется практически исключительно на различных подводных субстратах: камнях, ракушечнике, брёвнах и ветках, подводных частях макрофитов.

Безусловно, различия в распределении обоих видов дрейссен обусловлены их экологическими особенностями. Известно, что *D. bugensis* – моллюск холодноводный, способный поддерживать высокую скорость роста и размножаться при ухудшении трофических

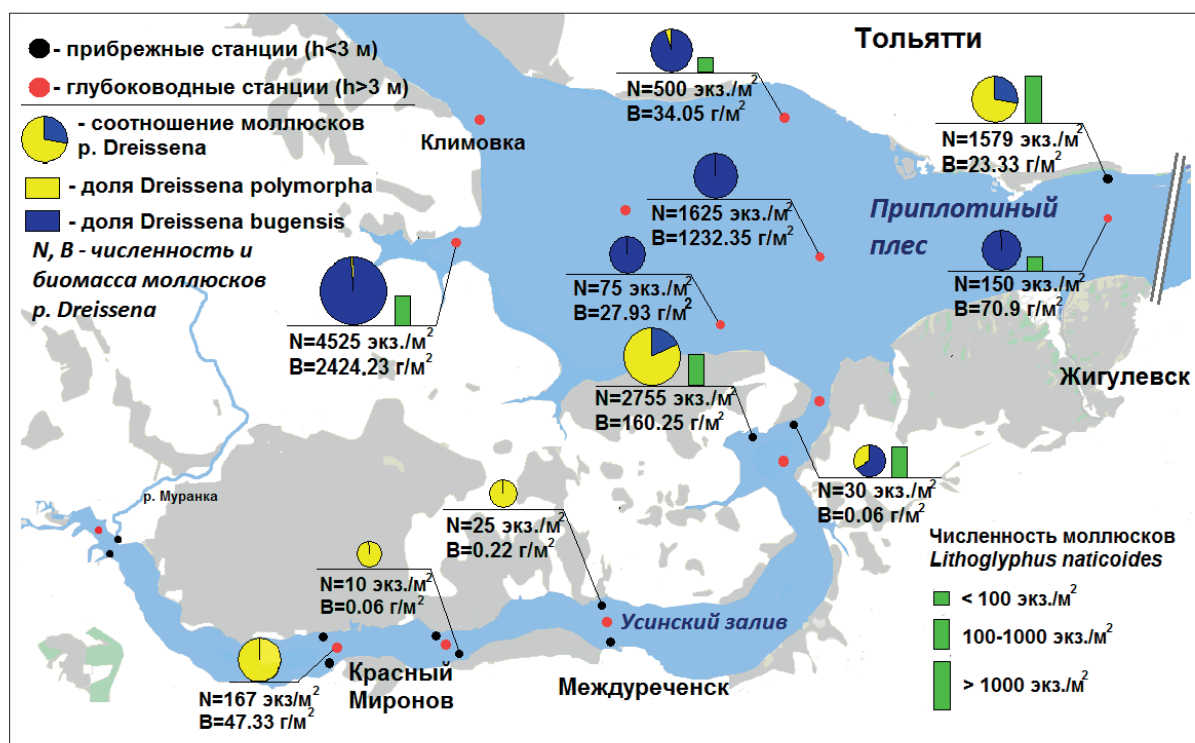


Рис. 2. Распределение двустворчатых моллюсков рода *Dreissena* и брюхоногих моллюсков *Lithoglyphus naticoides* в Приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища и Усинском заливе.

условий [Дрейссена..., 1994; Mills et al., 1996; Биологические..., 2004], что обуславливает широкое расселение его на глубоководных участках водохранилищ. *D. polymorpha* является более оксифильным и реофильным видом по сравнению с *D. bugensis* [Мороз, 1980; Харченко и др., 2000]; в историческом ареале расселяется преимущественно в эстуариях и нижнем течении рек, предпочитая прибрежные участки водоёмов [Orlova et al., 1998; Орлова, Щербина, 2002], что объясняет высокую частоту встречаемости и обилие моллюска в заливах и притоках водохранилищ [Курина, 2014]. Полагают также, что *D. bugensis* более пелофильный вид, чем *D. polymorpha* [Zhulidov et al., 2005], что подтверждается и нашими исследованиями. Так, частота встречаемости *D. bugensis* на сильно заиленных грунтах в 3 раза выше, чем *D. polymorpha*.

В последнее десятилетие особое место на песчаных мелководных водохранилищах Средней и Нижней Волги занимает моллюск понтоазовского комплекса *Lithoglyphus naticoides*, местами образующий массовые скопления на прибрежных песчаных биотопах водоёмов [Яковлев и др., 2009; Курина, Селезнёв, 2019].

Так, в Приплотинном плёсе его численность и биомасса достигали 9830 экз./м² и 219.0 г/м², соответственно. В заливах моллюск малочисленный, проникает на расстояние не более 10 км от водохранилища (рис. 2). Можно предположить, что столь низкая инвазионная активность моллюска в заливы связана с рядом факторов, среди которых летнее «цветение» воды и связанные с этим заморные явления в прибрежной зоне являются основными. Вместе с тем, исследования показывают, что низкая численность *L. naticoides* определяется также повышением температуры воды в водоёмах [Филипенко, 1999; Mastitsky, Samoilenko, 2006]. Так, вследствие мелководности температура воды в Черемшанском заливе в летний период 2017 г. выше на 2.2–3.7 °С, чем в Куйбышевском вдхр. [Рахуба, 2018], что, вероятно, лимитирует расселение некоторых stenothermных видов беспозвоночных.

Двустворчатый моллюск *Monodacna colorata*, впервые отмеченный в Волге в 1960-х гг. и в массе встречавшийся в нижеволжских водохранилищах [Волга..., 1978], в настоящее время отмечается единично, вероятно, вследствие значительного заиления грунтов. Вместе

с тем, на песчаных биотопах прибрежной зоны заливов моллюск обычен, местами плотность его поселений достигает 700 экз./м².

Большую роль в прибрежных сообществах водоёмов играют амфиподы рода *Pontogammarus* – *P. maeoticus* и *P. robustoides*, причём эти виды практически никогда не встречаются вместе, так как приурочены к разным типам биотопов: *P. maeoticus* – к песчаным грунтам, а *P. robustoides* – к зарослям высшей водной растительности. Для водохранилищ Средней и Нижней Волги было показано, что массовое развитие этих видов во многом обусловлено успешными стратегиями размножения [Курина, 2017].

Известно, что интродуцированные понто-каспийские мизиды были обычным и многочисленным компонентом донных сообществ водохранилищ Средней и Нижней Волги до вселения моллюска *D. bugensis* в 1990-е гг. [Бородич, 1978; 1979]. В настоящее время, по нашим данным, представители отряда Mysidacea в Саратовском и особенно в Куйбышевском вдхр. встречаются относительно редко (частота встречаемости не более 13%), обитают на свале глубин и в большинстве случаев не приурочены к поселениям моллюсков рода *Dreissena* (частота совместных обнаружений до 25%). В заливах и реках мизиды более многочисленны, местами формируют поселения до 345 экз./м². Существует предположение, что некоторые малоподвижные виды мизид и кумовых ракообразных являются не вселенцами из водохранилищ в заливы и реки, а реликтами одной из трансгрессий Каспия [Мордухай-Болтовской, 1960]. Это, прежде всего, мизиды рода *Paramysis*, *Limnomysis benedeni*, кумовые раки рода *Pterocuma*, которые, по нашим данным, встречаются не только в заливах водохранилищ, но и в реках бассейна Нижней Волги (реки Еруслан, Таргун, Большой Иргиз) на значительном расстоянии от устья, что, вероятно, подтверждает реликтовый статус этих видов. Вместе с тем, некоторые ракообразные (*Pseudocuma cercaroides*, *Shablogammarus chablensis*, *Chaetogammarus warpachowskyi* и др.) отмечены впервые в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 2000–2016 гг. [Яковлева, 2010; Зинченко, Курина, 2011; Курина, Селезнёв, 2019], и не

зарегистрированы в реках, таким образом, можно говорить о продолжающемся процессе расселения этих видов.

На примере Усинского залива показано, что при расселении чужеродных видов макрозообентоса из водохранилищ в реки, в заливах между ними не формируются устойчивые межвидовые взаимодействия. Так, при анализе графа ценотических комплексов видов-вселенцев Усинского залива (рис. 3) выявлено, что большинство из них регистрируются обособленно и не образуют консорциев с видами-эдификаторами – моллюсками рода *Dreissena*. Как было отмечено, в заливах моллюск практически не образует колоний на песчаных грунтах, как это происходит в водохранилищах, а обрастает различные подводные типы субстратов. Приуроченность видов друг к другу демонстрируют только понто-каспийские мизиды – *Paramysis lacustris* и *Katamysis warpachowskyi*, связанные между собой общностью занимаемых биотопов. Отсутствие связей между видами-вселенцами, возможно, объясняется непродолжительным периодом инвазионного процесса. Так, многие чужеродные виды отмечены в Куйбышевском вдхр. только в 2000-х гг. и не успели проникнуть в его заливы и притоки. Также одной из причин низкой встречаемости вселенцев и слабых межвидовых взаимодействий между ними в заливе, во многом сохранившем речной режим, можно назвать сильную конкуренцию с аборигенными видами макрозообентоса, которые за длительное время сформировали устойчивые ценозы и сообщества.

В отличие от Усинского залива в Куйбышевском вдхр. зарегистрированы ценотические комплексы чужеродных видов (рис. 4). На обширных русловых и пойменных участках нижних плёсов водохранилища сформировался однообразный тип сообществ, включающий вид-эдификатор *Dreissena bugensis* и консортов: понто-каспийских полихет *Hypania invalida* и пиявок *Archaeobdella esmonti*. В верхних плёсах водоёма (наиболее проточных и вследствие этого менее заиленных) отмечается ценоз ракообразных (амфипод, мизид, кумовых), также тесно связанный трофическими и топическими взаимодействиями с ключевым видом *Dreissena bugensis*. Так,

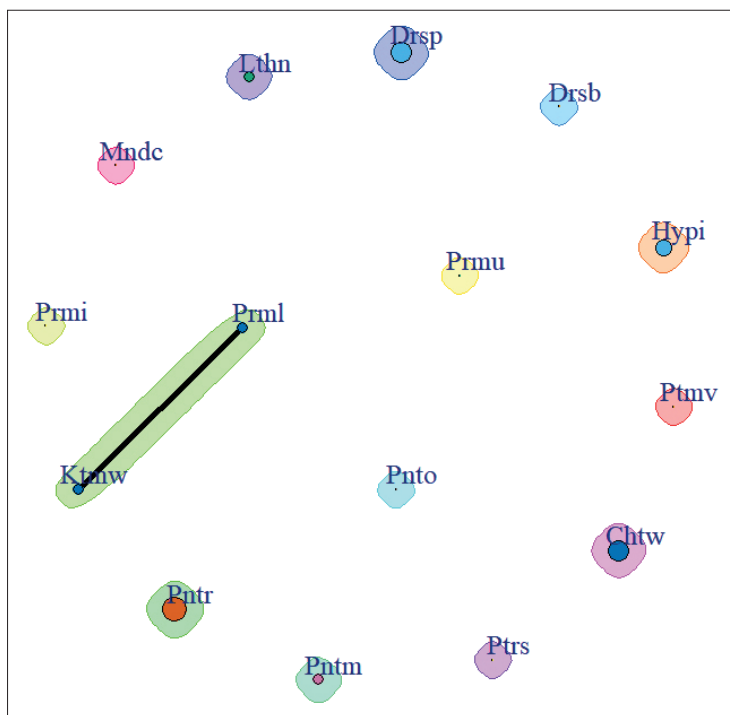


Рис. 3. Граф ценотических комплексов чужеродных видов в Усинском заливе. Обозначения: Ptmv – *Potamothrix vejdosky Hrabě*, 1941, Hypi – *Hypania invalida*, Mnyс – *Manayunkia caspica* (Annenkova, 1929), Arce – *Archaeobdella esmonti*, Cspf – *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961), Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Psdc – *Pseudocuma cercaroides*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Dkrv – *D. villosus* (Sowinsky, 1894), Dkrc – *D. caspius*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Pntm – *P. maoticus*, Obso – *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896), Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stnd – *Stenogammarus dzjubani*, Pndp – *Pandorites platycheir* (Sars, 1896), Gmlf – *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Chls – *C. sowinskyi* Martynov, 1924, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmi – *P. intermedia*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Drsb – *Dreissena bugensis*, Drsp – *D. polymorpha*, Mndc – *Monodacna colorata*, Lthn – *Lithoglyphus naticoides*. Толщина ребра логарифмически пропорциональна силе связи по нормированному совместному обнаружению. Размер маркера пропорционален частоте встречаемости вида.

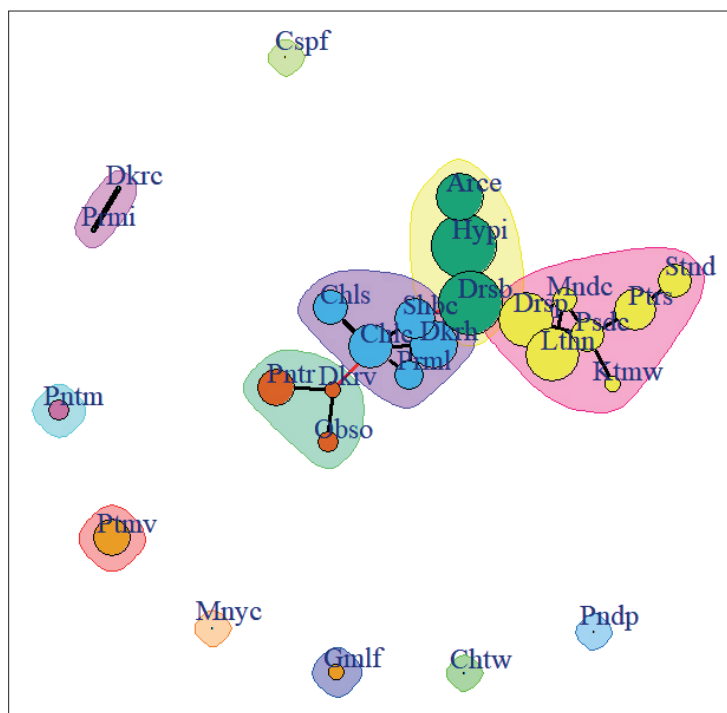


Рис. 4. Граф ценотических комплексов чужеродных видов в Куйбышевском водохранилище. Обозначения приведены к рис. 3.

продукты жизнедеятельности дрейссены (агглютинаты, фекальные пеллеты) служат источником пищи для отмеченных детритофагов [Львова и др., 1980], в то же время раковины моллюсков используются ракообразными в качестве убежища. В прибрежье водохранилища сформировался комплекс псаммопелофильных видов, включающий вид-эдификатор *D. polymorpha*, кумовых раков (*Pseudocuma cercaroides*, *Pterocuma sowinsky*), мизид *Katamysis warpachowskyi* и амфипод *Stenogammarus dzjubani*. В последнее десятилетие особую роль на песчаных мелководьях водоёмов играют также моллюски понто-азовского комплекса *Lithoglyphus naticoides*, связанные общностью занимаемых биотопов с понто-каспийскими ракообразными.

Высокая вероятность совместного обнаружения вселенцев определяется длительностью их присутствия в водоёме, сопряжённостью инвазий, специфичностью занимаемых ими биотопов, а также средообразующей ролью ключевых видов бентоса (моллюски рода *Dreissena*) [Курина, Селезнёв, 2019].

Выводы

Таким образом, в распределении чужеродных видов в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги выявлены следующие характерные особенности:

– расселение в прибрежной зоне заливов двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *Monodacna colorata*, численность и частота встречаемости которых в водохранилищах снижаются вследствие заиления привычных биотопов;

– натурализация наиболее инвазионно активных видов амфипод и мизид на мелководных участках заливов;

– обособленность местообитаний большинства чужеродных видов и вследствие этого отсутствие устойчивых ценологических комплексов.

– слабые консорционные взаимодействия между вселенцами и моллюсками рода *Dreissena*, которые в большой степени характерны для волжских водохранилищ.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Д.Г. Селезнёву за помощь в статистической обработке данных, д. б. н. Т.Д. Зинченко и к. б. н. Л.В. Головатюк за предоставленную возможность участия в экспедиционных исследованиях Усинского и Ерусланского заливов.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России по теме № ААА-А-А18-118012690106-7.

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

- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д. Каспийские Peracarida (Crustacea) в Саратовском водохранилище // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 5. С. 783–785.
- Бородич Н.Д. Распространение и некоторые черты биологии мизид в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Биол. внутр. вод. Информ. бюллетень АН СССР. 1979. № 44. С. 42–46.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Горохова О.Г. Состав и структура альгофлоры реки Уса и её притоков (бассейн Куйбышевского водохранилища) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 1. С. 27–39.
- Горохова О.Г. Состав и структура сообществ фитопланктона Усинского залива Куйбышевского водохранилища в период «цветения» воды // Изв. СНЦ РАН. 2016. Т. 18. № 5. С. 122–130.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища:

- анализ многолетних исследований // Изв. СЦ РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 74–85.
- Зинченко Т.Д., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Минеев А.К., Головатюк Л.В., Горохова О.Г., Болотов С.Э., Курина Е.М., Абросимова Э.В., Уманская М.В., Кузнецова Р.С., Михайлов Р.А., Попченко Т.В. Экологический паспорт реки Усы (правобережный приток Волги) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 2. С. 156–188.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В. Особенности пространственного распределения донных сообществ равнинной реки бассейна Средней Волги // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 40. С. 163–180.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Изв. СЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Курина Е.М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Росс. журнал биол. инвазий. 2017. № 2. С. 69–80.
- Курина Е.М., Селезнёв Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоёмов // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 5. С. 515–520.
- Рахуба А.В. Пространственно-временная динамика формирования качества вод водохранилища в период массового развития фитопланктона // В сб.: Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6. Мат. междунац. конф., приуроченной к 35-летию ИЭВБ РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции. 2018. С. 242–244.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Торгашкова О.Н., Левина Е.С. Оценка качества водной среды рек Еруслан и Аткара // В сб.: Образование и наука: современное состояние и перспективы развития. Мат. Междунац. науч.-практ. конф. в 6 частях. Тамбов, 2014. С. 134–136.
- Филипенко С.И. Современное состояние донной фауны Кучурганского водохранилища в условиях изменения режима работы Молдавской ГРЭС // Conservarea biodiversitatii bazinului Nistrului. Materialele Conferintei Internationale. Chisinau, 7–9 octombrie 1999. Chisinau: Societatea Ecologica; «БИОТИСА», 1999. С. 240–243.
- Харченко Т.А., Емельянова Л.В., Ляшенко А.В. и др. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. Київ: ІГБ НАН України, 2000. 64 с.
- Харьковский А.А., Михеев В.А. Сезонная динамика уловов рыбы в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища // Изв. СЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 528–531.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища. Росс. журн. биол. инвазий. 2009. № 1. С. 50–65.
- Яковлева А.В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 27 с.
- Blondel V.D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks // J. Stat. Mech. 2008. No. 10. P.1–12.
- Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs // Information Processing Letters, Elsevier. 1989. Vol. 31 (1). P. 7–15.
- Mastitsky S.E., Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new ponto-caspian species in lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic invasions. 2006. Vol. 1. No. 3. P. 161–170.
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyansky M., Pligin Y. A rewiw of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America // Amer. Zool. 1996. Vol. 36. P. 271–286.
- Orlova M.I., Khlebovich V.V., Komendantov A.Y. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russ. Aquat. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 17–28.
- Zhulidov A.V., Zhulidov D.A., Pavlov D.F. et al. Expansion of the invasive bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (Quagga mussel) in the Don and Volga River Basins: Revisions based on archived specimens // Ecohydrology & Hydrobiology. 2005. Vol. 5. No. 2. P. 127–133.

FEATURES OF DISTRIBUTION FOR ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS IN THE FLOODED MOUTHS OF RESERVOIRS (BY WAY OF EXAMPLE OF WATERBODIES OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA)

© 2020 Kurina E.M.

Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, Togliatti 445003, Russia;
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Russia;
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

The research presents an analysis of the distribution patterns of alien species of macrozoobenthos in the Cheremshansky, Usinsky and Yeruslansky bays of the reservoirs of the Middle and Lower Volga. It was revealed that only the most invasively active species (representatives of amphipods, mysids, and bivalve mollusks) successfully settle in the bays. Unlike the reservoirs of the Volga cascade, in the bays there are no consortial interactions between alien species and stable cenotic complexes are not formed.

Key words: flooded mouths, reservoirs, macrozoobenthos, alien species, cenotic complexes.

РОЛЬ ТЕРМОАДАПТАЦИИ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ТОМАТНОЙ МИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ *TUTA ABSOLUTA*

© 2020 Перевертин К.А.^{а,*}, Равашдех Ш.^{б,**}, Заец В.Г.^{с,***},
Козлов Д.Н.^{д,****}, Васильева Н.А.^д, Васильев Т.А.^д

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

^б Национальный центр развития сельскохозяйственных исследований Королевства Иордания, Амман, 11621, Иордания;

^с Аграрно-технологический институт ФГБОУ «Российский государственный университет дружбы народов», Москва, 117198, Россия;

^д Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Москва, 119017, Россия;

e-mail: *perevertink@mail.ru, **rwashdah@yahoo.com, ***zaets05@mail.ru, ****kozlov_dn@esoil.ru

Поступила в редакцию 12.11.2018. После доработки 04.02.2020. Принята к публикации 14.02.2020

Рассмотрена сравнительно недавняя (2006 г.) трансатлантическая инвазия южноамериканской томатной минирующей моли *Tuta absoluta* в Старый Свет.

На основе оценочной термоадаптационной математической модели онтогенеза *T. absoluta* сделан вывод об опасности вредителя не только на защищённых грунтах, но и для плантаций открытого грунта (возможность развития не менее двух генераций для Московской области и не менее четырёх для Краснодарского края).

Ключевые слова: *Tuta absoluta*, онтогенез, оценочная математическая модель, биоагрессия агроландшафтов.

Введение

Рассмотрение вредных организмов как объектов биоинвазии имеет как теоретический интерес в изучении отношений высокоспециализированный вредитель – растение-хозяин, так и важнейшее прикладное значение.

Известный феномен, получивший от историка А. Кросби название «Колумбового обмена» – Columbian exchange» [Crosby, 1989], можно определить как комплекс антропогенных трансатлантических биоинвазий, радикально трансформировавших биоценозы как Старого, так и Нового Света. Активно начавшийся около 500 лет назад, он продолжается до сих пор. Яркий пример – обсуждаемая в данной работе межконтинентальная инвазия томатной минирующей моли *Tuta absoluta* (Meirick, 1917, Povolny, 1994), начавшаяся с катастрофических потерь томатов в Испании в 2006 г. и в кратчайшее время распространившаяся в Евразии и Африке.

Для России результаты жизнедеятельности опасного карантинного объекта – томатной минирующей моли с момента первого сообщения в 2009 г. (г. Калининград) неоднократно реги-

стрируются в различных субъектах Федерации [Ижевский и др., 2011; Равашдех, Заец, 2011; Равашдех, 2014; Перевертин, Заец, 2016], однако, катастрофических последствий на уровне регионов пока не отмечено. Это принято увязывать, в первую очередь, с особенностями термоадаптации вредителя.

При установлении термодетерминантных значений циклов онтогенеза томатной моли исследования проводились в Иордании – регионе средиземноморского распространения *T. absoluta*, где она уже повсеместно присутствует, не являясь объектом ни внешнего, ни внутреннего карантина.

Целью работы является оценка рисков широкомасштабной натурализации томатной моли с построением оценочной математической модели онтогенеза на примере контрастных по климатическим условиям регионов РФ (Московская обл. и Краснодарский край).

Материалы и методы

Исследования проводили в Королевстве Иордания и в России (г. Москва).

1) Королевство Иордания. Основные полевые и камеральные исследования проводились с 2010 по 2013 г. на опытной базе Сельскохозяйственной станции Дейр Алла (Deir Alla) при Национальном Центре развития сельскохозяйственных исследований (г. Эль-Карак) [Равашдех, 2014]. Сбор исходного биоматериала (личинок *T. absoluta*) для лабораторных исследований проводили на растениях томата в полевых условиях и в производственных защищённых грунтах товарных сельхозпроизводителей. В опытах контрольная популяция вредителя (вариант оптимум) поддерживалась в закрытом грунте при температуре 30 °С, влажности 60% и 16-часовом периоде освещения на исходно 1.5-месячных растениях томата. Для опытов рассаду выращивали в пластмассовых сосудах диаметром 9 см на торфо-почвенных смесях (1/1).

Наблюдения за особенностями развития вредителя проводились в лаборатории при соответствующих вариантах опыта температурах и влажности 60%. Соответствующие стадии насекомых размещали в пластмассовых садках с листьями томата, накрытых сверху сетчатой тканью. Имаго подкармливали сахарным сиропом. Отложенные яйца переносили в чашку Петри. Повторность 10-кратная. Учёты проводились ежедневно.

Вылупившиеся личинки *T. absoluta* отбирали в партии по 20 особей и помещали в чашки Петри в трёхкратной повторности для наблюдения за их развитием в условиях лабораторной имитации условий для завершения цикла онтогенеза.

Часть образцов, собранных с тех же полей, также параллельно тестировали в лаборатории при соблюдении термоклиматических условий эксперимента.

2) г. Москва. Маршрутные обследования проводились на продовольственных рынках Москвы и в торговых залах сетевых гипермаркетов в 2011–2014 гг. Кроме плодов томатов особое внимание обращалось на тару импортной продукции, где преобладали турецкие и (с 2014 г.) белорусские поставки. Образцы отдельно пакетировались и этикетировались. Обнаруженные особи *T. absoluta*, как правило, личинки и имаго, *идентифицировались с использованием лабораторной базы*

сельскохозяйственного факультета ФГБОУ Российский государственный университет дружбы народов. В лабораторных условиях (температура 20–22 °С при влажности 50–60%) выделенные личинки из плодов хорошо развивались на тест-растениях томата и давали жизнеспособные последующие генерации, после чего биоматериалы уничтожались в соответствии с действующими нормативами Инструкций по работе с карантинными объектами.

При реализации оценочной математической модели термоадаптации *T. absoluta* на территории РФ использовалось программное обеспечение R с библиотекой Leaflet для построения картограмм, ранее неоднократно апробированное нами для решения схожих задач [Vasilyeva et al., 2016]. В качестве базового фактографического материала использовались данные ряда станций метеонаблюдений за 2017 г. по Московской области и Краснодарскому краю в открытом формате доступа, в том числе с использованием Интернет-ресурса [Погода..., 2020].

