

ISSN 1996–1499

2020 №2



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

Редакционная коллегия

к.б.н., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С., д.б.н., 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>Афанасьев Д.Ф., Живоглядова Л.А., Небесихина Н.А., Магомедов М.А., Муталлиева Ю.К., Велибекова Б.Д., Мирзоян А.В.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ ЯПОНСКОЙ КРЕВЕТКИ <i>MACROBRACHIUM NIPPONENSE</i> (DE HAAN, 1849) В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ТЕРЕК (БАССЕЙН КАСПИЙСКОГО МОРЯ)	2
<i>Бондарев И.П.</i> ОСОБЕННОСТИ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ <i>ANADARA KAGOSHIMENSIS</i> (BIVALVIA, ARCIDAE) В БУХТЕ КАЗАЧЬЕЙ ЧЁРНОГО МОРЯ	9
<i>Власов Д.Ю., Кирицели И.Ю., Абакумов Е.В., Новожилов Ю.К., Зеленская М.С., Баранцевич Е.П.</i> АНТРОПОГЕННАЯ ИНВАЗИЯ МИКРОМИЦЕТОВ В НЕНАРУШЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ ОАЗИСА ХОЛМЫ ЛАРСЕМАНН (ВОСТОЧНАЯ АНТАРКТИДА)	23
<i>Зуева Н.В., Архипов В.Ю., Денисенкова Т.В., Рыженкова В.А., Коткин А.В.</i> БОЛЬШАЯ БЕЛАЯ ЦАПЛЯ <i>CASMERODIUS ALBUS</i> НА ТЕРРИТОРИИ НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ В 2016–2018 ГГ.	35
<i>Карпова Е.П.</i> НАТУРАЛИЗАЦИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЗЕМЛЕРОЯ <i>LITHOGNATHUS MORMYRUS</i> (SPARIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ	40
<i>Кудрявцева Е.И., Виноградова Ю.Кир., Витинг К.Б., Козырева А.М., Нефедова А.Д., Петраш Е.Г., Стукалов А.С., Шейнова А.Д., Решетникова Н.М.</i> РАССЕЛЕНИЕ <i>ERIGERON ANNUUS</i> (L.) PERS. – АНАЛИЗ ПРИЧИН РЕПРОДУКТИВНОГО УСПЕХА	47
<i>Кузменкин Д.В., Яныгина Л.В.</i> ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ КОНХОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖИВОРОДКИ ОБЫКНОВЕННОЙ <i>VIVIPARUS VIVIPARUS</i> (L., 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA) В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	63
<i>Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Русанов А.Г.</i> ИЗМЕНЕНИЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНОГО МЕТАБОЛОМА ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА <i>ROTA MOGETON PECTINATUS</i> L. В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ В СРАВНЕНИИ С НАТИВНЫМ АРЕАЛОМ	74
<i>Островский А.М.</i> <i>ATTAGENUS GOBICOLA</i> FRIVALDSZKY, 1892 И <i>ANTHRENUS PICTURATUS</i> SOLSKIJ, 1876 (COLEOPTERA: DERMESTIDAE) – НОВЫЕ ИНВАЗИВНЫЕ ВИДЫ ЖУКОВ-КОЖЕЕДОВ В ФАУНЕ БЕЛАРУСИ	96
<i>Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н.</i> <i>THLADIANTHA DUBIA</i> BUNGE В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ, БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ	100
<i>Степаньян О.В.</i> БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ РОДА <i>CYTOSEIRA</i> В АЗОВСКОМ МОРЕ: ВСЕЛЕНИЕ ИЛИ РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА?	112
<i>Юрахно В.М.</i> ПАРАЗИТЫ ПИЛЕНГАСА <i>PLANILIZA НАЕМАТОСНЕИЛА</i> (TEMMINCK & SCHLEGEL, 1845) (АСТИНОПТЕРЫГИИ: MUGILIDAE) В НАТИВНОМ АРЕАЛЕ И МЕСТАХ ВСЕЛЕНИЯ	120

ОБНАРУЖЕНИЕ ЯПОНСКОЙ КРЕВЕТКИ *MACROBRACHIUM NIPPONENSE* (DE HAAN, 1849) В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ТЕРЕК (БАССЕЙН КАСПИЙСКОГО МОРЯ)

© 2020 Афанасьев Д.Ф.^{а, *}, Живоглядова Л.А.^{а, **}, Небесихина Н.А.^а,
Магомедов М.А.^б, Муталлиева Ю.К.^б, Велибекова Б.Д.^б,
Мирзоян А.В.^{б, ***}

^а Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, 344002, Россия

^б Волжско-Каспийский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ»), Астрахань, 414056, Россия
e-mail: *dafanas@mail.ru, **l.zhivoglyadova@mail.ru, ***kaspnirh@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2020. После доработки 07.04.2020. Принята к публикации 07.05.2020.

В нижнем течении р. Терек на участке в 24 км выше устья были найдены несколько экземпляров креветок *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Decapoda, Crustacea, Palaemoninae) – вида, нового для эстуарных экосистем западного Каспия. Для уточнения таксономического статуса найденной креветки был проведён ДНК-баркодинг по гену COI. Данные анализа полученной последовательности гена COI на 99% соотносятся с ранее опубликованными данными в базах GenBank и BOLD. Анализ степени родства пойманных креветок с другими особями этого вида из разных мест обитания выявил генетическую близость *M. nipponense* из р. Терек к нативной популяции японской креветки, обитающей в р. Хуайхэ в районе г. Хуайбинь и г. Хуайнань (Китай). Особенности биологии вида в районе находки позволяют предположить высокую вероятность его успешной натурализации в эстуарных системах Каспия и способность к дальнейшей экспансии.