Некоторые факты распространения томатной минирующей моли в Старом Свете

Первая же, при инвазии в Европу, вспышка численности *T. absoluta* на томатах на юге Испании в 2006 г. носила беспрецедентно масштабный характер и была признана катастрофической [Ижевский, 2011]. Этому способствовали сложившиеся климатические условия – оптимальные диапазоны температур, влажности и, в немалой степени, устойчивые сильные ветры в весенне-летний период. Среди значимых антропогенных факторов, способствовавших распространению вида, наряду с интенсивностью грузопотоков следует упомянуть использование многоразовой тары. [Перевертин, Заец, 2016].

Неотложные карантинно-организационные меры, в том числе и на межгосударственном уровне, не смогли предотвратить распространение *T. absoluta* по Европе и, особенно, Средиземноморью.

Стоит отметить, что даже применение в локализованных очагах распространения вре-

дителя пестицидов в дозах выше нормативных (карантинный мандат) не показало безусловной эффективности, что, отчасти, объясняется скрытой внутритканевой локализацией личинок, относительной устойчивостью яйцевой кутикулы, а также уникально адаптивной популяционной толерантностью к применяемым инсектицидам вследствие развития большого числа поколений (генераций) в течение вегетационного периода [Равашдех, 2014].

С 2011 г. поступают сообщения о регистрации томатной минирующей моли в Казахстане. К 2015 г. она отмечена в тепличных комбинатах Актюбинской, Кзыл-Ординской, Жамбылской, Южно-Казахстанской областей, а для последней с 2017 г. констатирована натурализация в открытом грунте [Айткулов, 2017].

В России первое сообщение о томатной минирующей моли поступило от специалистов ФГБУ Калининградская межобластная ветеринарная лаборатория в 2009 г. Изолированный Балтийский анклав не репрезентативен для остальной территории РФ, но уже в ноябре 2010 г. *T. absoluta* была выявлена в защищённых грунтах Краснодарского края, а в 2011 г. в Адыгее, Дагестане [Ижевский и др., 2011]. Вредитель внесён в Перечень карантинных объектов [Приказ..., 2014].

Эпизоды регистрации по РФ имеют довольно широкую географию. Например, в 2015 г. бабочка отмечена в Крыму (Сакский район), 16 июня 2016 г. в Камызякском р-не Астраханской обл., 3 июня 2016 г. управлением Россельхознадзора по Алтайскому краю предписано уничтожение партии томатов из Узбекистана в связи с обнаружением в ней *T. absoluta*.

С 2011 по 2014 г. томатная минирующая моль регистрировалась нами в импортной плодоовощной продукции и таре, посту-

пивших в оптовую и розничную торговлю г. Москвы [Равашдех, Заец, 2011; Перевертин, Заец, 2016]. Мониторинг распространения *вида* ведётся Всероссийским НИИ карантина растений. В определённой мере отражением не только распространения и натурализации, но и локальных проявлений вредоносности служит современный контент интернет-сайтов товаропроизводителей овощной продукции, где кроме популярных описаний южноамериканской томатной моли и обмена опытом присутствуют коммерческие предложения с доставкой по РФ средств борьбы, в частности, клейких ловушек.

Термодетерминантные аспекты онтогенеза томатной минирующей моли

У *T. absoluta* цикл развития, лишен диапаузы (то есть непрерывен). Продолжительность стадий развития изменяется в зависимости от условий окружающей среды и, в частности, от температуры. В Иордании число полных генераций может составлять до 10 в год и меняться при переходе с севера на юг. В теплице моль активна на протяжении большей части года с весны до осени. В холодные месяцы года преобладают куколки. Продолжительность фаз яйца, личинки и куколки сокращается с повышением средней температуры, причём сокращение более выражено между пограничными поколениями в холодную погоду, а также в жаркое время года. Нижний температурный порог для стадии яйца, личинки и куколки составляет 9, 5 и 8 °С, соответственно (таблица).

Управление температурным режимом позволяет влиять на продолжительность существования личинок. Для этого в защищённых грунтах используют затеняющие покрытия от инсоляции или сдвигают начало вегетаци-

Таблица. Продолжительность развития стадий *T. absoluta* в зависимости от температуры

Температура, °С	Яйцо	Личинка	Куколка	Имаго	Всего дней
9	14.68±0.13	44.12±0.4	29.66±0.14	33.64±1	122
15	9.84±0.08	35.5±0.13	19.8±0.08	22.88±0.05	88
20	5.96±0.08	11.68±0.22	7.86±0.07	10.69±0.16	36
25	5.17±0.13	11.01±0.16	6.99±0.13	9.98±0.12	33
30	3.94±0.06	10.85±0.10	4.97±0.07	8.86±0.07	29

онного периода томатов на время меньших наружных температур [Равашдех, Заец, 2011].

Имаго *T. absoluta* начинают активный лёт для спаривания за 3–4 ч до восхода солнца. Обычно в условиях Иордании развивается 10 поколений в год и это число меняется при переходе с севера на юг. Самки откладывают до 260 яиц. Яйца откладываются в надземной части растения (листья, стебли, плоды), по одному или беспорядочно по 2–5. Для яйцекладки самки предпочитают верхние ярусы растений, зелёные незрелые плоды, а также чашечки цветков.

Наибольшее количество жизнеспособных яиц бабочка откладывает при температуре окружающей среды +30 °С (до 92%) по сравнению с минимальным их числом при +20 °С (до 56%). Вылупившиеся личинки некоторое время (30–40 мин) «блуждают», находясь на поверхности растений. Несколько отдаляясь от места своего появления (особенно, если яйца находились в группах), они через 5–40 мин начинают питаться паренхимой листьев или плодов. Открытое положение вредящей стадии в этот период, очевидно, обеспечивает большую эффективность применяемым защитным мероприятиям (химические обработки, опрыскивания биопрепаратами и др.). При высокой плотности заселения разные выгрызенные участки соединяются вместе. В этом случае, если поверхность листьев недостаточна для всех личинок, они оставляют первоначальные места и отправляются на поиски других частей растения для завершения развития.

Продолжительность личиночной стадии увеличивается на несколько дней для тех особей, которые неоднократно перемещались в поисках пищи, по сравнению с находившимися на одном месте на всём протяжении развития данной стадии.

Таким образом, температурный фактор и, в меньшей степени, состояние кормового растения, играют ведущую роль, определяя продолжительность развития личиночной стадии.

Личинки после внутритканевого периода питания выходят наружу для окукливания. От начала выхода до непосредственно окукливания проходит до 2 дней. Именно в это время вредитель второй раз в течение этапа развития личиночной стадии доступен для обработок

контактными (химическими, биологическими) препаратами.

Закончив развитие, большинство личинок падают на землю и образуют шелковистые коконы (7–9 мм длиной), к которым могут приклеиваться частицы земли. Часть личинок находят подходящее место для окукливания на растениях, как правило, на сухих листьях или на стеблях. В этом случае личинка прядёт шёлковое покрытие над собой. Таким образом, личинки не остаются в выгрызаемых «минах» в паренхиме листовых пластинок для окукливания [Равашдех, 2014].

Модель оценки минимального числа генераций *Tuta absoluta* для двух контрастных регионов РФ

Нами построена прогностическая модель для оценки последствий натурализации томатной минирующей моли в регионах РФ с расчётом такого важнейшего показателя, как минимальное число полных генераций вредителя.

Подобные подходы моделирования детерминирующего эффекта температуры для описания популяционной динамики организмов в агробиоценозах использовались нами ранее [Vasilyeva et al., 2016].

Выбор в качестве объектов моделирования таких регионов РФ, как Московская область (риск летней инвазии моли из г. Москвы) и Краснодарский край объясняется контрастностью климатических условий для вегетации томатов открытого грунта, а также подтверждёнными фактами регистрации рассматриваемого вида (что, конечно, не означает факта широкой натурализации).

Описание модели

Текущее состояние популяции характеризуется полной фазой развития $\psi = N + \varphi$, где целая часть ψ – число пройденных полных циклов, дробная φ – фаза последнего цикла.

Фаза последнего цикла определяет одну из стадий развития:

- $0 < \varphi < 0.25$ – яйцо,
- $0.25 < \varphi < 0.5$ – личинка,
- $0.5 < \varphi < 0.75$ – куколка,
- $0.75 < \varphi < 1$ – имаго,

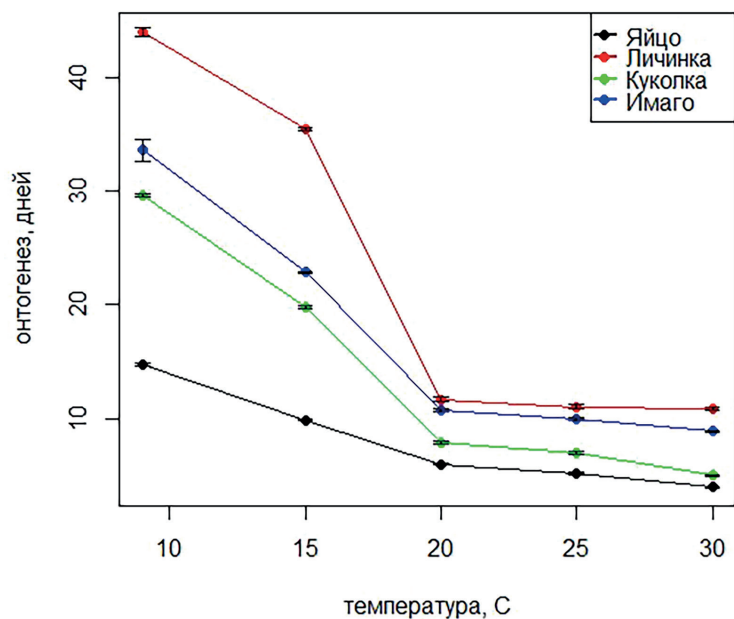


Рис. 1. Кусочно-линейная аппроксимация зависимости онтогенеза *T. absoluta* от температуры по экспериментальным данным.

различающихся скоростью развития. Функция скорости развития $s(\varphi, T(t))$ зависит от температуры в диапазоне $T \in [9, 30]$ °C и текущей стадии развития. При $T < 9$ °C скорость развития принимается равной нулю, начиная с $T \geq 30$ °C скорость постоянна:

$$\begin{aligned} (d\psi)/dt &= s(\varphi, T(t)), \\ s|_{(T<9)} &= 0, \\ s|_{(T>30)} &= s|_{(T=30)} \end{aligned} \quad (1)$$

где $s(\varphi, T) = 0.25/d$, d – длительность развития стадии φ при температуре.

В диапазоне $T \in [9, 30]$ °C функция s определяется линейной интерполяцией экспериментальных данных (рис. 1).

Система уравнений (1) решается для полного цикла развития с использованием температурных данных районных метеостанций в течение вегетационного периода 2017 г. для

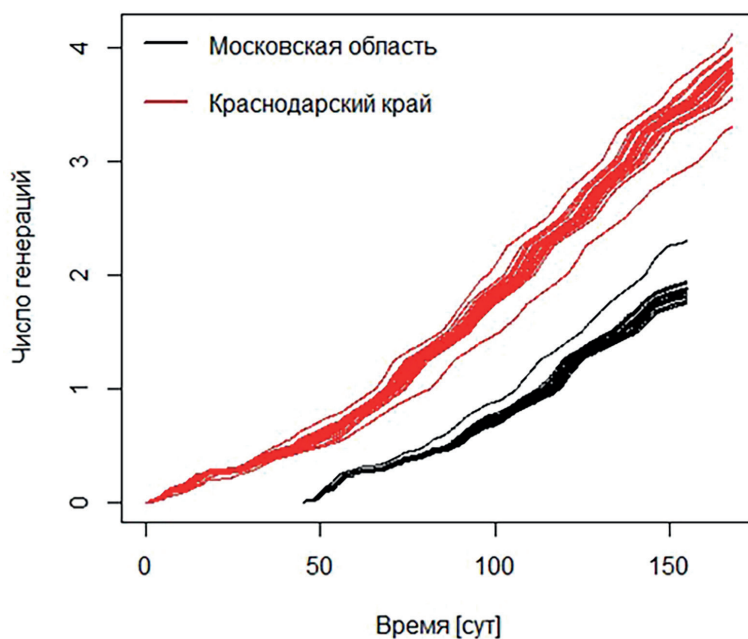


Рис. 2. Модель динамики развития *T. absoluta* в течение вегетационного сезона 2017 г. для Московской области (15.05 – 01.09) и Краснодарского края (01.04 – 15.09).

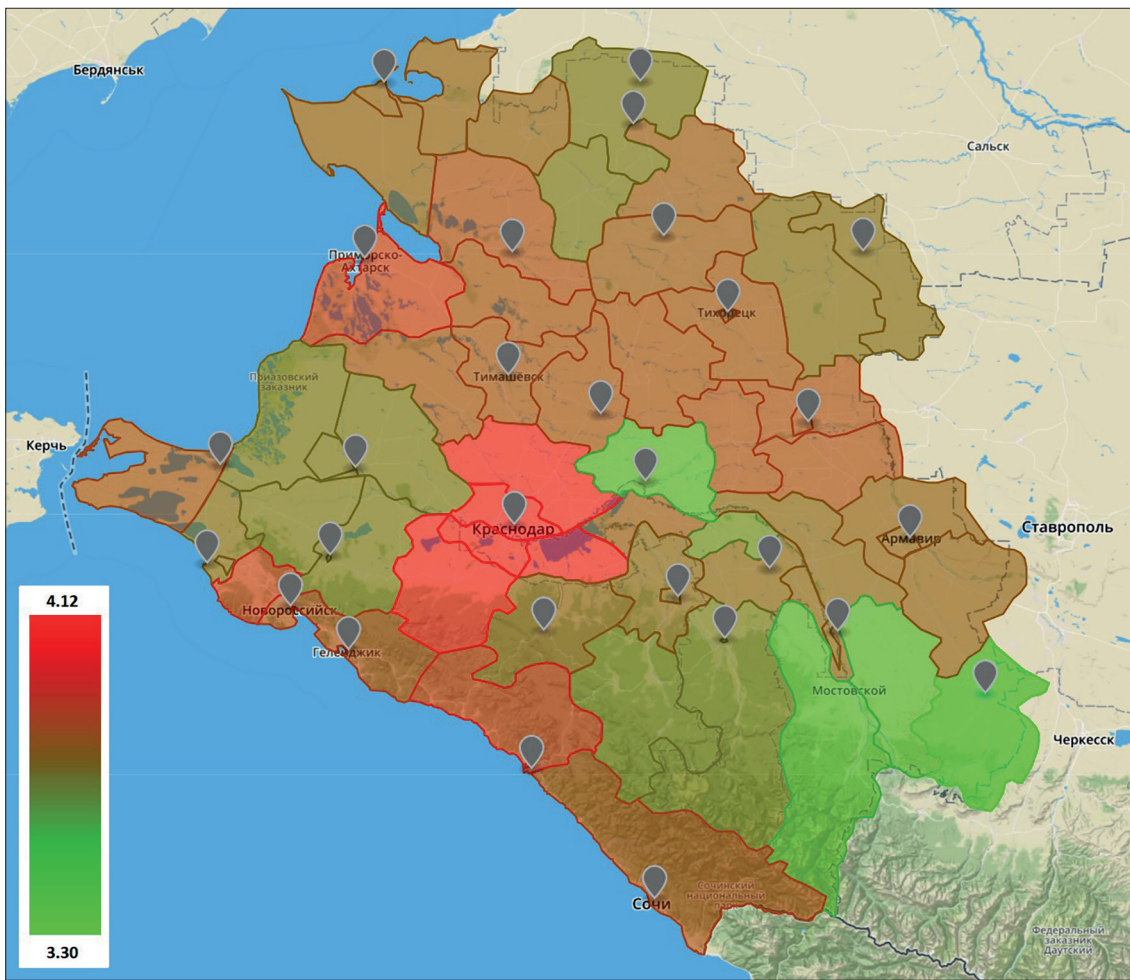


Рис. 3. Картограмма оценочного прогноза минимального числа генераций *T. absoluta* для Краснодарского края. Наибольший риск инвазии (красный фон) на плантациях томатов открытого грунта отмечен для административных единиц, располагающихся непосредственно вокруг г. Краснодара. (Серыми значками показаны районные метеостанции.)

Московской области (15.05 – 01.09) и Краснодарского края (01.04 – 15.09). Полученное число циклов для двух регионов (рис. 2) используется для построения картограмм (рис. 3 и 4). На последних учтена внутрирегиональная дифференциация климатических условий на основе локализации районных метеостанций, данные которых использовались в условно-верификационном (карантинный объект) представлении результатов моделирования.

Как видно из картограмм, наилучшие условия натурализации (красный фон) для Московской области отмечаются для Коломенского и Каширского районов, а по Краснодарскому краю – для административных единиц, непосредственно примыкающих к г. Краснодару.

В целом, оценочное моделирование потенциала натурализации показывает возможность

развития томатной минирующей моли на открытых грунтах, по меньшей мере, в двух генерациях для Московской области (учитывая «полуактивные защищённые грунты», не имеющие отопления – плёночные и застеклённые парники) и, по меньшей мере, в четырёх генерациях для Краснодарского края.

Выводы

1. Проведённый обзор распространения межконтинентальной биоинвазии южноамериканской томатной минирующей моли по Евразии показывает безусловную опасность данного насекомого для овощеводства РФ.

2. На основе экспериментальных данных построена математическая модель онтогенеза *T. absoluta* в зависимости от температуры. Применение модели для оценочных прогнозов

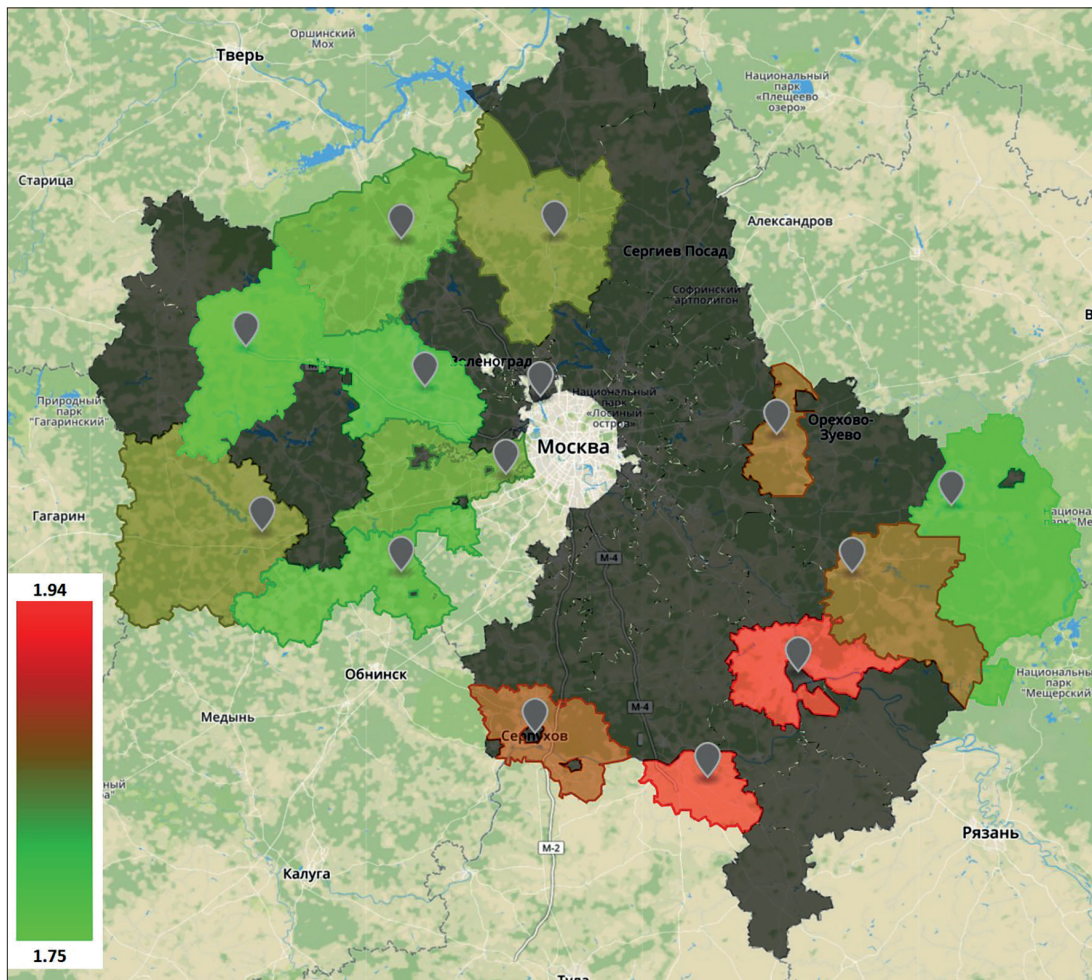


Рис. 4. Картограмма прогноза минимального числа генераций *T. absoluta* для отдельных районов Московской области. По результатам оценочного моделирования, в зоне наибольшего риска натурализации вида (красный фон) – Коломенский и Каширский административные районы. (Серыми значками показаны районные метеостанции.)

термоадаптации вредителя с использованием данных метеостанций для двух климатически контрастных регионов РФ показало возможность развития томатной моли в Московской области минимально в двух генерациях, в Краснодарском крае – минимально в четырёх. Наибольший риск натурализации вида отмечен для Коломенского и Каширского районов Московской области, а также территорий вокруг г. Краснодара.

Финансирование работы

Анализ данных по распространению вида и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке фонда NordForsk проекта сотрудничества Российской Федерации и Северных стран «A multidisciplinary approach to anticipate critical regime shifts in ecosystems» (грант № 81513).

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

- Айткулов А.К. и др. Анализ возможности акклиматизации южноамериканской томатной моли (*Tuta absoluta*) на территории республики Казахстан // «Сейфуллинские чтения – 13». Астана, 2017. Т. 1. Ч. 1. С. 61–64.
- Ижевский С.С., Ахатов А.К., Синёв С.Ю. Томатная минирующая моль выявлена уже в России // Защита и карантин растений. 2011. №3. С. 40–44.

- Равашдех Ш.Х., Заец В.Г. Томатная минирующая моль – опасный карантинный вредитель томата // Защита и карантин растений. 2011. № 12. С. 35–37
- Равашдех Ш.Х. Биология, вредоносность и совершенствование мер борьбы против томатной моли – *Tuta absoluta* (Meugick) – в условиях Иордании: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: РГАУ-МСХА, 2014. 24 с.
- Перевертин К.А., Заец В.Г. Опаснейший карантинный вредитель // Картофель и овощи. 2016. № 1. С. 18–21.
- Погода в 243 странах мира (Электронный ресурс) // (<https://rp5.ru>). Проверено 03.02.2020.
- Приказ Минсельхоза РФ № 501 от 15.12. 2014 г. (Электронный документ) // (<https://rulaws.ru/acts/Prikaz-Minselhoza-Rossii-ot-15.12.2014-N-501/>). Проверено 03.02.2020.
- Crosby A.W. Reassessing 1492 // American Quarterly. 1989. Vol. 41(4). P. 661–669.
- Vasilyeva N.A., Ingtem J.G., Silaev D.A. Nonlinear dynamical model of microorganism growth in soil // Computational Mathematics and Modeling. 2016. 27 (2). 172–180.

THE ROLE OF THERMAL ADAPTATION IN THE DISTRIBUTION OF THE TOMATO PEST *TUTA ABSOLUTA*

© 2020 Perevertin K.A.^{a, *}, Rawashdah Sh.^{b, **}, Zaetc V.G.^{c, ***}, Kozlov D.N.^{d, ****}, Vasilyeva N.A.^d, Vasiliev T.A.^d

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, 119071, Russia;

^b National Center for Agricultural Research and Extension of Kingdom Jordan; Amman, 11621, Jordan;

^c The Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, 117198, Russia;

^d Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017, Russia;

e-mail: *perevertink@mail.ru, **rwashdah@yahoo.com, ***zaets05@mail.ru, ****kozlov_dn@esoil.ru

The relatively recent (2006) transatlantic introduction of the *Tuta absoluta* tomato moth from South America into the Old World is considered.

Based on the use of the thermal and adaptive mathematical model of ontogenesis of *T. absoluta*, it was made a conclusion about the threat of this pest species not only for sheltered soils, but also for plantations of open soils (a possibility of development of at least two generations for the Moscow Oblast and at least four ones for the Krasnodar Krai).

Key words: *Tuta absoluta*, ontogenesis, estimative mathematical model, biological contamination of agro-landscapes.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ИНВАЗИОННЫХ И АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ РОДА *EPILOBIMUM* В ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СВЯЗАНА С ФУНКЦИОНАЛЬНЫМИ ОСОБЕННОСТЯМИ РАСТЕНИЙ

© 2020 Ронжина Д.А.

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук,
Екатеринбург 620144, Россия;
Тюменский государственный университет, Тюмень 625003, Россия;
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 21.03.2019. После доработки 11.02.2020. Принята к публикации 18.02.2020.

Изучены распределение биомассы по органам, листовые параметры и скорость ассимиляции CO_2 у инвазионных *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и *E. pseudorubescens* A.K. Skvortsov и аборигенного *E. palustre* L. на Среднем Урале. Показано, что *E. adenocaulon* имел максимальную высоту, а *E. palustre* – наибольший диаметр листового полога. Самый компактный по линейным размерам вид *E. pseudorubescens* отличался наименьшей биомассой. Характер распределения биомассы по органам у инвазионных *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* соответствовал растениям с рудеральной стратегией, что выражалось в низкой доле корней и большой доле генеративных органов. Среди изученных видов *E. adenocaulon* отличался наибольшим вложением биомассы в стебель. Аборигенный *E. palustre* имел большую долю корней и листьев и меньшую долю генеративных органов, что свидетельствовало о стресс-толерантных свойствах этого вида. Кроме характера распределения биомассы по органам, *E. palustre* отличался от инвазионных видов большим (в среднем на 30%) количеством хлорофилла и меньшим в 1.2 раза содержанием каротиноидов, а также низкой фотосинтетической активностью хлорофилла. Скорость поглощения CO_2 в расчёте на единицу площади листа была наибольшей у *E. adenocaulon*, имевшего толстые листья с большой массой единицы площади листа (LMA), и превышала значение этого параметра у видов с тонкими листьями с меньшей LMA *E. palustre* и *E. pseudorubescens* в 1.8 и 1.6 раза, соответственно. Отрицательная корреляция между скоростью ассимиляции CO_2 в расчёте на 1 г сухого веса и объёмной плотностью листа (LD) ($r = -0.78$, $p < 0.001$) обусловила максимальное значение скорости фотосинтеза у *E. pseudorubescens*, имевшего наименее плотные листья. Анализ совокупности функциональных черт показал, что изученные виды р. *Epilobium* имеют разные экологические стратегии: *E. palustre* – S (стресс-толерант), *E. adenocaulon* – CR (конкуренто-рудеральная стратегия), *E. pseudorubescens* – R (рудеральный вид). Сделано заключение, что, обладая другими, чем аборигенный *E. palustre*, экологическими свойствами, инвазионные виды не оказывают прямого негативного воздействия на этот вид. Однако, благодаря CR-стратегии *E. adenocaulon* способен внедряться в сообщества прибрежно-водных растений при воздействии на них нарушающих факторов, что приведёт к снижению участия или исчезновению аборигенного стресс-толерантного вида *E. palustre* и его замещению в нарушенных сообществах более конкурентоспособным инвазионным *E. adenocaulon*.

Ключевые слова: инвазии растений, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Epilobium palustre*, распределение биомассы, листовые параметры, содержание пигментов, скорость ассимиляции CO_2 .

Введение

Epilobium adenocaulon Hausskn. и *Epilobium pseudorubescens* A.K. Skvortsov (сем. Onagraceae) – инвазионные для Евразии виды североамериканского происхождения [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010]. Впервые *E.*

adenocaulon был собран на территории России в конце XIX в. в Псковской губернии, а с середины 1960-х гг. начал быстрое распространение в Европейской части и продвижение на восток [Виноградова и др., 2010]. История интродукции и натурализации *E. pseudorubescens*

известна в меньшей степени, поскольку раньше, до идентификации этого вида Скворцовым А.К. [1973], *E. pseudorubescens* объединяли с *E. adenocaulon*. На территории России, в Карелии, *E. pseudorubescens* впервые был найден в 1950 г. [Виноградова и др., 2010]. В настоящее время оба вида широко распространены в Европейской части России и Сибири, а также обнаружены на Дальнем Востоке [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010; Чёрная книга..., 2016]. Они включены в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010] и Чёрную книгу флоры Сибири [2016].

Первоначально *E. pseudorubescens* рассматривался рядом авторов как белоцветковая форма *E. adenocaulon* [Raven, 1968; Фатаре, 1979]. Однако Скворцовым А.К. [1973, 1995] были обнаружены другие, помимо белых лепестков, морфологические признаки: более узкие ланцетные листья, более узкие лепестки цветов и более крупные семена, которые позволили идентифицировать *E. pseudorubescens* и отличить его от *E. adenocaulon*. Кроме того, *E. pseudorubescens* имеет светло-зелёные листья (без красной пигментации) с хорошо выраженным черешком, а наибольшая ширина пластинки нередко находится ближе к её середине (у *E. adenocaulon* – ближе к основанию) [Эбель, 2013]. Вместе с тем, для обоих видов характерны близкие эколого-биологические свойства. По жизненной форме *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* относят к одно-двулетним монокарпикам [Виноградова и др., 2010]. Оба вида являются самоопылителями с высокой степенью гомозиготности, характеризуются низкой генетической изменчивостью и сходны по феноритмотипу [Виноградова, 1992]. Процесс прорастания семян изучен для инвазионного *E. adenocaulon* и аборигенных видов рода *Epilobium* и показано, что условия прорастания семян и процент их всхожести сходны у инвазионного и аборигенных видов [Myerscough, Whitehead, 1966; Асминг, 2007].

Значительная фенотипическая изменчивость позволяет *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* занимать широкий спектр местообитаний во вторичном ареале [Виноградова и др., 2010]. Многие авторы отмечают приуроченность этих видов к открытым влажным

полуестественным и естественным местообитаниям и относят оба вида к экологической группе гигрофитов [Папченков, 2001; Чемерис, 2004; Куликов, 2010; Капитонова, 2011]. Произрастая в аквальных местообитаниях, оба инвазионных вида могут образовывать гибриды с аборигенным *Epilobium palustre* [Скворцов, 1995]. Гибриды обычно стерильны и образуются очень редко [Цвелёв, 2007]. В сообществах прибрежно-водных растений *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens* и аборигенный *E. palustre* не формируют собственных ассоциаций, а встречаются в качестве сопутствующих видов [Чемерис, 2004; Капитонова, 2011, Сенатор и др., 2017]. Несмотря на сходство двух инвазионных видов, обнаружено, что в большинстве исследованных районов большую инвазионную активность проявляет *E. adenocaulon* по сравнению с *E. pseudorubescens* [Борисова, 2010; Виноградова и др., 2010; Капитонова, 2011, 2015; Трemasова и др., 2012; Чёрная книга..., 2016]. В ряде работ отмечено, что *E. adenocaulon* стал обычным компонентом в прибрежно-водных экосистемах, в то время как *E. pseudorubescens* встречался там реже [Чемерис, 2004; Борисова, 2010; Капитонова, 2011] и более распространён в рудеральных местообитаниях [Виноградова и др., 2010; Третьякова, 2011; Чёрная книга..., 2016]. Кроме того, считается, что *E. pseudorubescens* более теневынослив по сравнению с *E. adenocaulon* [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010].

Физиологические исследования видов рода *Epilobium* посвящены, в основном, изучению процессов семенного размножения и прорастания семян [Myerscough, Whitehead, 1966; Lee et al., 2017] или синтеза и накопления биологически активных веществ, используемых в фармакологии [Barakat et al., 1997; Granica et al., 2014], а также выявлению механизмов устойчивости растений к росту в условиях затопления [Justin, Armstrong, 1987; Lenssen et al., 2003]. Хорошими индикаторами экологических свойств вида являются функциональные черты растений, такие как высота растений, распределение биомассы по органам и листовые функциональные черты (толщина, плотность и сухая масса единицы площади листа,

содержание пигментов и скорость поглощения CO₂) [Lambers et al., 1998; Пьянков, Иванов, 2000; Novick et al., 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013]. Функциональные черты растений позволяют идентифицировать экологические стратегии видов [Westoby, 1998; Pierce et al., 2017] и выявить механизмы адаптации к действию факторов среды [Lambers et al., 1998; Иванов и др., 2008]. Сравнительный анализ функциональных черт растений инвазионных и аборигенных видов нередко используется для установления свойств, обеспечивающих инвазионный потенциал видов [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012]. Проведение такого анализа у близкородственных видов, обладающих общей эволюционной историей развития и комплексом близких эколого-биологических черт, позволяет выяснить физиологические механизмы большей конкурентоспособности инвазионных видов. Ранее было показано, что в прибрежно-водных сообществах Верхнего Поволжья инвазионный *E. adenocaulon* часто встречается вместе с аборигенным *E. palustre* L. [Чемерис, 2004]. На Среднем Урале *E. palustre* также является широко распространённым аборигенным видом, обитающим в переувлажнённых местообитаниях [Определитель..., 1994]. В связи с этим, *E. palustre* был выбран для сравнения с инвазионными *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens*.

Целями данной работы были: 1) выявить физиологические механизмы экологической дифференциации инвазионных видов *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens*, а также аборигенного *E. palustre*; 2) определить экологические стратегии этих видов; 3) оценить конкурентоспособность *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* в переувлажнённых местообитаниях на Среднем Урале. Для этого были изучены функциональные черты *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens* и *E. palustre* и проведён сравнительный анализ этих параметров у растений, произраставших в прибрежно-водных экосистемах.

Материал и методика

Растения были собраны на берегу Верх-Исетского водохранилища (верхнее течение р. Исеть, 56°50.471' с. ш., 60°30.564' в. д). Инвазионные

виды *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* произрастали в сообществе с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний (с доминированием *Persicaria minor* (Huds.) Opiz и *P. hydropiper* (L.) Delabre), аборигенный *E. palustre* – в сообществе с доминированием *Carex acuta* L. Район исследований расположен на восточных предгорьях Урала в подзоне южной тайги. Климат территории умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха около +3 °С. Средняя температура самого холодного месяца (январь) –13 °С, самого тёплого месяца (июль) +19 °С. Годовая сумма осадков 470–540 мм. Продолжительность вегетационного периода от 90 до 115 дней. Для территории характерна большая плотность населения и высокий уровень промышленного и сельскохозяйственного производства [Атлас..., 2014].

У двух инвазионных видов *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens*, а также аборигенного *E. palustre* были изучены биомасса, листовые параметры (площадь, толщина и плотность листьев), содержание пигментов и фотосинтетическая активность листьев. Для анализа брали неповреждённые, полностью сформированные растения, находящиеся в фазе цветения-плодоношения. Высоту, диаметр листового полога и массу растений, а также параметры листьев измеряли в 10 биологических повторностях (10 растений для каждого вида). Структуру биомассы растений, содержание пигментов и скорость поглощения CO₂ определяли в 5 повторностях.

Для изучения структуры биомассы растения выкапывали, очищали от почвы, высушивали, взвешивали и рассчитывали отношение массы отдельных органов к массе целого растения.

Для определения листовых параметров собирали листья среднего яруса с 10 растений. На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012Е (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали, взвешивали и рассчитывали содержание воды и сухого вещества в листе (LDMC, leaf dry matter content, мг/г). Площадь листа устанавливали с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Сухую массу единицы площа-

ди листа (LMA, leaf mass per area, г/м²) вычисляли как $LMA = DW \div S \times 10$ (DW – сухая масса листа, мг; S – площадь листа, см²). Плотность листа (LD, leaf density, г/см³) рассчитывали как $LD = LMA \div T$ (LMA – сухая масса единицы площади листа, г/м²; T – толщина листа, мкм). Кроме этого, определяли отношение площади листьев к массе целого растения (LAR, leaf area ratio, см²/г) по формуле: $LAR = LMR \div LMA \times 100$ (LMR, leaf mass ratio – доля листьев в биомассе целого растения, %; LMA – сухая масса единицы площади листа, г/м²).

Максимальную скорость поглощения CO₂ (A_{max}, мкмоль CO₂/(м² с)) измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при освещённости 1800 мкмоль/(м² с), содержании CO₂ 380 ppm, влажности 50% и температуре 24 °C.

Для измерения содержания пигментов брали высежки из тех же листьев, на которых определяли газообмен. Пигменты экстрагировали 80%-м ацетоном и измеряли оптическую плотность экстрактов на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам [Lichtenthaler, Wellburn, 1983] с пересчётом на единицу площади листа. Долю хлорофиллов, входящих в светособирающий комплекс (Chl_{LHC}, chlorophyll of light-harvesting complex, %), определяли, используя подход Дымовой О.А. и Головки Т.К. [2007]. Фотосинтетическую активность хлорофилла (A_{chl}, мкмоль CO₂/(г Chl с)) рассчитывали делением скорости поглощения CO₂ на единицу площади листа на содержание пигментов в единице площади листа.

Для установления влияния фактора «Вид» (*E. palustre*, *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens*) на изученные показатели был проведён однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Для оценки достоверности различий между средними значениями использовали Тьюки (Tukey) HSD тест с вероятностью безошибочного прогноза 0.95. Метод парной корреляции Пирсона был применён для определения силы и характера связей между изученными параметрами. На графиках приведены средние значения показателей со стандартной ошибкой.

Результаты

Структура биомассы видов рода *Epilobium*.

Сравнительный анализ размеров растений у изученных видов показал, что *E. adenocaulon* был выше, чем *E. palustre* и *E. pseudorubescens* в среднем на 15% и 34%, соответственно (рис. 1).

В то же время, *E. palustre* имел в среднем на 65% больший диаметр листового полога по сравнению с инвазионными видами. Самый компактный по линейным размерам вид *E. pseudorubescens* характеризовался также наименьшей биомассой. Отношение площади листьев к массе целого растения (LAR) у *E. adenocaulon* было на 60% ниже, чем у *E. palustre* и *E. pseudorubescens*. Биомасса растений положительно коррелировала с их высотой ($r=0.88$, $p<0.0001$).

Анализ распределения биомассы растения по органам показал, что у инвазионных видов доли корней и листьев были меньше в 1.2 раза, а доли генеративных органов больше в 3 раза у *E. adenocaulon* и в 5 раз у *E. pseudorubescens* по сравнению с аборигенным *E. palustre* (рис. 2).

Среди изученных видов *E. adenocaulon* отличался наибольшим вложением биомассы в стебель.

Листовые параметры у видов рода *Epilobium*. Анализ значений листовых параметров показал, что изученные виды не имели достоверных различий по площади листа (рис. 3).

E. adenocaulon имел в 1.7 раза более толстые листья и в 1.3 раза более плотные листья, чем другие виды. При одинаковой толщине листа у *E. palustre* и *E. pseudorubescens*, небольшая плотность листьев *E. pseudorubescens* обусловила меньшую (на 20%) сухую массу единицы площади листа (LMA) по сравнению с *E. palustre*. Таким образом, вследствие изменения толщины и/или плотности листа в ряду *E. adenocaulon* – *E. palustre* – *E. pseudorubescens* наблюдались уменьшение LMA, которое сопровождалось закономерным снижением содержания сухого вещества в листе (LDMC) ($r=0.98$, $p<0.00001$) и увеличением содержания воды ($r=-0.98$, $p<0.00001$) (рис. 3). Корреляционный анализ показал, что LMA отрицательно связан с LAR ($r=-0.95$, $p<0.000001$) и положительно с высотой ($r=0.72$, $p<0.01$) и биомассой растений ($r=0.69$, $p<0.01$).

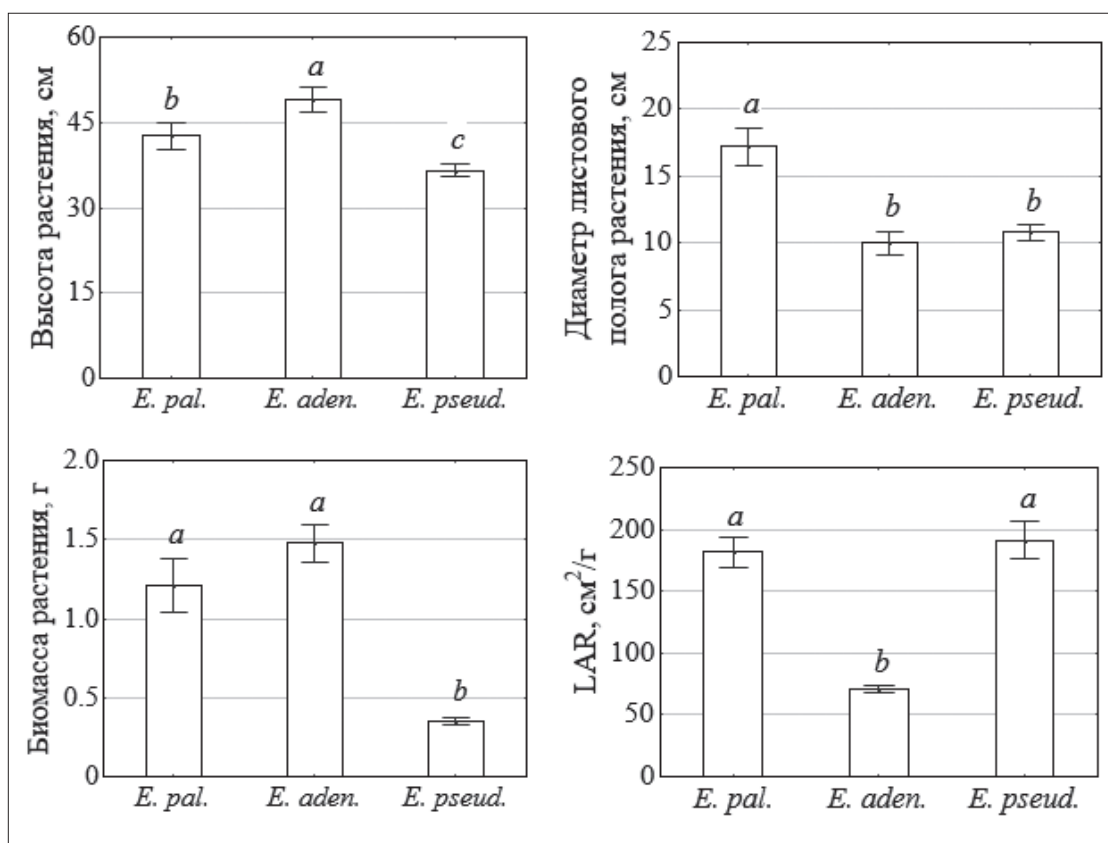


Рис. 1. Высота, биомасса и размеры листового полога растения (диаметр и LAR, leaf area ratio) у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

Содержание пигментов у видов рода *Epilobium*. Анализ содержания пигментов в единице площади листа показал, что *E. palustre* отличался от инвазионных видов большим (в среднем на 30%) количеством хлорофиллов и

меньшим в 1.2 раза содержанием каротиноидов (рис. 4).

Отношение хлорофиллов a/b увеличилось в ряду *E. palustre* – *E. adenocaulon* – *E. pseudorubescens*, что сопровождалось

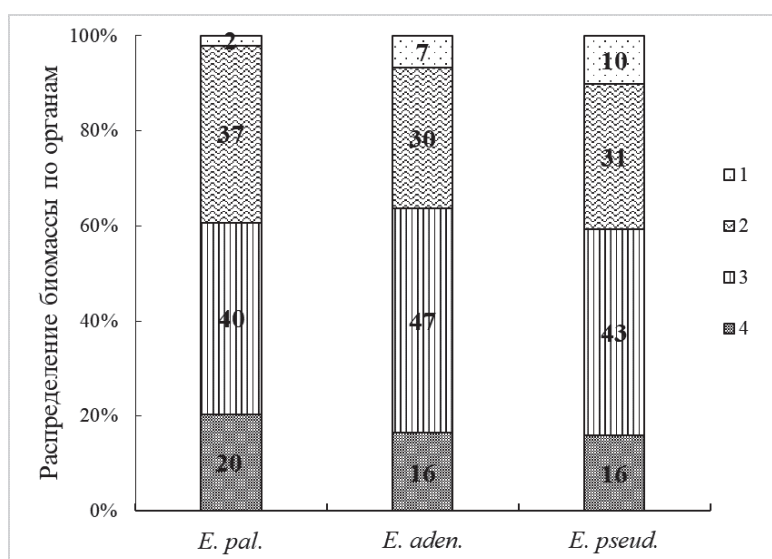


Рис. 2. Распределение биомассы по органам у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). 1 – генеративные органы, 2 – листья, 3 – стебли, 4 – корни. Цифры на столбцах диаграммы – среднее значение доли органов ($n=5$).

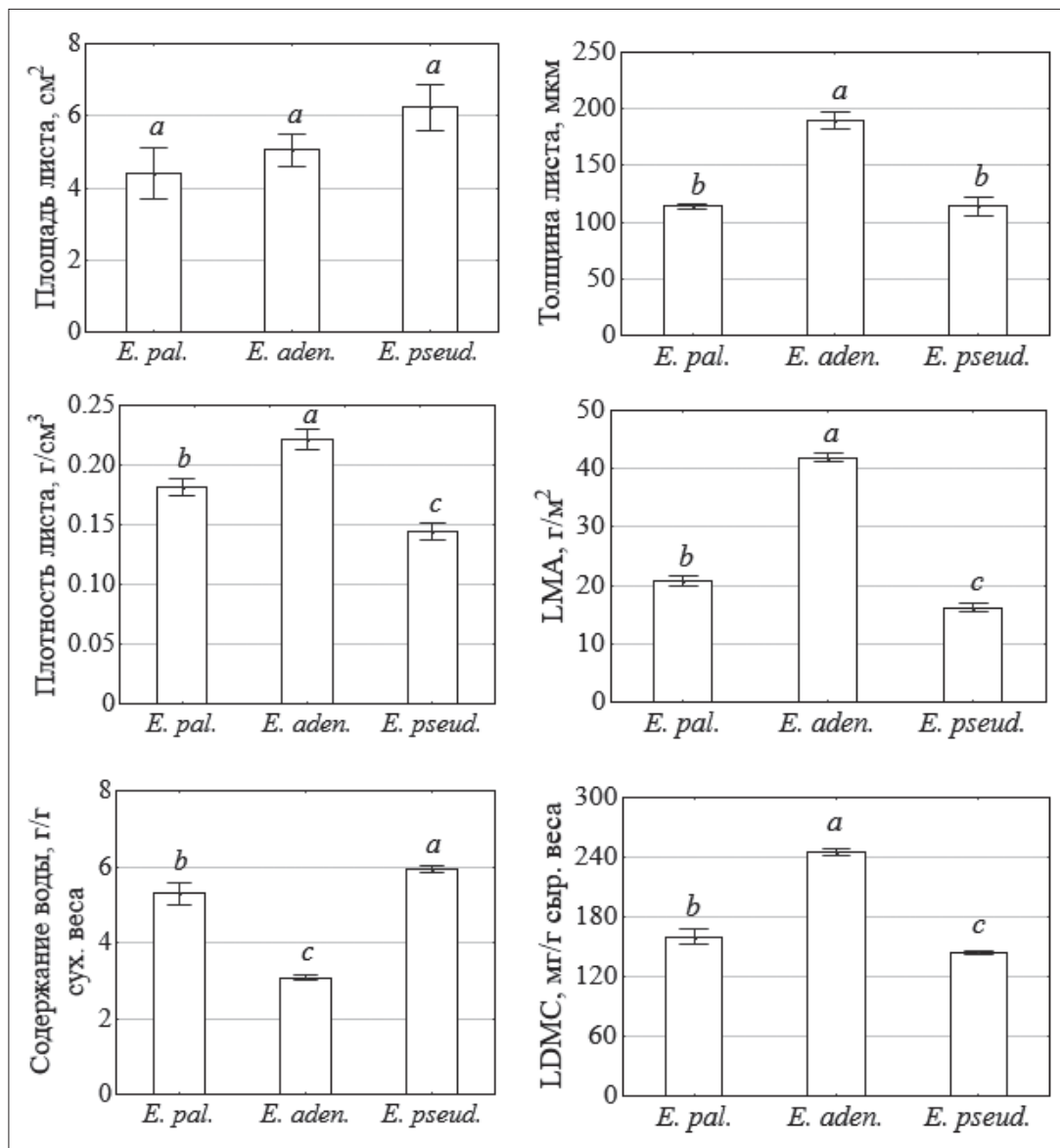


Рис. 3. Листовые параметры (LMA – сухая масса единицы площади листа, LDMC – содержание сухого вещества в листе) у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

закономерным снижением доли хлорофиллов светособирающего комплекса (рис. 4). Отношение хлорофиллов к каротиноидам также уменьшалось в ряду *E. palustre* – *E. adenocaulon* – *E. pseudorubescens* и отрицательно коррелировало с отношением хлорофиллов a/b ($r = -0.90$, $p < 0.00001$). Фотосинтетическая активность хлорофилла у инвазионных видов *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* была в 2.0 и 1.6 раза выше по сравнению с *E. palustre* (рис. 4).

Скорость поглощения CO₂ у видов рода *Epilobium*. Скорость поглощения CO₂ в расчёте на единицу площади листа была связана параметрами структуры листа и положитель-

но коррелировала с толщиной листа и LMA ($r = 0.81$, $p < 0.001$ и $r = 0.84$, $p < 0.0001$, соответственно). В соответствии с этим, значение данного показателя было наибольшим у *E. adenocaulon*, имевшего толстые листья с большей LMA, и превышало скорость ассимиляции CO₂ у видов с тонкими листьями с меньшей LMA *E. palustre* и *E. pseudorubescens* в 1.8 и 1.6 раза, соответственно (рис. 5).

Скорость поглощения CO₂ в расчёте на 1 г сухого веса листа также была связана со структурой этого органа, а именно с плотностью листовой пластинки. Отрицательная корреляция между этими параметрами ($r = -0.78$, $p < 0.001$) обусловила максимальное значение скорости

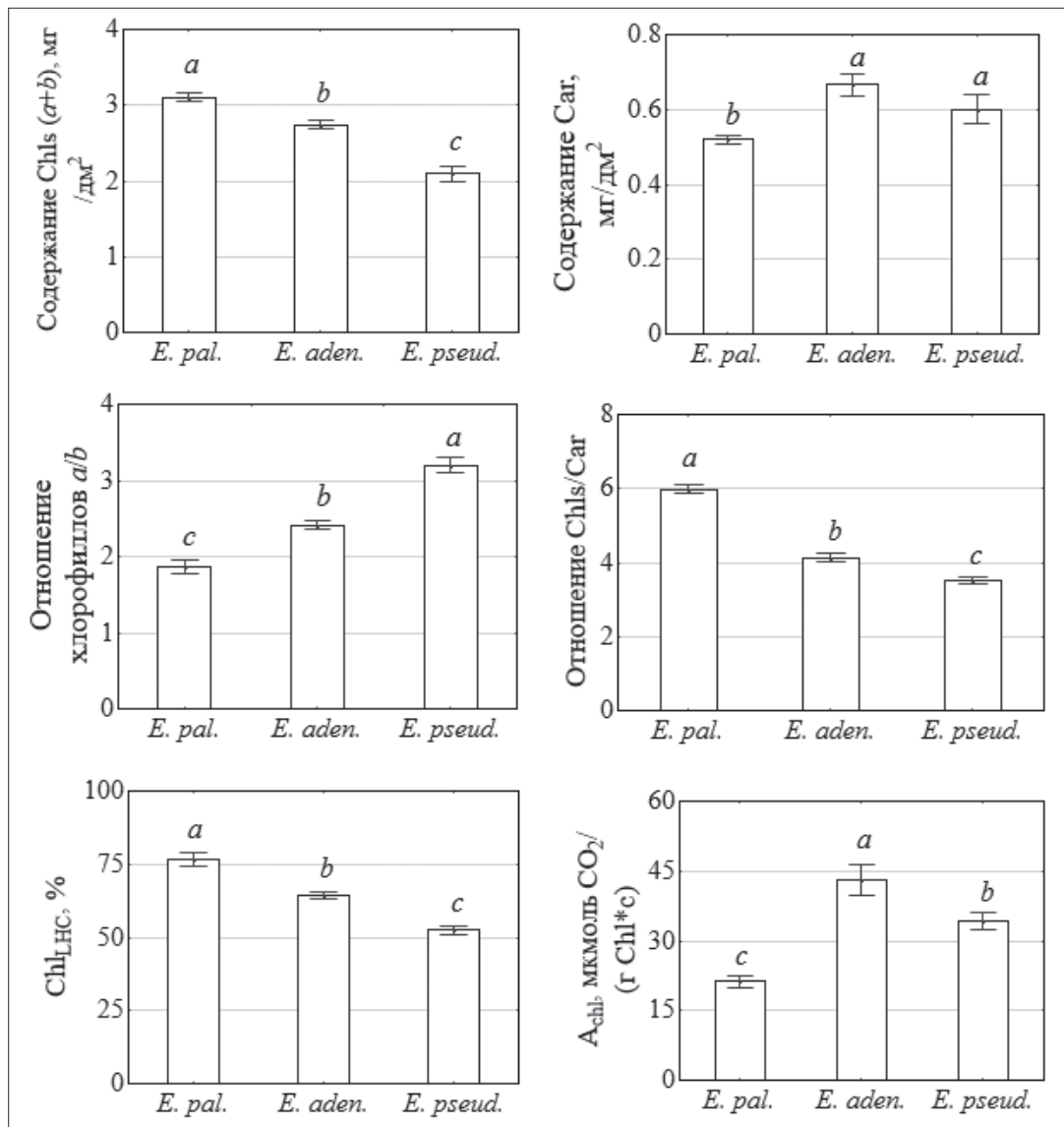


Рис. 4. Показатели пигментного комплекса листьев у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Chl(s) (chlorophyll(s)) – хлорофилл(ы), Car (carotenoids) – каротиноиды, Chl_{LHC} (chlorophyll of light-harvesting complex) – хлорофилл светособирающего комплекса, A_{chl} – фотосинтетическая активность хлорофилла. Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

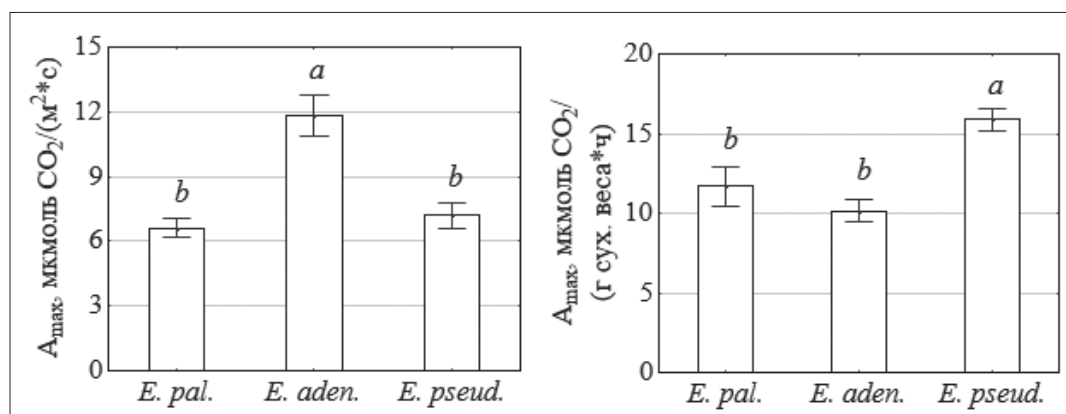


Рис. 5. Скорость поглощения CO₂ (A_{max}) у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

фотосинтеза в расчёте на 1 г сухого веса у вида *E. pseudorubescens*, имевшего наименее плотные листья (рис. 5). Скорость поглощения CO₂ в расчёте на единицу площади листа была в большей степени связана с высотой растений ($r=0.67$, $p<0.01$), чем с их биомассой ($r=0.55$, $p<0.05$) и отрицательно коррелировала с отношением общей площади листьев к массе растения ($r=-0.81$, $p<0.001$).

Обсуждение

Экологическая стратегия вида характеризует совокупность его экологических свойств. Существуют разные подходы к отбору черт растений, необходимых для определения стратегии вида. Тем не менее большинство из авторов отмечают важность жизненной формы, продолжительности жизни и размеров растения для идентификации стратегии вида [Grime et al., 1988; Westoby, 1998; Hodgson et al., 1999]. Как было отмечено выше, изученные нами инвазионные виды *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* сходны по жизненной форме [Виноградова и др., 2010]. Ранее установлено, что продолжительность жизни этих видов также одинакова, они являются двулетниками [Виноградова и др., 2010]. Известно, что короткий цикл развития является одним из признаков растений с рудеральной стратегией (R-стратегия) [Grime et al., 1988]. Наши исследования показали, что характер распределения биомассы по органам у *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* также соответствовал R-стратегам, что выражалось в низкой доле корней и большой доле генеративных органов (рис. 2). Именно такие особенности ранее были выявлены у рудеральных видов растений Среднего Урала [Пьянков, Иванов, 2000].

В отличие от двух других изученных видов, *E. adenocaulon* имел большую долю стеблей в биомассе (рис. 2). Как было установлено для инвазионной *Bidens frondosa* L. [Ронжина, 2017], большая доля стеблей может быть конкурентным преимуществом вида, так как обеспечивает большие размеры растения, необходимые для перехвата фотосинтетически активной радиации, и одновременно снижает затраты на построение биомассы целого растения, поскольку конструкционная

цена стеблей у травянистых растений меньше, чем энергетическая стоимость листьев и семян [Poorter, 1994]. Большая доля стеблей в биомассе обнаружена также у инвазионного *Heracleum sosnowskyi* Manden. по сравнению с аборигенным *Heracleum sibiricum* L. [Весёлкин и др., 2017; Бетехтина и др., 2018]. Помимо особенностей распределения биомассы, *E. adenocaulon* характеризовался наибольшей высотой и значительной биомассой по сравнению с другими изученными видами (рис. 1), что свидетельствует о выраженности конкурентных свойств у *E. adenocaulon*.

Физиологической основой для большой конкурентоспособности *E. adenocaulon* стала высокая скорость поглощения CO₂ единицы площади листа (рис. 5), которая была обеспечена толстыми листьями с большей LMA (рис. 3). Аналогично нашим результатам большой ассимиляционный потенциал инвазионного *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенным *H. sibiricum* был также обеспечен плотными листьями с большой фотосинтетической активностью единицы площади листа [Весёлкин и др., 2017; Бетехтина и др., 2018]. Следует отметить, что у других изученных видов аквальных местообитаний (*Elodea canadensis* Michx., *Bidens frondosa* L.), напротив, были обнаружены листья с меньшей LMA по сравнению с аборигенными видами [Ронжина, 2006, 2017]. Снижение LMA обычно сопровождается увеличением относительной листовой поверхности на единицу сухой массы растения (LAR), что также приводит к возрастанию фотосинтетической продуктивности растений [Lambers et al., 1998; Ронжина, 2017]. Таким образом, в отличие от других инвазионных видов аквальных местообитаний, у *E. adenocaulon* большой фотосинтетический потенциал растения был обеспечен высокой скоростью поглощения CO₂ единицы площади листа, а не развитием большой ассимиляционной поверхности растения.

Ранее у водных и прибрежно-водных растений были обнаружены положительные корреляции между скоростью фотосинтеза, LMA и количеством фотосинтетических клеток в единице площади листа, что свидетельствует о том, что листья гидро- и гигрофитов состоят

преимущественно из фотосинтетических тканей с большими воздухоносными полостями [Ронжина, Пьянков, 2001; Ронжина и др., 2004]. Поскольку среди трёх изученных видов *E. adenocaulon* имел листья с наибольшими значениями LMA и скорости фотосинтеза, можно предположить, что для этого вида характерно также самое большое число фотосинтетических клеток. Как было показано ранее, большое количество фотосинтетических элементов (клеток и хлоропластов) свойственно для растений с C (конкурентной) и R (рудеральной) стратегиями [Pyankov et al., 1998]. Таким образом, результаты наших исследований позволяют заключить, что размер растений, распределение биомассы по органам, структура и функциональная активность листьев отражают промежуточный тип стратегии CR (конкурентно-рудеральный) инвазионного *E. adenocaulon*. В работе Grime et al. [1988] *E. adenocaulon* также был отнесён к CR-стратегам на основании определения таких параметров как скорость роста и морфологический индекс (бальная оценка высоты и габитуса растения). Такая стратегия предполагает, что данный вид может проявлять инвазионную активность в сообществах прибрежно-водных растений с разной степенью нарушения и в сообществах с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний.

Среди трёх изученных видов инвазионный *E. pseudorubescens* был наиболее компактным растением с наименьшей биомассой (рис. 1). В совокупности с особенностями распределения биомассы по органам, такими как большая доля генеративных органов и маленькая доля корней (рис. 2), это свидетельствовало о рудеральной стратегии данного вида. Помимо небольших размеров и биомассы, *E. pseudorubescens* имел самое низкое содержание хлорофиллов в единице площади листа среди трёх изученных видов (рис. 4). Это объясняет наблюдение некоторых авторов [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010; Эбель, 2013], что листья *E. pseudorubescens* более светлые по сравнению с *E. adenocaulon*. Другими специфическими чертами пигментного комплекса листьев *E. pseudorubescens* были низкая доля пигментов светособирающего комплекса и большая доля каротиноидов

(рис. 4). Ранее показано, что у растений открытых местообитаний уменьшаются размеры светособирающего комплекса в основном за счёт уменьшения количества хлорофилла *b* и возрастает роль каротиноидов в защите фотосинтетического аппарата от фотоокисления при высокой инсоляции [Ронжина и др., 2004; Дымова, Головкин, 2007]. Это позволяет заключить, что особенности соотношения пигментов в листьях *E. pseudorubescens* характеризовали данный вид как наиболее светлюбивый среди трёх изученных. Поскольку эвритопный *E. pseudorubescens* нередко встречается в затенённых условиях, ранее было сделано заключение о его теневыносливости [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010]. Можно предположить, что пигментный комплекс *E. pseudorubescens* обладает большой пластичностью, позволяющей регулировать количество и соотношение пигментов в зависимости от условий освещения.

В отличие от *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens* имел тонкие и менее плотные листья с низким содержанием сухого вещества (рис. 3). Ранее такие структурные особенности листьев были обнаружены у инвазионной *Bidens frondosa* L. [Ронжина, 2017]. Низкое содержание сухого вещества в листе и небольшое количество хлорофиллов в единице площади листа свидетельствовали о наименьшем количестве клеток и хлоропластов в единице площади листа у *E. pseudorubescens* среди трёх изученных видов [Ронжина и др., 2004; Ронжина, Иванов, 2014]. Это указывает на неплотную упаковку клеток мезофилла внутри листа, что имеет значение для процесса газообмена. Рыхлая структура листа может обеспечить большую свободную от клеточных контактов поверхность мезофилла и большую поверхность хлоропластов, обращённых в межклетники, что увеличивает проводимость мезофилла для диффузии углекислоты и скорость фотосинтеза [Oguchi et al., 2003; Иванова и др., 2006; Kodama et al., 2011]. Наше исследование также показало, что неплотная структура листа способствовала оптимизации газообмена листьев *E. pseudorubescens*. Так, скорость поглощения CO₂ на единицу площади листа у *E. pseudorubescens* была сходна с *E. palustre*, в расчёте на 1 г хлорофилла превосходила ско-

рость поглощения CO_2 у *E. palustre* в 1.6 раза, а в расчёте на 1 г сухого веса была максимальной среди трёх изученных видов (рис. 5).

Известно, что помимо влияния на скорость газообмена, особенности структуры листа тесно связаны с химическим составом и, как следствие, имеют значение для величины энергетической стоимости их построения [Poorter et al., 2006; Ронжина и др., 2010; Ронжина, Иванов, 2014]. Так, снижение количества сухого вещества в листе и уменьшение LMA приводит к уменьшению конструкционной цены листьев [Ронжина, Иванов, 2014; John et al., 2017]. Благодаря низкой энергетической стоимости построения листьев, растения с низким содержанием сухого вещества в листе и LMA могут оптимизировать фотосинтетическую продуктивность растения, формируя большую площадь листьев в расчёте на единицу массы растения (LAR). Таким образом, в отличие от *E. adenocaulon*, фотосинтетический потенциал *E. pseudorubescens* был обеспечен развитием большой ассимиляционной поверхности растения, а не высокой скоростью поглощения CO_2 единицы площади листа. В целом, структурно-функциональные черты фотосинтетического аппарата *E. pseudorubescens*, такие как тонкие листья с низким содержанием сухого вещества в листе, небольшой LMA и высокой фотосинтетической активностью в расчёте на 1 г хлорофилла и 1 г сухого веса листа, должны обеспечить этому виду эффективное использование ресурсов для быстрого роста биомассы и переходу к формированию семян в короткий благоприятный период в нарушенных открытых местообитаниях. Таким образом, размеры растений, характер распределения биомассы по органам и структурно-функциональные особенности листьев отражают принадлежность этого вида к R-стратегам. Такое заключение о стратегии *E. pseudorubescens* вполне согласуется со спектром часто занимаемых этим видом местообитаний, а именно рудеральные и нарушенные прибрежно-водные [Виноградова и др., 2010, Капитонова, 2011, Третьякова, 2011, Чёрная книга..., 2016].

Характер распределения биомассы по органам у аборигенного *E. palustre* свидетельствовал о стресс-толерантных свойствах этого вида, что выражалось в большой доле корней и

листьев и меньшей доле генеративных органов (рис. 2). Ранее подобные особенности были установлены у стресс-толерантных растений Среднего Урала [Пьянков, Иванов, 2000]. Помимо характера распределения биомассы, *E. palustre* имел специфические черты пигментного комплекса, которые заключались в низком отношении хлорофиллов *a/b*, высокой доле пигментов в светособирающем комплексе и небольшой фотосинтетической активности хлорофилла (рис. 4). Известно, что такие признаки свойственны растениям, адаптированным к произрастанию в условиях затенения [Ронжина и др., 2004; Дымова, Головкин, 2007]. О приспособлении к пониженной освещённости свидетельствовал также наибольший среди трёх изученных видов диаметр листового полога растений у *E. palustre* (рис. 1). Более широкий листовый полог способствует уменьшению самозатенения листьев и обеспечивает более равномерное поступление фотосинтетически активной радиации ко всей листовой поверхности растения. В целом, исследование показало, что *E. palustre* является наиболее теневыносливым видом среди трёх изученных. Устойчивость к затенению отражает адаптацию этого вида к произрастанию в нижнем ярусе прибрежно-водных сообществ высокотравных гелофитов или кустарников. Таким образом, характер распределения биомассы по органам, особенности пигментного комплекса и функциональные черты листьев отражают стресс-толерантные свойства аборигенного *E. palustre*. В работе Grime et al. [1988] стратегия *E. palustre* определена как S (стресс-толерант) на основании изучения таких параметров, как скорость роста и морфологический индекс, а также анализа частоты встречаемости вида в разных местообитаниях.

Заключение

Сравнительный анализ функциональных черт у видов рода *Epilobium* позволил выяснить физиологические механизмы их экологической дифференциации, которые заключались в разной структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата растений. Так, листья разных видов отличались по толщине, плотности и содержанию пигментов, что со-

проводилось закономерными изменениями скорости фотосинтеза как в расчёте на единицу листовой поверхности, так и на 1 г сухого веса и 1 г хлорофилла.

Основные различия между аборигенным *E. palustre* и инвазионными видами *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* были связаны с распределением биомассы по органам и пигментным комплексом растений. По сравнению с инвазионными видами *E. palustre* имел большую долю корней и листьев и меньшую долю генеративных органов. Характерными чертами пигментного комплекса *E. palustre* были низкое отношение хлорофиллов *a/b*, высокая доля пигментов в светособирающем комплексе и небольшая фотосинтетическая активность хлорофилла.

Особенности распределения биомассы по органам и функциональные черты листьев отражали экологические стратегии видов рода *Epilobium*. Аборигенный *E. palustre* проявлял S-стратегию, инвазионный *E. adenocaulon* – CR-стратегию, инвазионный *E. pseudorubescens* – R-стратегию. Обладая стресс-толерантными свойствами, аборигенный *E. palustre* произрастает в ненарушенных местообитаниях в нижнем ярусе сообществ высокотравных гелофитов или кустарников. Близкие по стратегии инвазионные виды будут проявлять большую активность в нарушенных открытых местообитаниях, занятых сообществами с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний. Таким образом, имея другие экологические свойства, чем аборигенный *E. palustre*, инвазионные виды не будут оказывать прямого негативного воздействия на этот вид. Однако, благодаря CR-стратегии *E. adenocaulon* способен внедряться в сообщества прибрежно-водных растений при воздействии на них нарушающих факторов, что приведёт к снижению участия или исчезновению аборигенного стресс-толерантного вида *E. palustre* и его замещению в нарушенных сообществах более конкурентоспособным инвазионным *E. adenocaulon*.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Госзадания Ботанического сада УрО РАН.

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

- Асминг С.В. Морфолого-биологические особенности и экология видов рода *Epilobium* L. в Мурманской области // Вестник ОГУ. 2007. № 10. С. 128–134.
- Атлас Свердловской области / Под ред. В.Г. Капустина, И.Н. Корнева. Екатеринбург: Сократ, 2014. 32 с.
- Бетехтина А.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А., Малыгин М.В., Иванов Л.А. Относительная скорость роста и её компоненты у инвазионного *Heracleum sosnowskyi* и аборигенного *H. sibiricum* // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 4. С. 7–19.
- Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3. № 4. С. 2–9.
- Весёлкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А., Микрюкова М.А., Большаков В.Н., Бетехтина А.А. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазионного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады академии наук. 2017. Т. 473. № 1. С. 114–117.
- Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных видов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Дымова О.А., Головки Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 521–528.
- Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 3. С. 332–339.
- Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушников Р.М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трёхмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 1–10.
- Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 34–42.
- Капитонова О.А. Конспект флоры макрофитов Вятско-Камского Предуралья // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9. № 4. С. 4–85.

- Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 969 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала / Под ред. П.Л. Горчаковского, Е.А. Шуровой, М.С. Князева и др. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Ронжина Д.А. Физиологические аспекты натурализации *Elodea canadensis* Michx. // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международной научной конференции / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырёва. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 2006. С. 87–88.
- Ронжина Д.А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 3. С. 68–79.
- Ронжина Д.А., Иванов Л.А. Конструкционная цена и мезоструктура листьев гидрофитов // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 6. С. 824–832.
- Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Пьянков В.И. Химический состав листа и структура фотосинтетического аппарата высших водных растений // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 3. С. 389–397.
- Ронжина Д.А., Некрасова Г.Ф., Пьянков В.И. Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводных, плавающих и погружённых листьев гидрофитов // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 1. С. 27–34.
- Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 5. С. 661–669.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С. Инвазионные и потенциально инвазионные растения Среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 57–69.
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области // Бюл. Гл. бот. сада. 1973. Вып. 87. С. 3–11.
- Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) во флоре России // Бюл. МОИП. 1995. Т. 100, вып. 1. С. 74–78.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярослав. педагогический вестник. Сер. Естественные науки. 2012. Т. 3. № 1. С. 103–111.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–68.
- Фатаре И.Я. Род *Epilobium* в Латвийской ССР // Флора и растительность Латв. ССР. Рига: Зинатне, 1979. С. 129–132.
- Цвелёв Н.Н. О роде *Epilobium* L. (Onagraceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2007. Т. 39. С. 241–259.
- Чемерис Е.В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2004. 158 с.
- Чёрная книга флоры Сибири / Под ред. Ю.К. Виноградовой, А.Н. Куприянова. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Эбель А.Л. О распространении *Epilobium pseudorubescens* (Onagraceae) в Сибири // Turczaninowia. 2013. Т. 16. № 3. С. 112–115.
- Barakat H.H., Hussein S.A.M., Marzouk M.S., Merfort I., Nawwar M.A.M. Polyphenolic metabolites of *Epilobium hirsutum* // Phytochemistry. 1997. Vol. 46. P. 935–941.
- Granica S., Piwowarski J.P., Monika E. Czerwińska M.E., Kiss A.K. Phytochemistry, pharmacology and traditional uses of different *Epilobium* species (Onagraceae): A review // Journal of Ethnopharmacology. 2014. Vol. 156. P. 316–346.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman Inc., 1988. 653 p.
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem // Oikos. 1999. Vol. 85. P. 282–294.
- Hovick S.M., Peterson C.J., Carson W.P. Predicting invasiveness and range size in wetland plants using biological traits: a multivariate experimental approach // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100. P. 1373–1382.
- John G.P., Scoffoni C., Sack L., Buckley T.N., Villar R., Poorter H. The anatomical and compositional basis of leaf mass per area // Ecology Letters. 2017. Vol. 20. P. 412–425.
- Justin S.H.F.W., Armstrong W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding // New Phytologist. 1987. Vol. 106. P. 465–495.
- Kodama N., Cousins A., Tu K.P., Barbour M.M. Spatial variation in photosynthetic CO₂ carbon and oxygen isotope discrimination along leaves of the monocot triticale (*Triticum*×*Secale*) relates to mesophyll conductance and the Pécelet effect // Plant, Cell and Environment. 2011. Vol. 34. P. 1548–1562.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant physiological ecology. New York: Springer-Verlag, 1998. 540 p.
- Lee E.-P., Han Y.-S., Lee S.-I., Cho K.-T., Park J.-H., You Y.-H. Effect of nutrient and moisture on the growth and reproduction of *Epilobium hirsutum* L., an endangered plant // Journal of Ecology and Environment. 2017. Vol. 41. P. 1–9.
- Lenssen J.P.M., Menting F.B.J., Van der Putten W.H. Plant responses to simultaneous stress of waterlogging and shade: amplified or hierarchical effects? // New Phytologist. 2003. Vol. 157. P. 281–290.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Biochemical Society Transactions. 1983. Vol. 603. P. 591–592.

- Myerscough P.J., Whitehead F.H. Comparative biology of *Tussilago farfara* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Epilobium montanum* L. and *Epilobium adeno-caulon* Hausskn. I. General biology and germination // *New Phytologist*. 1966. Vol. 65. P. 192–210.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // *Plant, Cell and Environment*. 2003. Vol. 26. P. 505–512.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S., Cornelissen J.H.C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2013. Vol. 61. P. 167–234.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin III F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Le Stradic S., Penuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Functional Ecology*. 2017. Vol. 31. P. 444–457.
- Poorter H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective // *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction* / Eds. J. Roy, E. Garnier. The Hague: SPB Academic Publishing, 1994. P. 111–127.
- Poorter H., Pepin S., Rijkers T., de Jong Y., Evans J.R., Körner C. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves // *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57. P. 355–371.
- Pyankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissue of plant species of different functional types in a boreal vegetation // *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences* / Eds. H. Lambers, H. Poorter, M.M.I. Van Vuuren. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 71–87.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? // *Biological Invasions* / Ed. W. Nentwig. Berlin: Springer-Verlag, 2007. P. 97–125.
- Raven P.H. *Epilobium* // *Florae Europaea*. Cambridge: University Press, 1968. Vol. 2. 455 p.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 199. P. 213–227.

ECOLOGICAL DIFFERENTIATION BETWEEN INVASIVE AND NATIVE SPECIES OF THE GENUS *EPILOBIUM* IN RIPARIAN ECOSYSTEMS IS ASSOCIATED WITH PLANT FUNCTIONAL TRAITS

© 2020 Ronzhina D.A.

Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, 620144, Russia;
Tyumen State University, Tyumen, 625003, Russia;
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

The biomass allocation, leaf traits and CO₂ assimilation rate of invasive *Epilobium adenocaulon* Hausskn. and *Epilobium pseudorubescens* A.K. Skvortsov and native *Epilobium palustre* L. were studied in the Middle Urals. *E. adenocaulon* had a maximum plant height, and *E. palustre* had the largest diameter of a leaf canopy. *E. pseudorubescens* was the most compact in linear sizes among the species and differed from others by the smallest biomass. The biomass allocation of invasive *E. adenocaulon* and *E. pseudorubescens* corresponded to plants with ruderal strategy, which was expressed in a low root mass ratio and a large generative organs mass ratio. Native *E. palustre* had a large root and leaf mass ratio and a small generative organs mass ratio that indicated the stress-tolerant properties of this species. In addition to the biomass allocation, *E. palustre* differed from invasive species by large (on average 30%) chlorophyll content and 1.2 times less carotenoid content, as well as a low CO₂ assimilation rate per chlorophyll unit. *E. adenocaulon* had thick leaves with a high leaf mass per area (LMA) and the highest rate of CO₂ uptake per unit leaf area which exceeded the value of this parameter in species *E. palustre* and *E. pseudorubescens* with thin leaves with a smaller LMA by 1.8 and 1.6 times respectively. The negative correlation between the rate of CO₂ assimilation per dry weight unit and leaf density (LD) ($r = -0.78, p < 0.001$) determined the maximum value of the photosynthetic rate in *E. pseudorubescens*, which had the least dense leaves. Complex analysis of the plant functional traits showed that the studied species of genus *Epilobium* exhibited different ecological strategies: *E. palustre* – S, *E. adenocaulon* – CR, *E. pseudorubescens* – R. It has been concluded that, possessing ecological properties other than native *E. palustre*, invasive species do not directly affect the native species. However, due to the CR strategy, *E. adenocaulon* is able to invade riparian plant communities under the influence of disturbing factors, which will lead to a decrease in the participation or disappearance of the indigenous stress-tolerant species *E. palustre* and its replacement in disturbed communities by a more competitive invasive *E. adenocaulon*.

Key words: plant invasions, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Epilobium palustre*, biomass allocation, leaf traits, pigment content, CO₂ assimilation rate.

ИНВАЗИЯ ПОЛИХЕТЫ *LAONOME XEPROVALA* BICK & BASTROP, 2018 (SABELLIDAE, POLYCHAETA) В УСТЬЯ РЕК ЛУГА И ХАБОЛОВКА (ЛУЖСКАЯ ГУБА, ФИНСКИЙ ЗАЛИВ)

© 2020 Тамулёнис А.Ю.^{а, *}, Гагаев С.Ю.^{б, **}, Стратаненко Е.А.^{а, ***}
Зуев Ю.А.^{а, ****}, Потин В.В.^{б, *****}

^а Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга),
г. Санкт-Петербург, 199053, Россия;

^б Зоологический институт Российской Академии наук, г. Санкт-Петербург, 199034, Россия;
e-mail: *tamulyonis@yandex.ru, **gagaev24@yahoo.com, ***E.Stratanenko@mail.ru,
****yzuyev@yandex.ru, *****Vladislav.Potin@zin.ru

Поступила в редакцию 21.10.2019. После доработки 11.02.2020. Принята к публикации 18.02.2020.

Представлены данные о первой находке многощетинковых червей семейства Sabellidae – *Laonome xeprovala* Bick & Bastrop, 2018 в Лужской губе Финского залива (Балтийское море) в сентябре 2018 г. Этот вид ранее уже был отмечен в Европе (Северное и Балтийское моря), однако самой восточной точкой его обнаружения был Вислинский залив – юго-восточный район Балтийского моря.

Ключевые слова: инвазивный вид, полихета, Sabellidae, *Laonome xeprovala*, Финский залив, Лужская губа.

Введение

Инвазивные чужеродные виды (ИЧВ) считаются одной из главных причин потери биоразнообразия и изменения качества окружающей среды. На уровне функционирования экосистемы они приводят к нарушению её баланса, а также оказывают значительное воздействие на аборигенные виды [Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Gherardi, 2006]. Зачастую искоренение таких видов невозможно после их освоения в окружающей среде [Gherardi, 2013]. Особенно неустойчивы к вселению ИЧВ водные экосистемы. По наблюдениям различных исследователей, наиболее массовым вселениям чужеродных гидробионтов подвержены морские мелководные, солоноватоводные и пресноводные экосистемы, характеризующиеся относительно невысоким видовым разнообразием и высокой продуктивностью, локализованные в портовых районах с активным судоходством [Кочешкова, 2017].

Около 10 лет назад неизвестные ранее представители многощетинковых червей семейства Sabellidae были обнаружены в пресных и солоноватых водах каналов, рек и лиманов Голландии. Позже они были идентифицированы

как *Laonome calida* Sara, 2007; этот вид ранее был описан для тропических и субтропических районов Австралии [Sara et al., 2014]. Несколько лет спустя, в 2012 г., в восточной части Балтийского моря у берегов Эстонии были найдены в весьма большом количестве образцы *Laonome* sp., близкие по внешнему виду *L. calida*. Однако более детальный сравнительный анализ основных морфологических признаков: число торакальных и брюшных щетинконосных сегментов, строение щетинок, позволил выявить имеющиеся несоответствия определительным признакам, которые обсуждались в оригинальном описании этого вида. Кроме того, климатические и гидрологические условия в районах распространения обоих видов сабеллид различны. По этим причинам принадлежность найденного вида к *L. calida* вызвала обоснованные сомнения [Sara, 2007; Kotta et al., 2015]. В последующие годы морфологически сходные экземпляры *Laonome* наблюдались в Балтийском и Северном морях, и даже в их водосборных бассейнах. Экземпляры данного вида были найдены [Bick et al., 2018], в устье р. Эльбы, Кильском канале, у шведского побережья Балтийского моря и у юго-западного побережья Финляндии, в при-

брежных водах Латвии, в верховьях р. Одер [Pabis et al., 2017] и в Вислинском заливе. В последнем они были определены как *L. calida* [Кочешкова, 2017; Кочешкова, Ежова, 2018]. В 2013 г. при проведении мониторинговых исследований в почти пресной воде устья р. Дон, Азовского моря были найдены сабеллиды, идентифицированные как неизвестный вид *Aracia*; по определительным признакам были некоторые несоответствия [Syomin et al., 2015]. В сентябре 2015 г. экземпляры *Laonome* были обнаружены в другом регионе Азовского моря (Темрюк-Бее) [Boltachova et al., 2017]. По обозначенным материалам, исключая данные Кочешковой и Ежовой из Вислинского залива, Биком и Бастропом был описан вид *Laonome xeprovala* Bick & Bastrop, 2018 [Bick et al., 2018].

В 2018 г. при проведении гидробиологических исследований в Лужской губе Финского залива (водоём активно используется для судоходства) были обнаружены полихеты неизвестные ранее для фауны данного района и предварительно идентифицированные нами как *Laonome cf. calida*, а при дальнейшем анализе морфологических признаков – *Laonome xeprovala* Bick & Bastrop, 2018. В предыдущие годы исследований в составе бентосного сообщества восточной части Финского залива Балтийского моря, в том числе и в пределах акватории Лужской губы, из полихет встречались преимущественно представители семейства Spionidae. В настоящее время данное семейство в Финском заливе представлено тремя видами: *Marenzelleria arctica* Chamberlin, 1920, *Marenzelleria viridis* Verrill, 1873, *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 [Максимов, 2010, 2018]. Семейство Sabellidae представлено одним видом – *Manayunkia aestuarina* Bourne, 1883. На основании ежегодных мониторинговых исследований, проводимых Санкт-Петербургским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга) в устьевых районах рек Лужской губы, можно сделать вывод, что полихета *L. xeprovala* проникла в Финский залив недавно, а массовое распространение получила не раньше 2017 г.

Опубликованных материалов, подтверждающих присутствие *L. xeprovala* в составе зообентоса Финского залива на сегодняшний

день нет, поэтому основной целью этой работы является представление сведений о первой находке этого вида в Финском заливе (Лужская губа).

В статье приводятся данные о диагностических признаках нового для Лужской губы и для Финского залива в целом вида полихет, ареал его встречаемости, условия обитания и возможные пути его проникновения в исследуемый район.

Материалы и методы

Гидробиологические исследования проводились на акватории Лужской губы в сентябре 2018 г. Станции отбора проб показаны на рисунке 1, координаты приведены в таблице 1.

Таблица 1. Координаты гидробиологических станций в Лужской губе в 2018 г.

№ ст.	Координаты станций	
	Северная широта (N)	Восточная долгота (E)
1	59°42'06.0"	28°18'36.0"
2	59°40'46.34"	28°18'44.86"
3	59°40'41.95"	28°18'40.32"
4	59°40'38.946"	28°23'4.29"
5	59°40'30.4903"	28°23'31.0746"
6	59°41'51.27"	28°25'12.62"
7	59°43'32.0"	28°25'16.0"
8	59°45'34.8999"	28°22'33.2998"
9	59°46'24.1002"	28°20'26.1999"
10	59°49'10.3"	28°17'22.6"
11	59°49'26.9"	28°18'4.6"

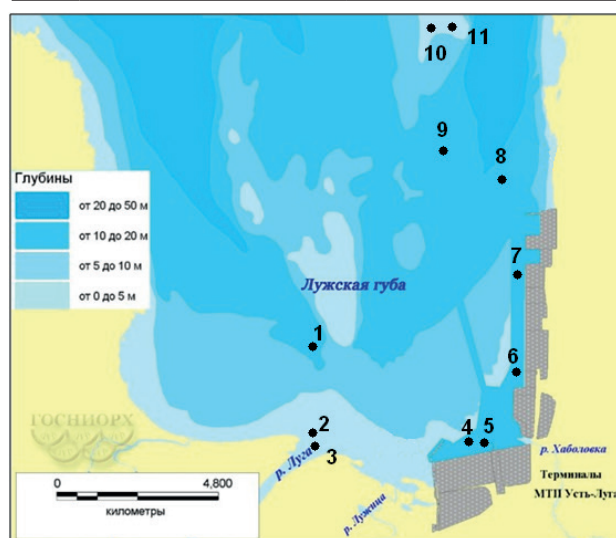


Рис. 1. Схема станций отбора проб в Лужской губе Финского залива в сентябре 2018 г. (карта Д.В. Богданова).

Гидрологическая характеристика Лужской губы в районе обнаружения ИЧВ даётся по многолетним наблюдениям Санкт-Петербургского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга). Фиксация гидрологических параметров на рассматриваемой акватории в период открытой воды, начиная с 2009 г. и заканчивая 2015 г., проводилась с помощью океанографического STD-зонда 6600V2-4, производства фирмы YSI incorporated (США), с 2016 г. с помощью океанографического STD-зонда SBE 19plus V2 SeaCAT производства Sea-Bird Electronics (США).

Зообентос на исследуемой акватории отбирался дночерпателем Ван-Вина ($S=0.025 \text{ м}^2$), с целью проведения качественного анализа, по одной повторности на каждой станции. Промывка от осадка осуществлялась через сито №23 непосредственно после взятия пробы, собранный материал фиксировался в 4%-м растворе нейтрализованного формалина.

В лабораторных условиях организмы выбирались из грунта, определялась их видовая принадлежность, численность и биомасса. Определение организмов до вида проводилось с использованием микроскопа (МИКРОМЕД 3) и бинокля (МБС-10) согласно методическим рекомендациям [Методические рекомендации..., 1983]. Морфометрические исследова-

ния обнаруженных в пробах экземпляров *L. xeprovala* проводились с использованием микроскопа Violar при помощи стандартных измерительных шкал. Для более чёткой видимости деталей поверхности торкса, лучшего (контрастного) видения щетинок (особенно мелких, незаметных под микроскопом без окрашивания) полихет окрашивали в водном растворе метиленового синего.

Взвешивание организмов выполнялось отдельно по основным таксономическим группам на торсионных весах с точностью до 0.0005 г.

Часть выборки идентифицированных полихет вида *L. xeprovala* была передана на хранение в коллекцию лаборатории морских исследований Зоологического института Российской Академии наук (ЗИН РАН), №1/50765, где их переводили в 75%-й этиловый спирт.

Результаты

Характеристики вида *Laonome xeprovala*.

Малая часть полихет к началу исследования находилась в тонких трубках, плотно покрытых частицами детрита; большинство экземпляров было в хорошей сохранности, наиболее крупный экземпляр – повреждён. Длина тела без лучей варьировала от 1.8 до 10 мм, ширина – от 0.1 до 0.9 мм (табл. 2). Тело цилиндриче-

Таблица 2. Биометрические характеристики *Laonome xeprovala* отмеченные в Лужской губе в сентябре 2018 г.

№ п/п	Длина, мм	Ширина, мм	Длина лучей, мм	Число торакальных сегментов	Число абдоминальных сегментов	Число пар лучей	Число глазных полос
1	5	0.5	1.5	8	28	7	7
2	–	0.9	3.0	8	–	7	7(8?)
3	–	0.6	3.0	8	–	7	7
4	3	0.2	0.9	8	13	6(?)	4
5	2.5	0.1–0.2	0.7	8	21	3	3
6	10	0.6	2.5	8	25	6(?)	7(8?)
7	9.5	0.7	2.5	8	26	7	7
8	7.5	0.6	2.0	8	28	7	7(8?)
9	5.5	0.4	2.0	8	21	7	7
10	5.0	0.4	1.8	8	24	7	7
11	–	0.6	2.0	8	–	7	7
12	–	0.5	1.5	8	–	7	7
13	3.0	0.2	0.7	8	21	4(?)	7
14	1.8	0.2	0.6	8(?)	14	3(?)	2(?)

ское, суженное к концу, светло-жёлтого цвета у фиксированных экземпляров, прозрачное. Торакальных сегментов у всех взрослых особей 8; число абдоминальных сегментов непостоянно и зависит от размера тела – 13–28, как и число пар лучей – 3–7 и глазных полос на венчике – 2–8. Жаберная мембрана имеется. Глаза на пигидиуме и перистомиуме отсутствуют. У двух наиболее крупных экземпляров полость заполнена ооцитами диаметром менее 1 мкм.

Воротничок двулопастной с глубокой брюшной выемкой (брюшные окончания воротника – язычки – продолговатые и заметно длиннее, чем у *L. calida*), отделён от первого сегмента хорошо заметной бороздкой (рис. 2 А, В, С).

Торакальные нотохеты двух видов: волосявидные окаймлённые с одной стороны и более короткие шпательвидные всегда расположенные в один ряд (их апикальные концы длиннее, чем у шпательвидных щетинок вида *L. calida*) (рис. 2D); uncini авикулярные без

удлинённой ножки, их сопровождают трудно различимые без окрашивания мотыговидные uncini. В нотоподии первого щетинконосного сегмента uncini отсутствуют (рис. 2F). Абдомен с капюшонированными щетинками и авикулярными uncini в нотоподиях (рис. 2G). У грудных и брюшных uncini авикулярного типа рукоятки отсутствуют.

Характеристика района исследований.

Глубина исследуемой акватории в местах отбора проб изменялась от 3.1 м (в устье р. Луги и на мелководье у устья р. Хаболовки) до 17.0 м на более мористых станциях. Грунты были представлены в основном мягкими серо-коричневыми глинами, а в устьевой части р. Луги песком с наилком.

Температура воды в период исследования изменялась от 11.4 до 19.2 °С, солёность воды находилась в пределах 0.4–3.7 на поверхности и 3.6–4.3‰ у дна, концентрация растворённого кислорода составляла 7.2–9.9 мг/л (табл. 3).

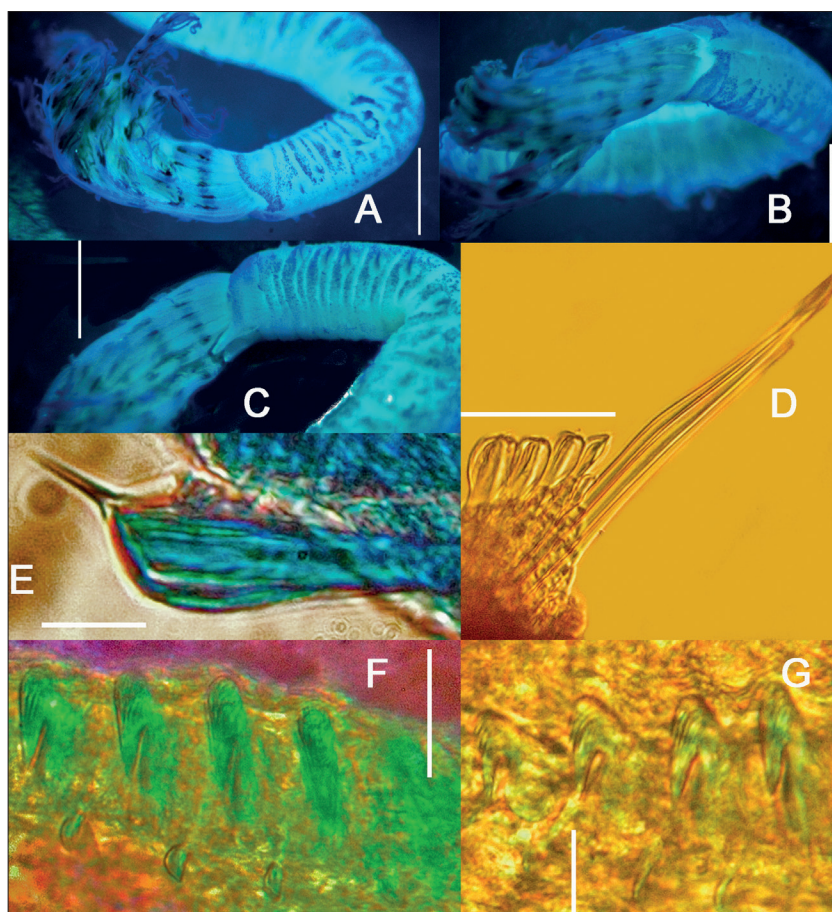


Рис. 2. *Laonome xeprovala*: (А) передняя часть, вид сбоку (1 мм); (В) передняя часть, дорсальный вид (1 мм); (С) передняя часть, вентральный вид (1 мм); (D) окаймленные и шпательвидные щетинки второго торакального сегмента (60 мкм); (Е) торакальная шпательвидная щетинка (10 мкм); (F) двойной ряд торакальных uncini: авикулярные и мотыговидные (20 мкм); (G) абдоминальные авикулярные uncini (10 мкм).

Таблица 3. Характеристика станций отбора проб в Лужской губе Финского залива 06.09.2018 г., на которых был отмечен ИЧВ

Показатель	Ст. 2*	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6
Глубина, м	3.1	3.2	4.0	3.2	17.0
Характеристика грунта	песок	песок, ил	глина	глина	глина
T _{воды пов.} , °C	11.4	–	19.2	19.2	18.5
O _{воды пов.} , мг/л	9.9	–	7.2	7.2	8.4
S _{воды пов.} , ‰	0.4	–	3.7	3.7	3.7
S _{воды дно} , ‰	3.6	–	3.7	3.7	4.3

* Характеристики на станции 2 даются по съёмке 04.10.2012 г.

Распределение полихет. В целом донная фауна обследованных участков акватории включала 7 таксономических групп донных беспозвоночных: Oligochaeta, Polychaeta, Chironomidae, Mollusca (Bivalvia и Gastropoda), Amphipoda, Nemertea. Донную фауну всех станций (и даже расположенной в устье р. Луги) можно охарактеризовать как солоноватоводная. Все отмеченные виды либо обитают в воде с солёностью выше 1.0 (полихеты, амфиподы, моллюски), либо относятся к группе эвригаллиных, например: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Procladius* gr. *ferrugineus*, *Chironomus* gr. *plumosus*.

Полихета *L. xeprovala* была встречена на пяти станциях исследуемой акватории Лужской губы. Сообщество данных полихет было представлено как взрослыми особями, так и молодью.

В районе устья р. Луги значения показателей обилия зообентоса составляли: численность –

1200 экз./м² (ст. 3), 4320 экз./м² (ст. 2), биомасса – 4.43 и 5.34 г/м², соответственно. Полихеты были представлены: *Marenzelleria* spp. и *L. xeprovala*. Численность *L. xeprovala* – 80–1360 экз./м², значения биомассы – 0.14–1.60 г/м² (рис. 3).

В районе устья р. Хаболовки общая численность донных беспозвоночных составляла 7000 экз./м² (ст. 4), 19240 экз./м² (ст. 5), биомасса – 8.82 и 27.14 г/м², соответственно. На данном участке отмечены следующие полихеты: *Manayunkia aestuarina*, *Marenzelleria* spp. и *L. xeprovala*. Численность обнаруженного ИЧВ – 1320–2200 экз./м², биомасса – 4.15–4.88 г/м² (рис. 3).

На станции 6 (к северу от устья р. Хаболовки) значения суммарной численности и биомассы были следующими: 1800 экз./м² и 3.57 г/м². Полихеты были представлены *Marenzelleria* spp. и *L. xeprovala*. Численность *L. xeprovala* составляла 80 экз./м², биомасса – 0.01 г/м² (рис. 3).

При подготовке статьи нами были получены дополнительные находки (материал был собран летом и осенью 2019 г.) этого же вида в Выборгском заливе, где *L. xeprovala* была отмечена на станциях с координатами N 60°36'24.08", E 28°32'41.82"; N 60°36'45.04", E 28°31'44.34" и N 60°36'00.09", E 28°34'01.15". Следовательно, ареал встречаемости *L. xeprovala* в Финском заливе в настоящее время уже не ограничивается Лужской губой.

Обсуждение

Лужская губа – относительно мелководный район Финского залива (преобладающие глубины – 10 м) с отдельными впадинами до

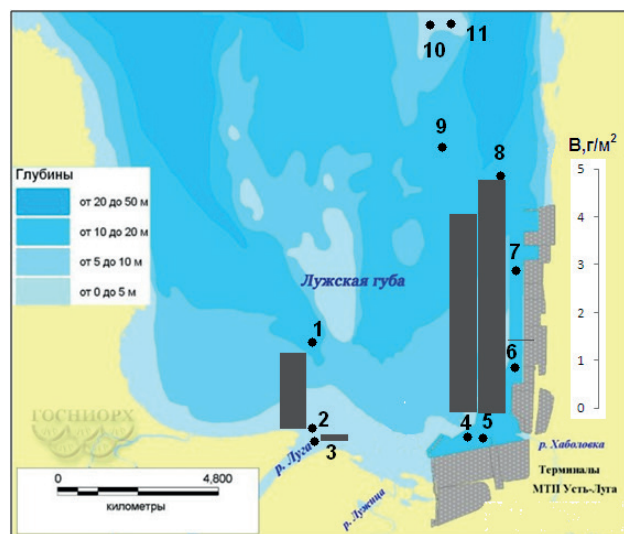


Рис. 3. Биомасса (г/м²) *Laonota xeprovala* в акватории Лужской губы в сентябре 2018 г. (карта Д.В. Богданова).

20–30 м и мелководными банками в центральной части акватории. Согласно принятому районированию Финского залива, Лужская губа – часть солоноватоводного района [Ляхин и др., 1997]. В зависимости от гидродинамических условий и режима поступления пресной речной воды солёность в Лужской губе меняется от 0.1 до 5.8‰ [Ресурсы поверхностных вод..., 1972]. Для Лужской губы характерна довольно сложная картина течений, что обусловлено с одной стороны стоком р. Луги и других рек, впадающих в губу, с другой – влиянием постоянных течений Финского залива, направлением ветра и уровенным режимом как самой губы, так и Финского залива в целом, а также сложным рельефом дна Лужской губы.

С начала 2000-х гг. на акватории Лужской губы проводятся комплексные гидротехнические работы по созданию крупных перегрузочных терминалов [Суслопарова и др., 2011]. В периоды работ значительно повышается мутность воды. Зимой 2010–2011 гг. глубина в районе станции 6 выросла с 3 до 17 м. С этого периода вода из центральной части губы стала проникать на юг до устья р. Луги, что способствовало повышению величин солёности в среднем на 1 единицу, как на поверхности, так и у дна.

Район обнаружения ИЧВ сильно распреснён за счёт впадающих в губу крупных и мелких водотоков, в том числе рек Луга и Хаболовка. Вблизи устья Хаболовки располагается комплекс по перегрузке сжиженных углеводородов (СУГ), принимающий суда из различных регионов Мирового океана, в том числе из Западной Балтики и Северного моря, где *L. xeprovala* уже была отмечена [Сара, 2014; Kotta et al., 2015; Кочешкова, 2017; Кочешкова, Ежова, 2018]. Однако, вероятнее всего, полихета *L. xeprovala* попала в акваторию Лужской губы в результате непреднамеренной интродукции с балластными водами или обрастаниями с корпусов судов голландской дноуглубительной техники и в дальнейшем распространилась при капитальном и ремонтном дреджинге [Экологические аспекты дреджинга, 2013], проводившемся на акватории Лужской губы. Описываемые гидротехнические работы (дноуглубление и дреджинг) привели к засыпке и

одновременно к созданию особо ценных прибрежных биотопов – ветлендов, на которых и образовала свои скопления *L. xeprovala*.

На всех отмеченных станциях грунты характеризовались высоким содержанием органического вещества, однако, наиболее плотные скопления данного вида отмечены на станциях, находящихся недалеко от зарослей макрофитов – ст. 2 (устье р. Луги) и ст. 5 (вблизи устья р. Хаболовки). Данная закономерность также подтверждается опубликованными результатами о предпочтении полихет этого рода к расселению на участках, богатых органическим веществом и грубо-детритными илами [Kotta et al., 2015; Кочешкова, 2017].

Разница в обилии данного вида в исследуемых участках позволяет предположить, что расселение полихеты началось с устьевого участка р. Хаболовки на север (юго-восточный участок) и на юг – юго-запад (устье р. Луги). На большей части акватории Лужской губы полихета не отмечена, что связано, вероятно, с отсутствием легко улавливаемого детрита, поступающего в губу с речным стоком.

Все районы поселения полихеты характеризуются относительно высокими значениями солёности воды, превышающими значение 3. Даже в устье р. Луги отмечается подток вдоль дна солёных вод. При этом наличие на этой станции солоноватоводной фауны указывает если не на перманентное наличие подтока, то на присутствие его в течение длительного периода, что позволяет существовать соответствующей фауне.

Непременным фактом остаётся наличие нового вида *L. xeprovala*, отмеченного для вод бассейна Балтийского и Азовского морей [Сара, 2014; Kotta et al., 2015; Кочешкова, 2017; Кочешкова, Ежова, 2018; Vick et al., 2018], а также то, что он, вероятно, появился недавно (приблизительно в начале 2000-х гг.). Возможно, одной из причин инвазии послужило потепление климата [Максимов, 2018]. Однако остается неясным происхождение вида. Появление вселенцев – кольчатых червей – не ново для Финского залива. Общеизвестна инвазия трёх видов семейства Spionidae, происшедшая в конце прошлого столетия [Максимов, 2010, 2018]. В своей

работе [Максимов, 2010] автор справедливо полагает, что экспансия прошла не без участия человека и называет три места, из которых возможно вторжение: понто-каспийский, североамериканский (*Marenzelleria viridis*, *Marenzelleria neglecta*) и арктический (*Marenzelleria arctica*) регионы. В нашем случае, несмотря на то, что вид *L. xeprovala* весьма схож морфологически с видом *L. calida* из прибрежных вод Австралии, всё-таки маловероятно, что тропический по своему характеру вид будет комфортно чувствовать себя в сравнительно суровых условиях Балтийского и Северного морей. Возможно, что родиной данного вида является восточное побережье Северной Америки с бореальным характером вод, это более подходящее место для обитания *L. xeprovala*, однако, вид там до сих пор не обнаружен. Представляется приемлемым возникновение вида *L. xeprovala* в результате педоморфоза [Грант, 1980]. Это предположение основано на том, что типовой вид рода *Laonome* – *L. kroyeri*, – значительно более крупный и имеющий сходные морфологические признаки с новым видом – встречается не только в Арктике, но и в западной части Балтийского моря при солёности от 10 до 20‰ [Bick et al., 2018], и, очевидно, обладает относительно широкой видовой специализацией. Мы допускаем, что его ювенильные формы, получив в силу ряда причин способность к размножению, сумели занять свободную экологическую нишу не без участия человека (активное судоходство, гидротехнические работы).

Отмеченные дополнительные находки данного вида полихет в Выборгском заливе (северо-восточная часть Финского залива), дают основания предположить, что наиболее подходящими для распространения участками являются мелководные заливы, губы и бухты, для которых характерно наличие сильно распреснённых участков за счёт стока впадающих в них рек. По нашим предположениям, векторы инвазии данного вида в Финском заливе будут направлены на районы локализации портовых сооружений и якорных стоянок, откуда он, вероятно, может расселиться по всей акватории залива.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность за помощь при работе над статьёй сотрудникам ЗИН РАН к. б. н. Э.Н. Егоровой, к. б. н. А.А. Максимова, д. б. н. Б.И. Сиренко и сотруднику Санкт-Петербургского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга) Д.В. Богданову.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственной программы «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних морских водах, Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях» и работы по государственной теме «Фауна, экология и биогеография беспозвоночных гидросферы» № АААА-А17-117030310207-3.

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

- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 408 с.
- Кочешкова О. В. Полихеты Вислинского залива (Балтийское море): формирование видового состава и адаптации видов к условиям эвтрофной солоноватой лагуны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2017. 171 с.
- Кочешкова О.В., Ежова Е.Е. О чужеродных видах полихет в российской части юго-восточной Балтики // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3. № 2. С. 53–63.
- Ляхин Ю.И., Макарова С.В., Максимов А.А., Савчук О.П., Силина Н.И. Экологическая обстановка в восточной части Финского залива в июле 1996 г. // Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. Вып. 5 Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Ч. 2 Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологиче-

- ские условия и динамика вод Финского залива. СПб.: Гидрометеиздат, 1997. С. 416–434.
- Максимов А.А. Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta, Stryonidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 19–31.
- Максимов А.А. Межгодовая и многолетняя динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива. СПб.: Нестор-История, 2018. 260 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зообентос и его продукция. Л., 1983. 51 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. / Под ред. В.Е. Водогрецкого. Л.: Гидрометеиздат, 1972. Ч. 1. 448 с.
- Суслопарова О.Н., Титов С.Ф., Максимова О.Б., Зуев Ю.А., Хозяйкин А.А. К вопросу об определении рыбохозяйственной значимости участков акватории Финского залива // XII Международный экологический форум «День Балтийского моря»: Сборник материалов. СПб., 2011. С. 123–125.
- Экологические аспекты дреджинга / Под ред. Ричарда Николаса Брэя; [РГГМУ; пер. с англ.]. СПб., 2013. 444 с.
- Bick A., Bastrop R., Kotta J., Meisner K., Meyer M., Syomin V. Description of a new species of Sabellidae (Polychaeta, Annelida) from fresh and brackish waters in Europe, with some remarks on the branchial crown of *Laonome* // Zootaxa. 2018. Vol. 4483. No. 2. P. 349–364. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4483.2.7>.
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V., Frolenko L.N., Kovalev E.A., Brabashin T.O. The finding of polychaete *Laonome calida* Capa, 2007 (Annelida: Sabellidae) in the south-east Sea of Azov // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. 8 (4). P. 203–306. <https://doi.org/10.1134/S2075111717040026>.
- Capa M. Taxonomic revision and phylogenetic relationships of apomorphic sabellids Sabellidae: Polychaeta from Australia // Invertebrate Systematics. 2007. 21. P. 537–567, <http://dx.doi.org/10.1071/IS07002>.
- Capa M., van Moorsel G., Tempelman D. The Australian feather-duster worm *Laonome calida* Capa, 2007 (Annelida: Sabellidae) introduced into European inland waters? // BioInvasions Records. 2014. Vol. 3. P. 1–11.
- Gherardi F. Bioinvasions in fresh waters and the Nero dilemma // Polish Journal of Ecology. 2006. 54(4). P. 549–561.
- Gherardi F. Crayfish as Global Invaders: Distribution, Impact on Ecosystem Services and Management Options // A journal of astocology Freshwater Crayfish. 2013. 19(2). P. 177–187.
- Kotta J., Kotta I., Bick A., Bastrop R., Väinölä R. Modelling habitat range and seasonality of a new, non-indigenous polychaete *Laonome* sp. (Sabellida, Sabellidae) in Pärnu Bay, the north-eastern Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2015. Vol. 10(3). P. 275–285. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.03>
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, USA. 2005. P. 137.
- Pabis K., Krodkiewska M., Cebulska K. Alien freshwater polychaetes *Hypania invalida* (Grube 1860) and *Laonome calida* Capa 2007 in the Upper Odra River (Baltic Sea catchment area) // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. 2017. 418. 46. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017033>.
- Syomin V.L., Kovalenko E.P., Savikin A.I. *Aracia* sp. (Polychaeta: Sabellidae) from the Don River estuary (Sea of Azov basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. 6(1). P. 65–67. <https://doi.org/10.1134/S2075111715010075>.

INVASIEN OF THE POLYCHAETA *LAONOME XEPROVALA* BICK & BASTROP, 2018 (SABELLIDAE, POLYCHAETA) INTO THE ESTUARY OF THE LUGA AND KHABOLOVKA RIVERS (LUGA BAY, GULF OF FINLAND)

© 2020 Tamulyonis A.Yu.^{a,*}, Gagaev S.Yu.^{b,**}, Stratanenko E.A.^{a,***},
Zuyev Yu.A.^{a,****}, Potin V.V.^{b,*****}

^a Saint Petersburg branch of VNIRO («GosNIORKH» named after L. S. Berg),
St. Petersburg, 199053, Russia;

^b Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034, Russia;
e-mail: *tamulyonis@yandex.ru, **gagaev24@yahoo.com; ***E.Stratanenko@mail.ru, ****yzuyev@yandex.ru,
*****Vladislav.Potin@zin.ru

In September 2018 polychaeta worms of the family Sabellidae – *Laonome xeprovala* Bick & Bastrop, 2018 – were found in the Luga bay (Gulf of Finland, the Baltic Sea). This species has previously been recorded in Europe, but the eastern most point of its discovery was the Gulf of Wislin – the southeastern region of the Baltic Sea. The article presents the main morphological description and distribution of this species in investigated area.

Key words: invasive species, polychaeta, Sabellidae, *Laonome xeprovala*, Gulf of Finland, Luga bay.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) В ПЕРИФЕРИЙНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

© 2020 Травина О.В.^{а, *}, Беспалая Ю.В.^а, Аксёнова О.В.^а, Шевченко А.Р.^а, Соколова С.Е.^а, Кошелева А.Е.^б, Овчинников Д.В.^б

^а Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаврова РАН, Архангельск 163000, Россия;

^б Северный (Арктический) федеральный университет, Архангельск 163002, Россия; e-mail: *travina.oks@gmail.com

Поступила в редакцию 13.04.2018. После доработки 11.02.2020. Принята к публикации 17.02.2020.

В 2015–2017 гг. проведено изучение распространения пресноводного двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* в бассейне р. Северная Двина. Впервые обнаружены популяции *D. polymorpha* в реках Юрас, Лявля и Соломбалка. Плотность изученных колоний *D. polymorpha* ниже по сравнению с популяциями в других частях ареала (Mann-Whitney *U* test, $P = 0.01$), её среднее значение составило 232.9 экз./м² (от 0 до 4023.8 экз./м²). Обсуждается влияние различных факторов среды на распространение и обилие дрейссены в водотоках.

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*, бассейн реки Северная Двина, плотность, распространение, факторы среды.

Введение

Проблема проникновения чужеродных организмов имеет исключительно важное социально-экономическое значение, так как биологические инвазии являются серьёзной угрозой для сохранения биологического разнообразия [Дгебуадзе, 2002; Karatayev et al., 2007]. Двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – это один из самых агрессивных и активно расселяющихся видов во всём мире [Karatayev et al., 2011]. В течение прошлого века этот моллюск успешно колонизировал большую часть Европы и Северной Америки [Pollux et al., 2003]. Нативным ареалом вида считается Понто-Каспийский регион, где дрейссена встречалась в озёрах и дельтовых районах крупных рек, стекающих в Чёрное и Каспийское моря [Rajagopal et al., 2009]. Самой северной границей её распространения является р. Северная Двина [Старобогатов, Андреева, 1994].

Первые упоминания о находках *D. polymorpha* в р. Северная Двина приведены в работе А.С. Скорикова [1903], обобщившего сведения о распространении её в России к началу XX в. В ходе проведения фаунистиче-

ских исследований наземных и пресноводных моллюсков окрестностей г. Архангельска в 1926 г. В.А. Величковским на берегу р. Северная Двина были обнаружены пустые раковины *D. polymorpha* [Величковский, 1927]. В 1938–1940 гг. Северной базой АН СССР (г. Архангельск) были проведены рыбохозяйственные исследования р. Северная Двина, которые позволили значительно расширить и уточнить места обитания моллюска [Кучина, 1964] (рис. 1А).

Из современных исследований следует указать работы И.С. Ворошиловой [2008] и В.В. Павловой [2010], посвящённые изучению морфологических и генетических особенностей популяций *D. polymorpha* в р. Северная Двина. Изучение распространения её популяций в дельте Северной Двины выполнено в 2010 и 2014 гг. Н.М. Махнович [2016] (рис. 1А). В настоящее время остаются практически не изученными особенности размножения дрейссены на краю ареала. Отсутствует актуальная информация о её паразитофауне и эндосимбионтах в регионе [Travina et al., 2019]. Фактически нет данных о современном состоянии популяций *D. polymorpha* и их рас-

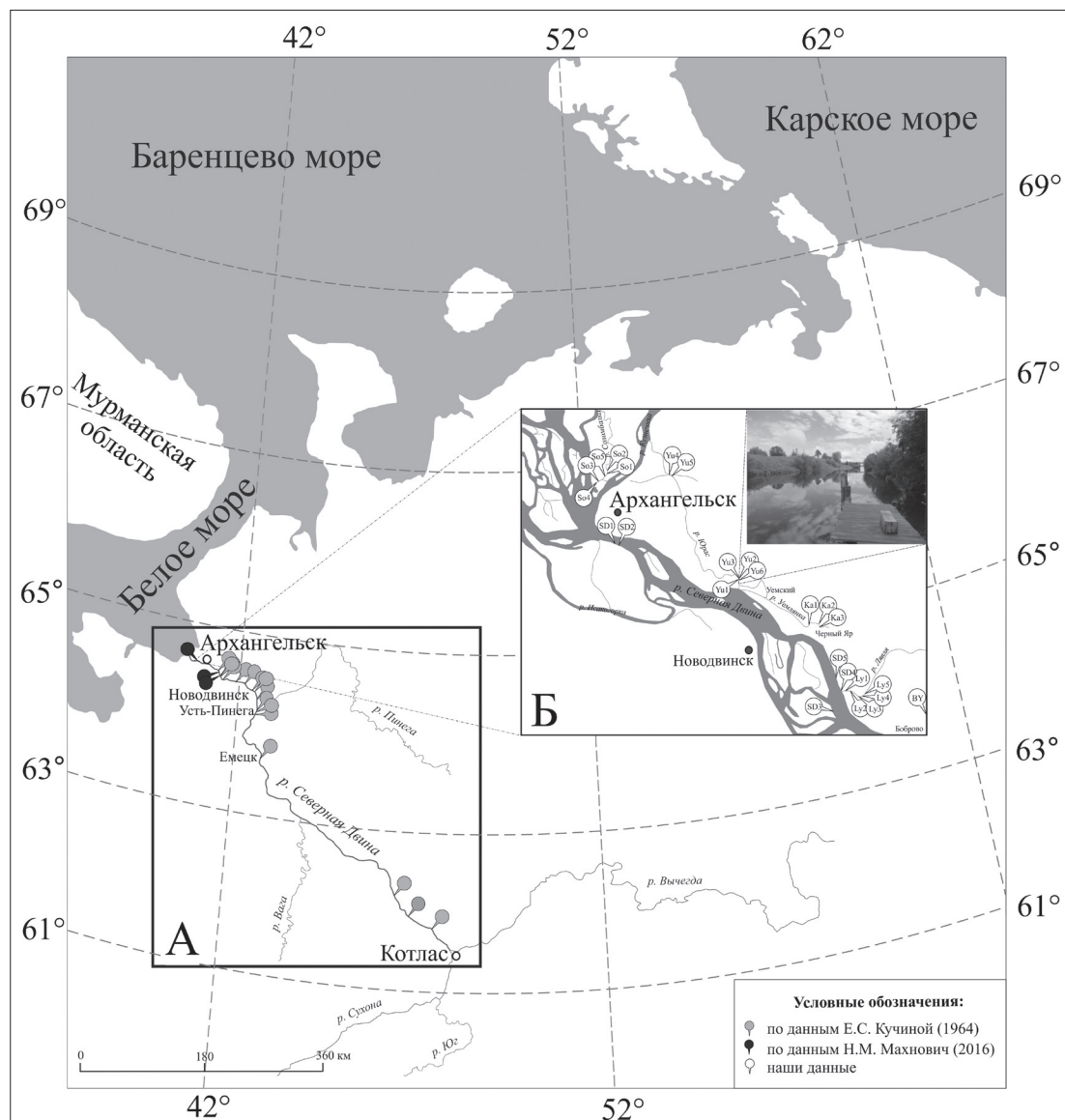


Рис. 1. Карта-схема района исследования: А – распространение *D. polymorpha* в р. Северная Двина; Б – станции отбора проб.

пространении в водотоках бассейна р. Северная Двина. По данным Е.С. Кучиной [1964] и Н.М. Махнович [2016] популяции дрейссены в р. Северная Двина отличались невысокой плотностью поселений, в среднем 7–10 экз./м². Однако причины низкой численности моллюска в бассейне до настоящего времени не установлены.

Одним из главных факторов, который влияет на распространение и обилие *D. polymorpha*, является характер субстрата [Karatajev et al., 1998]. Среди других абиотических факторов среды, оказывающих существенное влияние на распространение и плотность популяций

вида, следует указать температуру воды, солёность, уровень рН, концентрации кислорода и кальция [Ramcharan et al., 1992; Karatajev et al., 1998, 2007, 2010]. Выявлено, что дрейссена может переносить температуры в пределах от 0 до 30 °С. При температуре ниже 10 °С происходит остановка её роста и развития [Karatajev et al., 2007]. Установлено, что она не переносит даже умеренной гипоксии [Karatajev et al., 2007].

Цель настоящей работы состояла в изучении распространения и плотности популяций *D. polymorpha* в водотоках бассейна р. Северная Двина.

Район, материалы и методы исследований

Полевые экспедиционные работы были проведены в водотоках бассейна р. Северная Двина в 2015–2017 гг. (рис. 1Б). В ходе проведённых исследований нами были изучены реки Северная Двина, Юрас, Лявля, Соломбалка, Карелка и Большая Юра. Из них поселения дрейссены не были обнаружены только в двух последних водотоках (рис. 1).

Климат района исследований характеризуется умеренно холодной продолжительной зимой и коротким прохладным летом. Средняя температура в январе составляет $-12.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, а в июле $+16.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Агроклиматический справочник..., 1961]. Замерзание рек начинается в конце октября – начале ноября и заканчивается в апреле-мае [Агафонова, Фролова, 2007]. При распространении дрейссены в водоёмах северных территорий важную роль играют температурные условия воды [Ворошилова, 2008]. Так для оптимального роста и развития моллюска температура воды должна быть не ниже $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Львова, Макарова и др., 1994].

В процессе исследований было отобрано 187 бентосных проб, содержащих 1064 особи *D. polymorpha* на 21 станции (табл. 1).

На каждой станции отбор проб зообентоса проводили по стандартной методике [Методика изучения..., 1975] с использованием дночерпателя Петерсена с площадью захвата 0.024 м^2 и гидробиологического сачка (размер $0.28\text{ м} \times 0.5\text{ м}$, размер ячеек сетки $200\text{ }\mu\text{м}$). Для отбора образцов дрейссены также применяли драгу и ручной сбор с различных субстратов, ставных сетей и др. Пробы промывали с использованием гидробиологического сита (размер ячеек 0.56 мм) [Методика изучения..., 1975]. Материал разбирали в лаборатории с применением бинокулярного стереомикроскопа Leica M165C.

Для каждой станции выполнена оценка глубины, типа грунта и растительности. Тип грунтов классифицировали на основе подхода Friberg et al. [2009]: камни ($2\text{--}75\text{ мм}$), песок ($0.2\text{--}2\text{ мм}$), ил ($0.005\text{--}0.2\text{ мм}$) и глина ($<0.005\text{ мм}$).

Измерение температуры воды проводили в период полевых работ (июнь 2017 г.) с помощью цифрового термометра ТК-5.05 с погружным усиленным зондом. Значение pH и содержание O_2 измеряли с помощью цифрового портативного многопараметрического

Таблица 1. Характеристика бентосных проб из водотоков бассейна р. Северная Двина

Водоток	Год и месяц исследования	GPS координаты	Кол-во станций (N)	Кол-во повторностей отбора проб на станции (N)	Кол-во проб (N)	Кол-во особей <i>Dreissena polymorpha</i> , (N, экз.)
р. Северная Двина	ноябрь 2015	64°31'16.32" N 40°32'37.77" E	2	6–7	13	676
	июнь 2016	64°23'55.5" N 40°59'56.3" E	3	3–11	21	6
р. Юрас	июнь 2016	64°34'51.3" N 40°39'10.9" E	3	7–20	40	90
	июнь 2017	64°29'00.7" N 40°48'02.1" E	3	6–13	26	167
р. Лявля	июнь 2017	64°23'11.4" N 41°00'58.3" E	5	3–8	25	120
р. Соломбалка	июнь 2017	64°34'36.7" N 40°31'30.7" E	5	3–7	31	5
р. Большая Юра	июнь 2017	64°18'55.8" N 41°48'16.5" E	3	4–7	16	0
р. Карелка	июнь 2017	64°27'05.9" N 40°56'37.5" E	3	3–6	15	0

мультиметра CyberScan PCD 650 (Eutech Instruments, Нидерланды). Пробы воды для гидрохимического анализа отбирали, используя 0.5-литровые полиэтиленовые ёмкости, которые хранились в прохладном и тёмном месте до транспортировки в лабораторию. Образцы воды были проанализированы на содержание макроионов (SO_4^{2-} , Mg^{2+} , K^+ , Cl^- , Na^+ , Ca^{2+}). Гидрохимические анализы были выполнены в ЦКП НО «Арктика» Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова (уникальный идентификатор проекта RFMEFI59419X0016), г. Архангельск. Для р. Лявля отбор проб воды на гидрохимический анализ не проводили.

Зависимость плотности колоний моллюсков от гидрохимических параметров была проанализирована методом регрессионного анализа. Для участка на р. Лявля данные по плотности популяций не были включены в анализ. Для поиска функций линий тренда, описывающих изменения объёмов средней выборки моллюсков в изученных реках, применяли информационный критерий Акаике (Akaike IC) в программе PAST ver. 3 [Hammer et al., 2014]. Перед анализом средние значения плотностей поселений моллюсков были трансформированы ($\log(x+1)$).

Значимость различий между средними значениями плотности колоний моллюсков в водотоках проводили на основе теста Краскала – Уоллиса (test Kruskal-Wallis). Оценку значимости различий между плотностями поселений вида в разных частях ареала проводили на основе теста Манна – Уитни (Mann-Whitney U test). Расчёты выполняли в программе PAST ver. 3 [Hammer et al., 2014].

Все собранные материалы хранятся в Российском музее центров биологического разнообразия ФГБУН ФИЦКИА РАН, г. Архангельск.

Результаты исследования

По гидрохимическому составу изученные реки можно отнести к слабощелочным. Значения pH в водотоках изменялось от 6.40 до 8.65 (табл. 2). В катионном составе в реках Северная Двина, Юрас и Соломбалка преобладающими были ионы кальция и натрия

(табл. 2). В реках Большая Юра и Карелка концентрация кальция составила лишь 8.24 мг/л и 8.35 мг/л (табл. 2).

В изученных водотоках поселения *D. polymorpha* были приурочены к слабо заиленным песчаным грунтам, где они обрастали раковины *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) и *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), а также деревянные сваи, заброшенные ставные сети и другие предметы, находящиеся на дне водотоков. Глубина варьировала от 0.3 до 9.7 м. Средняя плотность колоний *D. polymorpha* в зависимости от станции варьировала от 0 экз./м² до 4023.8 экз./м², а её среднее значение для исследуемых рек составило 232.9 экз./м² (табл. 3А, 3Б). В составе изученных бентосных сообществ обнаружено 6 таксономических групп донных беспозвоночных (табл. 3А, 3Б).

В целом, плотность поселений *D. polymorpha* не отличалась между водотоками (Kruskal-Wallis test: $H=2.84$, $df=3$, $P=0.17$) (табл. 3А), за исключением станции № 2 (SD2) в устьевой части р. Северная Двина, где обилие было выше по сравнению с другими водотоками (Kruskal-Wallis test: $H=18.52$, $df=3$, $P<0.0001$) (табл. 3). В р. Северная Двина (станция SD2) дрейссена преобладает по численности среди других групп зообентоса (Kruskal-Wallis test: $H=18.21$, $df=7$, $P=0.0021$) (табл. 3). На остальных участках плотность поселений дрейссены была ниже, чем у моллюсков *Bivalvia* и *Gastropoda* (Kruskal-Wallis test: $H=22.65$, $df=2$, $P<0.0001$) (табл. 3). В р. Юрас плотность колоний *D. polymorpha* на исследованных нами станциях (Yr1–Yr5) была ниже по сравнению с плотностью поселений двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Kruskal-Wallis test: $H=15.65$, $df=2$, $P=0.0001$), либо не имела значимых различий (станция Yr6) (Kruskal-Wallis test: $H=5.08$, $df=2$, $P=0.07$). В отношении других представителей зообентоса обилие *D. polymorpha* было выше (Kruskal-Wallis test: $H=10.06$, $df=5$, $P<0.0001$). В р. Лявля плотность поселений дрейссены и других бентосных организмов не имела значимых различий (Kruskal-Wallis test: $H=0.82$, $df=5$, $P=0.05$). В р. Соломбалка плотность колоний *D. polymorpha* на исследованных нами станциях была достоверно ниже среди других групп зообентоса (Kruskal-Wallis test: $H=7.31$, $df=5$, $P<0.0001$).

Таблица 2. Характеристика гидрохимических параметров воды в водотоках бассейна р. Северная Двина и лимитирующие значения факторов среды для *D. polymorpha* (июнь 2017 г.)

Параметры	р. Северная Двина	р. Юрас	р. Соломбалка	р. Большая Юра*	р. Карелка*	Лимитирующие значения факторов среды
Температура, °С	11.6±2.9	16.8±0.07	14.50±0.35	Нет данных	Нет данных	0/33 °С нижний / верхний пределы [Karataev et al., 2007]; 12–15 °С (минимальная температура для размножения <i>D. polymorpha</i>) [Львова и др., 1994; Pollux et al., 2010]
pH	8.65±0.20	7.36±0.20	6.94±0.20	6.70±0.20	6.40±0.20	7.3–7.5 (нижняя граница) [Ramcharan et al., 1992; Karataev et al., 2007]
O ₂ , мг/л	6.88±2.44	5.03±0.10	7.34±0.09	–/–	–/–	1.8–2.4 мг/л (нижняя граница) [Karataev et al., 2007]
SO ₄ ²⁻ , мг/л	56.72±8.51	21.30±3.20	13.55±2.07	1.96±0.39	5.48±0.82	Нет данных
Mg ²⁺ , мг/л	10.00±1.00	7.45±0.74	3.76±0.59	4.00±0.40	3.32±0.66	0.70 мг/л (нижняя граница) [Ramcharan et al., 1992]
K ⁺ , мг/л	0.99±0.20	2.64±0.40	0.87±0.15	1.12±0.17	0.92±0.18	–/–
Cl ⁻ , мг/л	7.08±1.06	14.88±2.23	2.25±0.34	21.6±3.24	9.29±1.39	0.13 мг/л (нижняя граница) [Ramcharan et al., 1992]
Na ⁺ , мг/л	10.24±1.54	11.93±1.79	3.05±0.47	15.08±2.26	9.18±1.38	–/–
Ca ²⁺ , мг/л	40.89±4.09	25.68±2.57	16.70±1.67	8.24±0.82	8.35±0.84	25–28 мг/л (нижняя граница) [Ramcharan et al., 1992]

Примечание: –/– – нет данных. * – водотоки, в которых *D. polymorpha* не была обнаружена.

Обсуждение результатов

Известно, что после внедрения в новую среду, популяции *D. polymorpha* могут стремительно увеличивать свою численность, что может привести к сложным изменениям в структуре и функционировании экосистем [Simberloff et al., 2013; Oliveira et al., 2015]. При вселении дрейссены в водоём она способна становиться доминантом среди представителей бентоса, как по численности, так и по биомассе [Karataev et al., 1997], что приводит к резким изменениям в видовом составе и численности функциональных групп бентосных сообществ [Strayer, 1999; Burlakova et al., 2000, 2011].

Плотность изученных колоний *D. polymorpha* в бассейне Северной Двины ниже по сравнению с популяциями в других частях ареала (Mann-Whitney *U* test, *P* = 0.01). Так, например, по данным других исследователей средняя плотность колоний дрейссены составляла 14 449 экз./м² в р. Эбро в Испании [Araujo et al., 2010], 1376 экз./м² в р. Ильдь, 3850 экз./м² в р. Юхоть и 265 экз./м² в р. Сёбла в Ярославской области [Перова, 2015], 6200–13 600 экз./м² в нижнем течении р. Дон, 3200–5300 экз./м² в бассейне р. Маныч [Zhulidov et al., 2004].

Одним из основных факторов, который влияет на распределение и обилие дрейссены, является наличие подходящего субстрата для крепления [Ляхнович

Таблица 3А. Количественные показатели зообентоса в изученных водотоках бассейна р. Северная Двина, где была обнаружена *D. rolytorpha*

Таксономическая группа	р. Северная Двина					р. Лявля				
	SD1	SD2	SD3	SD4	SD5	Ly1	Ly2	Ly3	Ly4	Ly5
Chironomidae	2.2±6.11	172.62±322.24	–	–	–	–	–	–	–	–
Trichoptera	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Asellidae	–	0.003±0.01	–	–	–	–	–	–	–	–
Hirudinea	–	47.62±69.84	–	–	–	–	–	–	–	2.47±7.41
Nematoda	451.4±384.07	202.38±340.57	–	–	–	–	–	–	–	–
Gastropoda	–	339.29±471.05	1.66±1.63	2.55±3.40	–	–	–	27.78±48.11	–	11.11±33.33
Bivalvia	–	17.86±32.78	4.39±6.02	7.14±1.10	13.05±6.49	–	4.63±13.89	27.78±24.06	–	1.23±3.70
Dreissena	–	4023.8±3730.96 a,b	0.32±1.08 b	0.51±1.35 b	5.33±4.62 b	–	92.59±277.78	41.67±72.17	–	119.75±359.26

Таблица 3Б. Количественные показатели зообентоса в изученных водотоках бассейна р. Северная Двина, где была обнаружена *D. rolytorpha*

Таксономическая группа	р. Юрас						р. Соломбалка					
	Yr1	Yr2	Yr3	Yr4	Yr5	Yr6	So1	So2	So3	So4	So5	
Chironomidae	2.2±6.11	1.02±2.7	4.76±6.25	–	–	–	–	–	–	–	–	
Trichoptera	0.27±0.99	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Gammaridea	–	3.06±5.62	1.19±2.92	12.89±1.35	5.95±15.75	–	–	–	–	–	–	
Hirudinea	1.92±0.27	1.02±2.7	2.38±3.69	–	0.51±1.35	–	–	–	–	7.15±10.10	24.40±18.95	
Nematoda	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Gastropoda	57.1±68.1	25.51±19.28	66.67±62.22	24.97±25.88	53.20±45.58	20.58±18.49	5.36±7.57	6.00±1.41	21.43±15.43	17.86±25.25	8.93±10.53	
Bivalvia	44.51±64.51	87.76±143.73	52.38±69.35	36.49±30.71	25.68±44.02	23.98±27.14	8.93±12.63	–	12.50±16.88	–	–	
Dreissena	48.51±55.48 b	13.27±33.10 b	44.05±83.11 b	–	–	157.89±382.79	–	–	–	–	5.95±9.50b	

Примечание: а – отличие ($P < 0.05$) средней плотности колоний *D. rolytorpha* между водотоками; b – отличие ($P < 0.05$) средней плотности колоний *D. rolytorpha* по сравнению с другими группами зообентоса. Названия станций приведены в подписи к рисунку 2.

и др., 1994; Karatayev et al., 1998]. Наиболее подходящим субстратом для её поселений являются каменистые, песчаные, заилено-песчаные грунты, погружённые в воду макрофиты. Она также может формировать поселения с высокой плотностью на раковинах крупных двустворчатых моллюсков и различных предметах, находящихся на дне реки [Ляхнович и др., 1994; MacIsaac, 1996; Karatayev et al., 2007, 2010]. В целом в изученных нами водотоках популяции дрейссены населяют местообитания, характерные для этого вида и на других участках ареала.

Особенности влияния различных концентраций кальция, фосфора, щёлочности и pH на состояние популяций *D. polymorpha* хорошо изучены в настоящее время [Ramcharan et al., 1992, Baker et al., 1993, Karatayev et al., 2008, Moffitt et al., 2016]. Так, установлено, что низкие концентрации кальция, магния, фосфора, уровня pH и щёлочности ограничивают распространение и рост плотности популяций *D. polymorpha*, а также влияют на физиологические процессы моллюсков [Ramcharan et al.,

1992; Hincks, Mackie, 1997; Pollux et al., 2010; Martemyanov, 2011]. В период исследований средние значения уровня pH и содержание кальция в реках Большая Юра, Соломбалка и Карелка были ниже минимального уровня (ниже предельно допустимых нижних границ для *D. polymorpha*) (табл. 2). Это обусловлено тем, что отбор проб в водотоках проводился в период паводка. Например, по данным Т.Я. Воробьевой [2005], воды р. Северная Двина имеют слабощелочную реакцию в период межени и слабокислую в период весеннего паводка. В период ледостава средняя концентрация кальция в верхнем и среднем течении р. Северная Двина составляет 54–56 мг/л, в нижнем 64–66 мг/л. Весной концентрация выравнивается по всей длине реки и составляет в среднем 13–15 мг/л [Кузнецов и др., 1991].

В результате проведённого регрессионного анализа установлено, что с увеличением уровня содержания SO_4^{2-} , Mg^{2+} , Ca^{2+} и pH в воде, средняя плотность популяций дрейссены в водотоках достоверно увеличивалась (рис. 2).

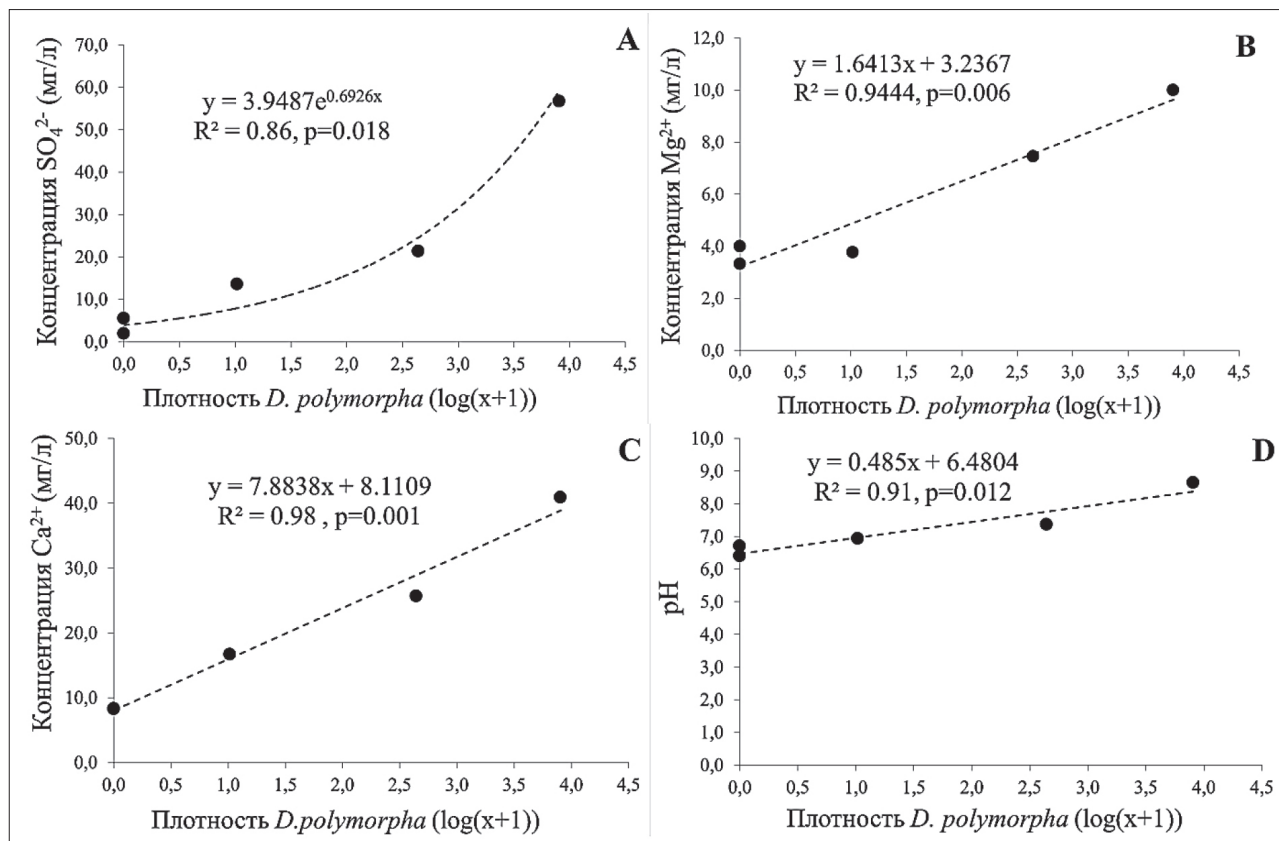


Рис. 2. Зависимость между плотностью популяций *D. polymorpha* и концентрацией ионов SO_4^{2-} (А), Mg^{2+} (В), Ca^{2+} (С) и pH (D). Среднее значение плотности популяций *D. polymorpha* трансформированы ($\log(x+1)$).

Снижение содержания SO_4^{2-} , Mg^{2+} , Ca^{2+} и уровня pH в водах рек Большая Юра, Соломбалка и Карелка является одной из причин невысокой плотности либо отсутствия популяций *D. polymorpha* в этих реках. Нам не удалось найти опубликованных работ, посвящённых изучению пороговых концентраций SO_4^{2-} для данного вида. Однако, выявленная положительная корреляция плотности колоний дрейссены с концентрацией ионов SO_4^{2-} , вероятно, свидетельствует об их влиянии на состояние популяций моллюска. Мы не обнаружили достоверной корреляции между концентрацией калия, натрия, хлора и средней плотностью поселений дрейссены ($P > 0.05$). Содержание кислорода в водах исследованных рек выше нижних границ установленных для этого вида (табл. 2).

Известно, что начало и продолжительность репродуктивного периода *D. polymorpha* тесно связаны с температурой воды [Львова и др., 1994]. Размножение моллюска в водоёмах обычно начинается в мае-июне при температуре 12–15 °С и продолжается до конца августа или сентября [Karatajev et al., 2007]. По нашим данным, размножение дрейссены в 2017 г. проходило в период с июня по август [Травина и др., 2018]. Следовательно, температура воды в водотоках в целом соответствует экологическим требованиям вида [Karatajev et al., 2007]. В то же время, в силу региональных климатических особенностей в период с сентября по май температура воды в водотоках опускается ниже 10 °С [Агафонова, Фролова, 2007; Магрицкий, Скрипник, 2016], соответственно в этот период происходит остановка роста и развития моллюсков.

Заключение

Настоящая работа представляет новые данные по распространению *D. polymorpha* в бассейне р. Северная Двина. Впервые обнаружены её популяции в реках Юрас, Лявля и Соломбалка. Плотность поселений в зависимости от станции варьировала от 0 экз./м² до 4023.8 экз./м². Установлено, что концентрации SO_4^{2-} , Mg^{2+} , Ca^{2+} и уровень pH положительно коррелировали с плотностью колоний дрейссены. Сравнительно невысокая плотность по-

селений моллюска обусловлена пониженным содержанием этих элементов и уровнем pH в изученных водотоках. Определённую роль здесь играют и региональные климатические особенности района исследований. Так, температура воды в период с сентября по май в бассейне р. Северная Двина опускается ниже оптимальной для роста и развития дрейссены. Необходимо проведение дальнейшего мониторинга популяций *D. polymorpha* в водотоках региона, а также исследование планктонной стадии дрейссены и её паразитофауны с применением гистологических и молекулярно-генетических методов. Изучение влияния вида на нативные популяции гидробионтов.

Финансирование работы

Изучение распространения популяций *Dreissena polymorpha* проведено при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 18-34-00580 мол_а), анализ плотности популяций дрейссены выполнен в рамках работ по гранту РФФИ (№ 17-44-290436 р_а). При поддержке Министерства науки и высшего образования изучена структура бентосных сообществ (гос. регистрация № АААА-А17-117033010132-2).

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

- Агафонова С.А., Фролова Н.Л. Особенности ледового режима рек бассейна Северной Двины // Водные ресурсы. 2007. Т. 34. №. 2. С. 141–149.
- Агроклиматический справочник по Архангельской области / ред. Х.А. Горяева. Л.: Гидрометеоздат, 1961. 220 с.
- Величковский В. Моллюски окрестностей Архангельска // Труды Государственного Полярного химико-бактериологического института. 1927. 1. С. 147–151.
- Воробьёва Т.Я. Пространственно-временная структура гетеротрофного бактериопланктона экосистемы устьевой области реки Северная Двина: Дис. ... канд. биол. наук. / Институт биологии, Коми НЦ УрО РАН. Архангельск, 2005. 165 с.

- Ворошилова И.С. Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 2008. 24 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: МСОП; ИПЭЭ РАН, 2002. С. 11–14.
- Кузнецов В.С., Мискевич И.В., Зайцева Г.Б. Гидрохимическая характеристика крупных рек бассейна Северной Двины. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 195.
- Кучина Е.С. К вопросу о распространении моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в р. Северной Двине // Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л.: Наука, 1964. С. 31–37.
- Львова А.А., Макарова Г.Е., Каратаев А.Ю., Кирпиченко М.Я. Планктонные личинки // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 149–155.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарёва В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигиг Ю.В., Протасов А.А., Тишиков Г.М. Условия обитания // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 109–119.
- Магрицкий Д.В., Скрипник Е.Н. Опасные гидрологические процессы в устье Северной Двины и факторы их многолетней изменчивости // Вестник Московского ун-та. Сер. 5. География. 2016. № 6. С. 59–70.
- Махнович Н.М. Исследование *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) как объекта биомониторинга в устье реки Северная Двина // Проблемы региональной экологии. 2016. №1. С. 39–43.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Павлова В.В. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* (Mollusca, Bivalvia): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 2010. 26 с.
- Перова С.Н. Дрейссениды (Bivalvia, Dreissenidae) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 55–63.
- Скориков А.С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) в России // Ежегодник Волжской биологической станции. Саратов, 1903. 48 с.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал и его история // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 47–55.
- Травина О.В., Шевченко А.Р., Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В. Чужеродные виды двустворчатых моллюсков в бассейне реки Северная Двина // В сб.: Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию: Материалы I международной молодёжной научно-практической конференции (26–28 апреля 2018 г.): В 2 т. / Сев. (Арктич.) федер. ун-т; ФИЦКИА РАН. Архангельск: САФУ, 2018. Т. 2. 463 с.
- Araujo R., Valladolid M., Gymez I. Life cycle and density of a newcomer population of zebra mussels in the Ebro River, Spain // The Zebra Mussel in Europe / Eds G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Backhuys Publishers, Leiden, Margraf Publishers, Weikersheim, 2010. P. 183–189.
- Baker P., Baker S., Mann R. Criteria for Predicting Zebra Mussel Invasions in the Mid-Atlantic Region. School of Marine Science, College of William and Mary, Gloucester Point, VA, 1993.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Karatayev V.A., May M.E., Bennett D.L., Cook M.J. Endemic species: contribution to community uniqueness, effect of habitat alteration, and conservation priorities // Biological Conservation. 2011. Vol. 144. No. 1. P. 155–165.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves // International Review of Hydrobiology. 2000. Vol. 85. No. 5–6. P. 529–541.
- Friberg N., Dybkjær J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Larsen S.E., Lauridsen T.L. Relationships between structure and function in streams contrasting in temperature // Freshwater Biology. 2009. Vol. 54. No. 10. P. 2051–2068.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics. Version 3.0. Natural History Museum, University of Oslo, 2014. P. 221.
- Hincks S.S., Mackie G.L. Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive success of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1997. Vol. 54. No. 9. P. 2049–2057.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Dodson S.I. Community analysis of Belarusian lakes: correlations of species diversity with hydrochemistry // Hydrobiologia. 2008. Vol. 605. No. 1. P. 99–112.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Mastitsky S.E., Padilla D.K., Mills E.L. Contrasting rates of spread of two congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at different spatial scales // Journal of Shellfish Research. 2011. Vol. 30. No. 3. P. 923–931.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // Journal of Shellfish Research. 1997. Vol. 16. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish Research. 1998. Vol. 17. No. 4. P. 1219–1235.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. *Dreissena polymorpha* in Belarus: history of spread, population biology and ecosystem impacts // The Zebra Mussel in Europe / Eds G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Backhuys Publishers, Leiden, Margraf Publishers, Weikersheim. 2010. P. 101–112.

- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves // *Biological Invasions*. 2007. Vol. 9. No. 2. P. 161–180.
- MacIsaac H.J. Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America // *American Zoologist*. 1996. Vol. 36. No. 3. P. 287–299.
- Martemyanov V.I. Influence of Environmental Mineral Composition on the Indices of Water-Salt Metabolism in *Dreissena polymorpha* Pallas Introduced to Rybinsk Reservoir // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. No. 2–3. P. 213–222.
- Moffitt C.M., Stockton-Fiti K.A., Claudi R. Toxicity of potassium chloride to veliger and byssal stage dreissenid mussels related to water quality // *Management of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7. No. 3. P. 257–268.
- Oliveira P., Lopes-Lima M., Machado J., Guilhermino L. Comparative sensitivity of European native (*Anodonta anatina*) and exotic (*Corbicula fluminea*) bivalves to mercury // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. Vol. 167. P. 191–198.
- Pollux B.J.A., Minchin D., Van der Velde G., Van Alen T., Moon-Van Der Staay S.Y., Hackstein J. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ireland, AFLP-fingerprinting and boat traffic both indicate an origin from Britain // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48. No. 6. P. 1127–1139.
- Pollux B.J.A., Van der Velde G., Bij de Vaate A. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations // *The Zebra Mussel in Europe* / Eds G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Backhuys Publishers, Leiden, Margraf Publishers, Weikersheim, 2010. P. 45–58.
- Rajagopal S., Pollux B.J.A., Peters J.L., Cremers G., Moon-van der Staay S.Y., Theo van Alen, Eygensteyn J., Van Hoek A., Palau A., Bij de Vaate A., Van Der Velde G. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting // *Biological Invasions*. 2009. Vol. 11. No. 9. P. 2147–2159.
- Ramcharan C.W., Padilla D.K., Dodson S.I. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1992. Vol. 49. No. 12. P. 2611–2620.
- Simberloff D., Jean-Louis M., Genovesi P., Maris V., Wardle D., Aronson J., Courchamp F., Galil B., García-Berthou E., Pascal M., Pyšek P., Sousa R., Tabacchi E., Vilà M. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward // *Trends in Ecology & Evolution*. 2013. No. 28. P. 58–66.
- Strayer D.L. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America // *Journal of the North American Benthological Society*. 1999. Vol. 18. No. 1. P. 74–98.
- Travina O.V., Bepalaya Y.V., Aksenova O.V., Shevchenko A.R., Sokolova S.E. Infection of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) with *Phyllodistomum macrocotyle* (Digenea: Gorgoderidae) in the Northern Dvina River Basin, Northern Russia // *Biharean Biologist*. 2019. Vol. 13. No. 1. P. 49–51.
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the lower Don River system, Russia // *International Review of Hydrobiology*. 2004. Vol. 89. No. 3. P. 326–333.

DISTRIBUTION AND DENSITY OF POPULATIONS OF *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) IN THE PERIPHERAL PART OF THE RANGE

© 2020 Travina O.V.^{a,*}, Bespalaya Y.V.^a, Aksenova O.V.^a, Shevchenko A.R.^a, Sokolova S.E.^a, Kosheleva A.E.^b, Ovchinnikov D.B.^b

^a N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation;

^b Northern (Arctic) Federal University, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation;
e-mail: *travina.oks@gmail.com

In 2015–2017, the distribution of freshwater bivalve *Dreissena polymorpha* in the basin of the Northern Dvina River was studied. This study provides the first record of the populations of *D. polymorpha* in the Yuras, Lyavlya and Solombalka rivers. The density of the studied colonies of *D. polymorpha* was lower in comparison with populations in other parts of the range (Mann-Whitney U test, $P = 0.01$), its average value was 232.9 ind./m² (from 0 to 4023.8 ind./ m²). The influence of various environmental factors on the distribution and abundance of zebra mussel in watercourses is discussed.

Keywords: *Dreissena polymorpha*, Northern Dvina River basin, density, distribution, environmental factors.

ТЕНДЕНЦИИ ВСЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА В ЧЁРНОЕ МОРЕ

© 2020 Шаловенков Н.Н.

Центр экологических исследований, Севастополь, 299007, Россия;
e-mail: shaloven@rambler.ru

Поступила в редакцию 27.09.2018. После доработки 01.02.2020. Принята к публикации 11.02.2020.

Обобщены опубликованные данные о видах-вселенцах в зообентосе Чёрного моря за столетний период исследований. Подготовлен список чужеродных видов, в донной фауне зарегистрирован 61 чужеродный вид. Проанализирована многолетняя изменчивость вселения чужеродных видов зообентоса в море. Интенсификация инвазий видов зообентоса в Чёрное море приходится на период климатических изменений в регионе. Выявлена статистически значимая связь между междесятилетней изменчивостью числа обнаруженных видов-вселенцев и отклонениями летней температуры воды от средней многолетней (100 лет).

Ключевые слова: зообентос, чужеродные виды, тренд инвазий, климатические изменения, Чёрное море.

Введение

Донная фауна Чёрного моря сформирована преимущественно за счёт средиземноморско-атлантических видов, которые стали заселять шельф после соединения проливами Чёрного и Средиземного морей (5–7 тыс. лет назад). Процесс вселения новых средиземноморских видов, по И.И. Пузанову, – «медитеранизация» [Пузанов, 1967], продолжается и сейчас. Реликтовая фауна понто-каспийского комплекса составляет незначительную долю от общего числа видов в море [Мордухай-Болтовской, 1972]. Число чужеродных видов в зообентосе также не велико, однако, оно неуклонно растёт [Shiganova, Öztürk, 2010; Skolka, Preda, 2010; Зайцев, 2011; Шиганова и др., 2012; Bologa, Sava, 2012; Alexandrov, 2017; и др.]. На начало XXI в. список предполагаемых вселенцев в зообентосе Чёрного моря насчитывал около 40 видов [Alexandrov et al., 2007]. Цель данной работы – уточнить список чужеродных видов зообентоса и на основе опубликованных материалов проанализировать многолетний тренд их проникновения в Чёрное море.

Материал и методика

Список чужеродных видов зообентоса составлен на основе опубликованных обзорных и

отдельных статей, посвящённых видам-вселенцам в Чёрное море [Băcescu et al., 1971; Шадрин, 1999; Alexandrov, Zaitsev, 2000; Zaitsev, Öztürk, 2001; Миронов и др., 2002; Шадрин и др., 2002; Gomoi, Skolka, 2005; Alexandrov et al., 2007; Shiganova, Öztürk, 2010; Зайцев 2011; Шиганова и др., 2012; Bologa, Sava, 2012; Alexandrov, 2017; и др.]. Кроме того, в данной работе использована информация из баз данных: «AquaNIS» [2018] – Информационная система по водным неместным и криптогенным видам и «WoRMS» [2018] – Всемирный реестр морских видов.

Статистические расчёты выполнены с использованием пакета прикладных программ «Statistica» (версия 8).

Результаты и обсуждение

За столетний период исследований в донной фауне Чёрного моря зарегистрирован 61 чужеродный вид (таблица). В настоящее время большая часть чужеродных видов из этого списка встречается в донной фауне только в определённых районах черноморского шельфа. 26 чужеродных видов были зарегистрированы исследователями только один раз. Половина из них была обнаружена после 2000 г., что не исключает их сохранение и натурализацию в будущем.

Таблица. Список чужеродных видов зообентоса, зарегистрированных в Чёрном море.

Таксономические группы, виды	Год обнаружения	Авторы
Protozoa, Foraminifera		
<i>Sorites orbiculus</i> (Forskål in Niebuhr, 1775)	2010	Meriç et al., 2010
Coelenterata, Hydrozoa		
<i>Blackfordia virginica</i> (Mayer, 1910)	1925	Вълканов, 1935; Мордухай-Болтовской, 1968
<i>Bougainvillia muscus</i> (Allman, 1863)	1933	Симкина, 1963
<i>Garveia franciscana</i> (Torrey, 1902)	1932	Paspalev, 1933; Мордухай-Болтовской, 1968
<i>Eudendrium vaginatum</i> (Allman, 1863)	1990	Гришичева, Шадрин, 1999
<i>Eudendrium capillare</i> (Allman, 1856)	1990	Гришичева, Шадрин, 1999
<i>Pachycordyle navis</i> (Millard, 1959)	2002	Марфенин, 1983
<i>Campanulina pumila</i> (Clark, 1875)	1990	Гришичева, Шадрин, 1999
Anthozoa, Actiniaria		
<i>Diadumene lineata</i> (Verrill, 1869)	1960	Băcescu et al., 1971
<i>Sagartia elegans</i> (Dalyell, 1848)	2008	Гребельный, Ковтун, 2013
Entoprocta, Kamptozoa		
<i>Urnatella gracilis</i> Leidy, 1851	1950	Gomoiu, Skolka, 1996
Annelida, Polychaeta		
<i>Hesionides arenaria</i> (Friedrich, 1937)	1950-е	Вълканов, 1954
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	1960-е	Киселёва 1964
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	1929	Анненкова, 1929
<i>Polydora cornuta</i> (Bosk, 1802)	1962	Surugiu, 2005
<i>Glycera capitata</i> (Oersted, 1843)	1970-е	Мордухай-Болтовской, 1972
<i>Nephtys ciliata</i> (Muller, 1776)	1960-е	Rullier, 1963
<i>Streptosyllis varians</i> Webster & Benedict, 1887	1964	Кынева-Абаджиева, Маринов, 1966
<i>Capitellethus dispar</i> (Ehlers, 1907)	1959	Rullier, 1963
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston, 1845)	1970-е	Маринов, 1977
<i>Polydora websteri</i> Hartman in Loosanoff & Engle, 1943	1990	Surugiu, 2005
<i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan, 1890)	1957	Marinov, 1957
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998	2001	Мурина, 2008
<i>Dipolydora quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	1990-е	Todorova, Panayotova, 2006
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrilli, 1873)	2009	Болтачева и др., 2011
<i>Prionospio pulchra</i> Imajima, 1990	2000	Dagli, Çinar, 2011
Annelida, Oligochaeta		
<i>Tubificoides benedii</i> (Udekem, 1855)	1916	Загорский, Рубинштейн, 1916
Crustacea, Cirripedia		
* <i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	1844	Бучинский, 1885
* <i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841)	1892	Остроумов, 1892
* <i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)	1844	Мавродиади, 1908
Crustacea, Isopoda		
<i>Sphaeroma walker</i> (Stebbing, 1905)	2004	Skolka, Gomoiu, 2004
<i>Saduria entomon</i> (Linnaeus, 1758)	2009	Kvach, 2009
Crustacea, Decapoda		
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	1934	Макаров, 1939

<i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896	1967	Зайцев, 1978
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853	1934	Зайцев, 1998
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun, 1902	2008	Міцу, Niță, 2009
<i>Hemigrapsus sanguineus</i> (De Haan, 1835)	2008	Міцу et al., 2010a
<i>Dyspanopeus sayi</i> (Smith, 1869)	2009	Міцу et al., 2010b
<i>Sirpus zariquieyi</i> Gordon, 1953	1982	Кочатаş, 1982
<i>Penaeus semisulcatus</i> De Haan, 1844 [in De Haan, 1833–1850]	2005	Хворов и др., 2006
<i>Penaeus japonicus</i> Spence Bate, 1888	1970-е	Zaitsev, Öztürk, 2001
* <i>Pandalus latirostris</i> Rathbun, 1902	1959	Сальский, 1963
Mollusca, Opisthobranchia		
<i>Trinchesia perca</i> (Er. Marcus, 1958)	2007	Martynov et al., 2007
Mollusca, Gastropoda		
<i>Corambe obscura</i> (A. E. Verrill, 1870)	1986	Рогинская, Гринцов, 1990
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843)	1951	Сон, 2008
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	1946	Драпкин, 1953
<i>Neptunea arthritica</i> (Valenciennes, 1858)	2000	Шадрин и др., 2002
<i>Ercolania viridis</i> (A. Costa, 1866)	2001	Зайцев и др., 2004
Mollusca, Bivalvia		
* <i>Teredo navalis</i> Linnaeus, 1758	750–500 до н.э.	Grossu, 1962
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793)	1900–1910	Zolotarev, 1996
<i>Crassostrea virginica</i> (Gmelin, 1791)	1973	Skolka, Gomoiu, 2004
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	1966	Бешевли, Колягин, 1967
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	1968	Киселёва, 1992
<i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831)	2000	Therriault et al., 2004
<i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	1990	Зайцев и др., 2004
<i>Mytilus trossulus</i> Gould, 1850	2001	Зайцев и др., 2004
<i>Perna viridis</i> (Linnaeus, 1758)	2000	Миронов и др., 2002
<i>Arcuatula senhousia</i> (Benson, 1842)	2002	Міцу D., Міцу S., 2004
<i>Corbicula fluminea</i> (O. F. Müller, 1774)	1995–1999	Сон, 2007
<i>Pteria hirundo</i> (Linnaeus, 1758)	2002	Katsanevakis et al., 2012
<i>Ruditapes philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)	1985	Alexandrov, 2017
Echinodermata, Asteroidea		
<i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	2003	Karhan et al., 2008
Chordata, Ascidiacea		
<i>Styela clava</i> Herdman, 1881	2004	Міцу D., Міцу S., 2004
<i>Molgula manhattensis</i> (De Kay, 1843)	1971	Vacescu et al., 1971

* виды, которые не включены в корреляционный анализ.

Список вселенцев охватывает широкий спектр таксономических групп беспозвоночных. Основными группами среди чужеродных видов являются полихеты, ракообразные и моллюски (рис. 1), т. е. это те же группы бентосных животных, которые преобладают в

фауне Чёрного моря [Мордухай-Болтовской, 1972; Киселёва, 1979]. Вселенцы представлены эвригалинными и, большей частью, эвритермными видами с широкой экологической толерантностью. Это виды – представители донной фауны, преимущественно, из эстуар-

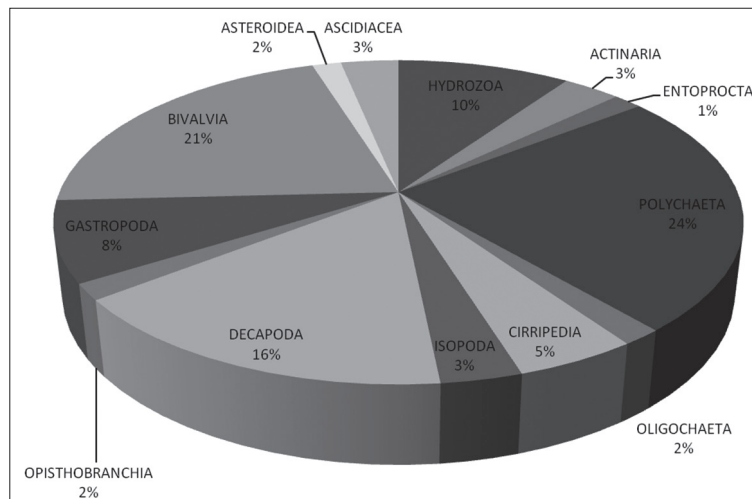


Рис. 1. Соотношение основных таксономических групп чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря.

ных областей Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

В течение столетнего периода проникновение новых чужеродных видов в Чёрное море характеризуется междесятилетней изменчивостью. В первой половине XX в. было зарегистрировано только 10 чужеродных видов (рис. 2). В то время как к концу века наблюдается увеличение числа видов-вселенцев для всех таксономических групп. При этом следует отметить заметное снижение проникновения новых видов-вселенцев зообентоса в 1980-е гг.

На этот период приходится ухудшение условий окружающей среды в Чёрном море, когда крупномасштабное эвтрофирование и сезонная гипоксия захватывали обширные акватории. За последние 20 лет число вселенцев в донной фауне возросло на 29 видов, что составляет почти половину (48%) от всех чужеродных видов, обнаруженных в зообентосе в течение последнего столетия.

Интенсификация инвазий чужеродных видов зообентоса в Чёрное море, зарегистрированная в последние 20 лет, приходится на

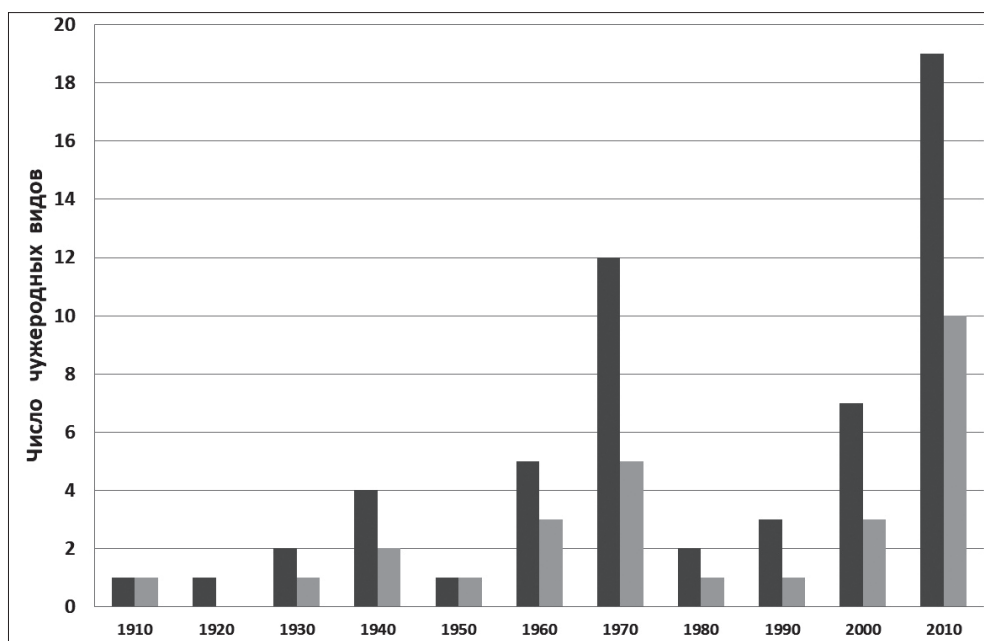


Рис. 2. Междесятилетняя изменчивость вселения чужеродных видов зообентоса в Чёрное море за 100-летний период: чёрный – общее количество чужеродных видов, серый – чужеродные виды из областей Индийского и Тихого океанов.

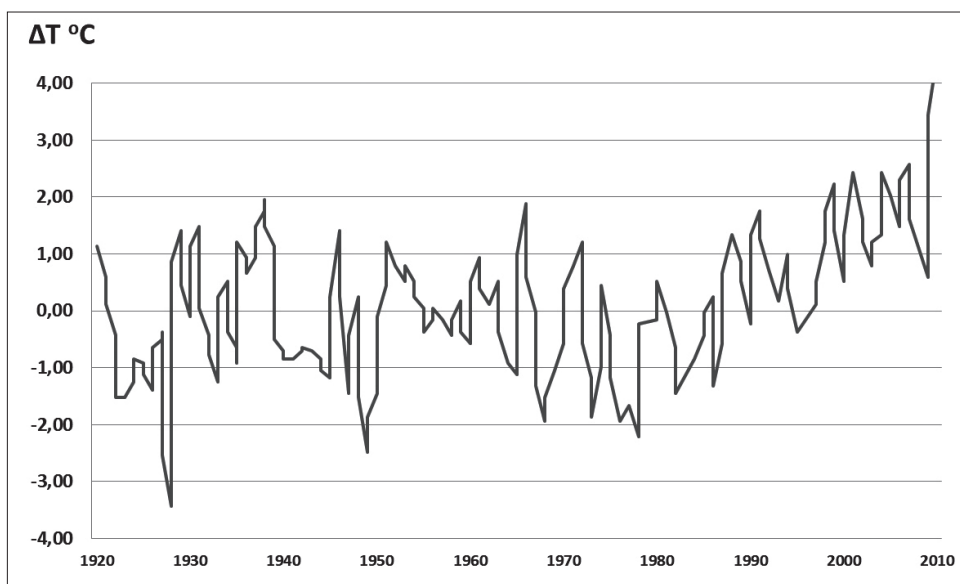


Рис. 3. Межгодовая изменчивость отклонений ($\pm \Delta T$ °C) от средней температуры воды в 1910–2010 гг. на поверхности Чёрного моря в летний период (август), модификация данных Белокопытова В.Н. [2014].

период масштабных климатических изменений в регионе. Так, увеличение теплового фона и ослабление динамики в приповерхностном слое атмосферы сопровождалось потеплением воды как у побережья, так и в открытом море от 0.05 до 2.00 °C за каждые 10 лет [Пуин, 2009, 2010; Ильин, 2012; Белокопытов, 2013, 2014]. При этом, температура поверхностного слоя воды относительно средней многолетней (за 100 лет) выросла, практически, на 4 °C (рис. 3).

Сопоставление междесятилетней изменчивости числа видов-вселенцев зообентоса со значениями междесятилетних отклонений температуры воды (ΔT °C) от средней (за 100 лет) выявило достоверную связь ($p < 0.05$) этих показателей (рис. 4). Коэффициент корреляции между ними составил 0.827. Значение коэффициента корреляции указывает на статистически значимую связь между анализируемыми показателями.

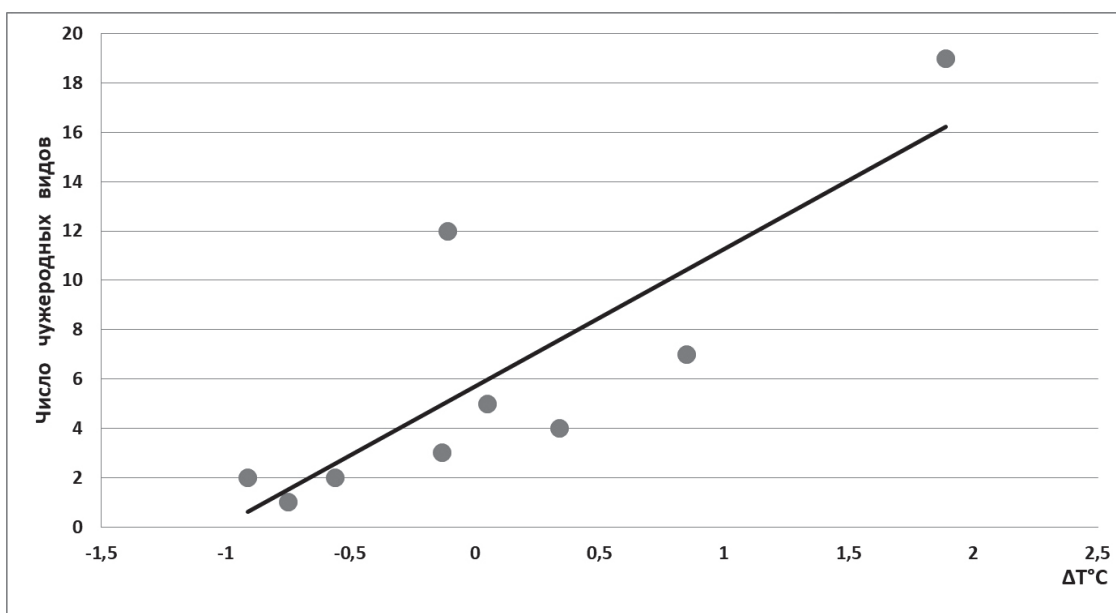


Рис. 4. Соотношение изменчивости отклонений температуры воды (поверхностность) от средней многолетней (100 лет) – ΔT °C в летний сезон и числа вселившихся чужеродных видов зообентоса в Чёрное море.

Основным вектором инвазий в Чёрном море является морской транспорт, то есть проникновение за счёт балластных вод и обрастания корпусов судов [Alexandrov et al., 2007; Leppokoski et al., 2008; Panov et al., 2009; Александров, 2015]. Несомненно, увеличение морского транспортного потока через Босфорский пролив во второй половине XX в. могло повлиять на рост числа чужеродных видов. В то же время, уже в 1995–2000 гг. пропускная способность пролива достигла предела (45–51 тыс. судов в год), оставаясь на одном уровне все последующие годы. В связи с этим тенденция возрастания числа чужеродных видов зообентоса после 2000 г. в большей степени связана с климатическими изменениями, что подтверждается статистически значимой связью между возрастанием температуры воды и числом чужеродных видов. Следует отметить, что в эти годы наблюдается также интенсификация процесса проникновения в Чёрное море новых видов средиземноморской фауны («медитерранизация») [Шиганова и др. 2012].

Заключение

За столетний период исследований в донной фауне Чёрного моря зарегистрирован 61 чужеродный вид. Основными группами среди чужеродных видов являются полихеты, ракообразные и моллюски, то есть это те же группы бентосных животных, которые преобладают в фауне Чёрного моря.

В последние 20 лет число чужеродных видов зообентоса возросло на 29 видов, что составляет почти половину (48%) от всех чужеродных видов, обнаруженных за последнее столетие.

Тенденция возрастания числа чужеродных видов зообентоса после 2000 г., в большей степени, связана с климатическими изменениями.

Финансирование работы

Работа не имела финансовой поддержки.

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

- Александров Б.Г. Закономерности вселения новых видов в Чёрное море и некоторые подходы к их изучению // Наук. зап. Терноп. нац. ун-ту. Сер. Биол. 2015. Вып. 64 (3–4). С. 29–32.
- Анненкова Н.П. Полихеты из реликтового озера Палеостом (Зап. Кавказ) и рек, связанных с ним // Доклады АН СССР. 1929. № 6. С. 138–140.
- Белокопытов В.Н. Климатическая изменчивость плотностной структуры Чёрного моря // Украинский гидрометеорологический журнал. 2014. № 14. С. 227–235.
- Белокопытов В.Н. О климатической изменчивости термохалинной структуры Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экосис Гидрофизика. 2013. Вып. 27. С. 226–230.
- Бешевли Л. Е., Колягин В. А. О находке моллюска *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в северо-западной части Чёрного моря // Вестник зоологии. 1967. № 3. С. 82–84.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Лебедевская М.В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10. № 2. С. 34–38.
- Бучинский П. Краткий очерк фауны лиманов Новороссийского края // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1885. Т. 10, вып. 1. С. 11–23.
- Вълканов А. Бележки върху нашите бракични води // Годишник на Софийски Унив. ФМФ. 1935. Т. 32(3). С. 209–341.
- Вълканов А. Принос към изследванията на нашата черноморска фауна // Трудове на Морската биологична станция във Варна. 1954. Т. 18. С. 49–53.
- Гребельный С.Д., Ковтун О.А. Новая для фауны Чёрного моря актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Sagartiidae), способная к клональному размножению // Биология моря. 2013. Т. 39. № 1. С. 17–23.
- Гришичева Н.П., Шадрин Н.В. Гидроиды как эпибионты мидии и цистозирры // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь: Аквавита, 1999. С. 229–237
- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Загорский Н., Рубинштейн Д., Материалы к системе биоценозов Одесского залива // Записки императорского общества сельского хозяйства Южной России. 1916. Т. 86(1). С. 203–241.
- Зайцев Ю.П. Это удивительное море. Одесса: Маяк, 1978. 159 р.

- Зайцев Ю.П. Морские гидробиологические исследования Национальной Академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоёмы Чёрного моря // Гидробиологический журнал. Т. 34, вып. 6. 1998. С. 3–21.
- Зайцев Ю.П. Некоторые особенности диверситологии Понто-Азова // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика. 2011. Вып. 25. С. 274–285.
- Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Берлинский Н.А. и др. Базовые биологические исследования Одесского морского порта (август – декабрь 2001 года): Итоговый отчёт. Серия монографий Одесского демонстрационного центра программы Глобалласт. Одесса, Украина. 2004. Вып. 7. 171 с.
- Ильин Ю.П. Вклад региональных и глобальных факторов в межгодовую изменчивость гидрометеорологических условий прибрежной зоны Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2012. Т. 1, вып. 26. С. 117–122.
- Киселёва М.И. О нахождении полихеты *Ancistrosyllis tentaculata* Tredwell в Чёрном и Каспийском морях // Зоологический журнал. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1557–1559.
- Киселёва М.И. Зообентос: состав, размерная характеристика и вертикальное распределение // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1979. С. 208–211.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99.
- Кынева-Абаджиева В., Маринов Т. Разпределение на зообентоса пясчната биоценоза пред българския черноморски бряг // Изв. на НИИ за рибно стопанство и океанограф. 1966. Т. 7. С. 69–95.
- Мавродиadi П. Черноморские циррипедия и грегарины, паразитирующие на них // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1908. Т. 32. С. 101–128.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23. № 8. С. 25–26.
- Маринов Т.М. Полихетни червеи. Polychaeta. // Фауната на България. София: Българска АН, 1977. 257 с.
- Марфенин Н.Н. Новый вид *Cordylophora* (Hydrozoa, Clavidae) из Чёрного моря // Зоол. журнал 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1732–1734.
- Миронов С.С., Шадрин Н.В., Гринцов В.А. Новые виды моллюсков в морских и континентальных водах Крыма // Экология моря. 2002. 61. С. 43.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Общая характеристика фауны Чёрного и Азовского морей // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Под ред. В.А. Водяницкого. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 316–324.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Под редакцией В.А. Водяницкого. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. 337 с.
- Мурина В.В. Находка многощетинкового червя *Streblospio sp.* (Polychaeta: Spionidae) в Новороссийском порту Чёрного моря // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 1. С. 46.
- Остроумов А.А. По поводу американского баянуса *Balanus burneus* в Севастопольской бухте // Вестник естествознания. 1892.
- Пузанов И.И. Медитерранизация фауны Чёрного моря и перспективы её усиления // Зоол. журнал. 1967. Т. 46, вып. 9. С. 1287–1297.
- Рогинская И.С., Гринцов В.А. Голожаберный моллюск *Doridella obscura* Verill – новый вселенец в Чёрное море // Океанология. 1990. Т. 30. С. 855–857.
- Сальский В.А. Акклиматизация тихоокеанских травяных шримсов *Pandalus kessleri* в Хаджибейском лимане Одесской области // Акклиматизация животных в СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1963. С. 30–31.
- Симкина Р.Г. К экологии гидроидного полипа *Perigonimus megas* Kinne – нового вида в фауне СССР // Труды Института океанологии. 1963. Т. 70. С. 216–224.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Хворов С.А., Болтачев А.Р., Решетников С.И. и др. Первая находка зелёной тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* (Penaeidae, Decapoda) в Чёрном море // Экология моря. 2006. Вып. 72. С. 65–69.
- Шадрин Н.В. Функционирование экосистем и экономика: взаимосвязи на глобальном и локальном уровнях // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь: Аквалита, 1999. С. 10–24.
- Шадрин Н.В., Миронов С.С., Голиков А.Н. Находка в Чёрном море живых особей *Neptunea arthritica* (Bernardi, 1857) (Gastropoda, Buccinidae) // Экология моря. 2002. Т. 62. С. 29.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А. и др. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- AquaNIS – The Information system on aquatic non-indigenous and cryptogenic species (Электронный ресурс) // (<http://www.corpi.ku.lt/databases/index.php/aquanis/>). Проверено 10.09.2018.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Liashenko A., Son M., Tsarenko P., et al. Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine // Aquatic Invasions. The European Journal of Applied Research on Biological Invasions in Aquatic Ecosystems. 2007. 2(3). P. 215–242.
- Alexandrov B. (ed.). Black Sea non-indigenous species. Black Sea Commission Publication. 2017 1–40. (Электронный документ) // (<https://www.cbd.int/doc/meetings/mar/ebsaws-2017-01/other/ebsaws-2017-01-bsc-submission-03-en.pdf>). Проверено 10.09.2018.
- Alexandrov B., Zaitsev Y. Chronicle of exotic species introduction into the Black Sea // Materials of Intern. Sympos.

- “The Black Sea ecological problems” (31 October – 5 November, Odessa, Ukraine). OCNTI, 2000. P. 14–19.
- Băcescu M., Müller G.I., Gomoiu M.-T. Cercetari de ecologie bentala in Marea Neagra – analiz cantitativa, calitativa si comparata a faunei bentale Pontice // *Ecologie marină*. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, 1971. Vol. 4. 357 p.
- Bologa A.S., Sava D. Present state and evolution trends of biodiversity in the Black Sea: decline and restoration (review article) // *J. Black Sea/Medit. Environ.* 2012. Vol. 18. P. 144–154.
- Dagli E., Çinar M.E. Species of the subgenus *Minuspio* (Polychaeta: Spionidae: Prionospio) from the southern coast of Turkey (Levantine Sea, eastern Mediterranean), with the description of two new species // *Zootaxa*. 2011. Vol. 3043. P. 35–53.
- Gomoiu M.T., Skolka M. Changements récents dans la biodiversité de la Mer Noire dus aux immigrants // *Geo-Eco-Marina*. 1996. Vol. 1. P. 49–66.
- Gomoiu M.T., Skolka M. *Invasive Species in the Black Sea*. Constanta: Ovidius University Press Publishers, 2005. 150 p.
- Grossu A.V. *Mollusca Bivalvia // Fauna României*. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, 1962. Vol. 3 (2). 426 p.
- Ilyin Y.P. Observed long-term changes in the Black Sea physical system and their possible environmental impacts // *Climate Forcing and its Impacts on the Black Sea Marine Biota*. CIESM Monograph. 2009. Vol. 39. P. 35–43.
- Ilyin Y.P. Climatic variability of salinity features on the Bosphorus and North-Western shelves revealed from observational data // *Journal of Environmental Protection and Ecology*. 2010. Vol. 11(3). P. 993–1000.
- Karhan S.Ü., Kalkan E., Yokeş M.B. First record of the Atlantic starfish, *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) from the Black Sea // *JMBA Marine Biodiversity Records*. 2008. Vol. 1 (63). <https://doi.org/10.1017/S175526720700663X>. Проверено 10.09.2018.
- Katsanevakis S., Bogucarskis K., Gatto F., Vandekerkhove J., Deriu I., Cardoso A.S. Building the European Alien Species Information Network (EASIN): a novel approach for the exploration of distributed alien species data // *BioInvasions Records*. 2012. Vol. 1(4). P. 235–245.
- Kocataş A. On the Occurrence of *Sirpus zariquieyi* Gordon (Decapoda Brachyura) in the Black Sea and Sea of Marmara // *Crustaceana*. 1982. Vol. 43. No. 2. P. 177–180.
- Kvach Y. First report of *Saduria (Mesidotea) entomon* (Linnaeus, 1758) (Isopoda: Chaetiliidae) in the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4(2). P. 393–395.
- Leppäkoski E., Shiganova T., Alexandrov B. *European Enclosed and Semi-enclosed Seas // Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Management, and Geographic Perspectives*. Series: Ecological Studies. Germany: Springer-Verlag GmbH Publ, 2008. Vol. 204. P. 529–547.
- Marinov T. Beitrag zur Kenntnis unserer Schwarzmeer Polychaetenfauna // *Proc. Mar. Biol. Station. Varna*. 1957. Vol. 19. P. 105–119.
- Martynov A.V., Korshunova T.A., Grintsov V.A. Opisthobranch molluscs of the Northern Black Sea. I. Short history of studies and the first record of a non-indigenous nudibranch species *Trinchesia perca* (Er. Marcus, 1958) (Nudibranchia: Tergipedidae) // *Ruthenica*. 2007. Vol. 17. P. 43–54.
- Meriç E., Yokeş B., Avşar N., Dinçer F. Indo-Pasifik kökenli Göçmen Foraminiferler Karadeniz’e Ulaçyorlar mi. // 45. Yil Jeoloji Sempozyumu. 2010. Bildiri Özleri Kitabı, 13–16 Ekim, Trabzon. P. 149–151.
- Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea // *International Workshop on Black Sea Benthos*. 18–23 April 2004, İstanbul, Turkey. 2004. P. 70–83.
- Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4(4). P. 597–604.
- Micu D., Nita V., Todorova V., First record of the Japanese shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae) from the Black Sea // *Aquatic invasions*. 2010a. Vol. 5. Is. 2. P. 4.
- Micu D., Nita V., Todorova V. First record of Say’s mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // *Marine Biodiversity Records*. 2010b. Vol. 3. P. 1–6.
- Panov V., Alexandrov B., Abraciauskas K., Binimelis R., Copp G., Grabowski M., Lucy F., Leuven R., Nehring S., Paunovic M., Semenchenko V., Son M. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integr. Environ. Assess. Manag.* 2009. Vol. 5, No. 1. P. 110–126.
- Paspalev G. Hydrobiologische Untersuchungen fiber den Golf von Varna // *Arb. Biol. Meeresst. in Varna*. 1933. Vol. 2. P. 29–32.
- Rullier F. Les annélides polychètes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée // *Rapports et Procès-verbaux des réunions de la Commission Internationale pour l’Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*. 1963. Vol. 17(2). P. 161–260.
- Shiganova T., Öztürk B. Trend on increasing Mediterranean species arrival into the Black Sea // *Climate forcing and its impacts on the Black Sea Marine Biota*. No 39 in *CIESM Workshop Monographs / F. Briand, Ed. Monaco: CIESM*, 2010. P. 75–91.
- Skolka M., Gomoiu M. T. *Invasive species in Black Sea. Ecological impact of invasive species in aquatic ecosystems*. Constanta: Ovidius University Press, 2004. 180 p.
- Skolka M., Preda C. Alien invasive species at the Romanian Black Sea Coast – Present and perspective. *Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*. 2010. 53. 443–467.
- Son M.O. Rapid expansion of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) in the Azov-Black Sea Region // *Aquatic Invasions*. 2008. Vol. 3(3). P. 335–340.
- Surugiu V. Inventory of inshore polychaetes from the Romanian coast (Black Sea) // *Mediterranean Marine Science*. 2005. Vol. 6(1). P. 51–73.

- Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 30. P. 479–489.
- Todorova V., Panayotova M. Alien aquatic fauna from the Bulgarian Black Sea and coastal lakes – an inventory of introductions and impacts // *NEOBIOTA. From Ecology to Conservation*. 4th European Conference on Biological Invasions. Vienna (Austria), 27–29 September. 2006. P. 251–252.
- Zaitsev Y.P., Öztürk B. (Eds). *Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas*. Istanbul: Published by Turkish Marine Research Foundation, 2001. 267p.
- Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species // *Marine ecology*. 1996. 17. P. 227–236.
- WoRMS – The World Register of Marine Species (Электронный ресурс) // (<http://www.marinespecies.org>). Проверено 10.09.2018.

TENDENCIES OF INVASION OF ALIEN ZOOBENTHIC SPECIES INTO THE BLACK SEA

© 2020 Shalovenkov N.N.

The Centre for Ecological Studies, Sevastopol 299007, Russia;
e-mail: shaloven@rambler.ru

The published data about alien species in zoobenthos of the Black Sea are generalized for the last hundred years of research. The list of alien species is done, 61 zoobenthic alien species are registered. The long-term variability of the invasions of alien zoobenthic species into the sea is analyzed. The intensification of invasion of the zoobenthic species into the Black Sea occurs during the period of climatic changes in the region. High reliable statistical relationship is revealed between the inter-ten year variability of the number of alien species and the deviations of the summer water temperature from the average multi-year (100 years) one.

Key words: zoobenthos, alien species, trend of invasions, climatic changes, Black Sea.