Ключевые слова: Decapoda, Crustacea, *Macrobrachium nipponense*, Palaemoninae, чужеродный вид, японская креветка, р. Терек, ДНК-баркодинг.

Введение

Macrobrachium nipponense (De Haan, 1849), также известная под названиями японская креветка, восточная речная креветка (oriental river prawn), – один из активно распространяющихся чужеродных видов десятиногих ракообразных [Chong et al., 1987; Мирабдуллаев, Ниязов, 2005; De Grave, Ghane, 2006; Яковлева, Яковлев, 2010; Кулеш, 2013]. Это достаточно крупная (максимальная длина самцов 12 см, самок – 8 см) креветка [Супрунович, Макаров, 1990], родина которой – Юго-Восточная Азия [Chen et al., 2009]. В странах Азии она выращивается и добывается в коммерческих целях [Wong, McAndrew, 1994]. В Китае *M. nipponense* считается одним из наиболее важных объектов пресноводной аквакультуры [Wong, McAndrew, 1994; Кулеш, 2013], его вылов в 2013 г. составил 251 тыс. тонн [Perschbacher, Stickney, 2017].

Предположительно, с 1960-х гг. *M. nipponense* расселяется за пределами нативного ареала, в первую очередь в странах Центральной и Юго-Восточной Азии [Мирабдуллаев, Ниязов, 2005; De Grave, Ghane, 2006; Hanamura et al., 2011]. Как объект тепловодной аквакультуры в 1980–1990 гг. была вселена и натурализовалась в водоёмах-охладителях и некоторых водохранилищах Белоруссии, России и Молдавии [Кулеш, 2013], распространилась по водохранилищам Верхней Волги, появилась в устье р. Днестр [Яковлева, Яковлев, 2010; Степанок, 2014]. В конце 1990-х – начале 2000 гг. *M. nipponense* обнаружена в Иране (лагуны Каспийского моря) и Ираке [De Grave, Ghane, 2006; Gorgin, Sudagar, 2008]. Следовательно, в настоящее время японская креветка активно расселяется по пресноводным и эстуарным экосистемам всей Евразии.

Материал и методика

Несколько экземпляров (4 взрослых и молодь) неизвестных для фауны бассейна Каспийского моря вида креветок [Атлас..., 1968] были обнаружены при отборе гидробиологических проб в нижнем течении р. Терек (24 км выше устья) в октябре 2017 г. (рис. 1). Координаты места первой находки: 43.660526° с. ш.; 47.365125° в. д.

Отбор проб проводили гидробиологическим сачком и треугольной драгой (газ № 19).

В месте отбора проб был илистый, песчано-илистый грунт, околородная и погружённая растительность отсутствовала, общая минерализация составляла 418.0–426.6 мг/л.

В мае и октябре 2018 г. креветки, в том числе молодь, были найдены ниже по течению р. Терек в нескольких точках.

Креветок сначала фиксировали 4%-м раствором формальдегида, после чего весь материал был переведён в 96%-й раствор этанола.

Было исследовано 7 экземпляров (4 самца и 3 самки), которые в настоящее время хранятся в лаборатории гидробиологии Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»).

Креветок измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по трём параметрам: общая длина тела (от конца рострума до конца тельсона), промысловая длина (от заднего края орбиты глаза до конца тельсона) и длина карапакса (от заднего края орбиты глаза до середины спинной части заднего края карапакса) [Низяев и др., 2006], взвешивали с точностью до 0.001 г на электронных весах Shimadzu AX-120 после предварительного обсушивания на фильтровальной бумаге.

Геномную ДНК выделяли из мышечных тканей одного экземпляра креветки методом солевой экстракции [Aljanabi, Martinez, 1999], с разработанными модификациями [Небесихина и др., 2019]. Концентрацию ДНК определяли на флуориметре MaxLifeH100 (ООО «МВМ-Диагностика», Россия). Определение и анализ нуклеотидной последовательности гена COI осуществляли, используя универсальные праймеры LCO 1490: 5'-gggtcaacaatcataaagatattgg-3' и HC02198: 5'-taaacttcagggtgacsaataaatca-3' [Folmer et al., 1994]. Полимеразная цепная реакция (ПЦР-реакция) проведена в общем объёме 15 мкл, которая содержала 5 мкл 2.5x



Рис. 1. Карта-схема места первого обнаружения *M. nipponense*.

реакционной смеси для проведения ПЦР-РВ (ООО «НПФ Синтол») по 10 пмоль каждого праймера и 100 нг ДНК. ПЦР проводили в термоциклере T100 Thermal Cycler (Bio-Rad) по схеме: предварительная денатурация ДНК: 95 °С (10 мин), синтез ПЦР-продуктов (30 циклов), плавление – 94 °С (20 с), отжиг праймеров – 48 °С (40 с), синтез ДНК – 72 °С (60 с), окончательная достройка цепей – 72 °С (10 мин). Результат амплификации проверяли методом электрофореза в 1.8%-м агарозном геле с окрашиванием бромистым этидием. Секвенирование гена CO1 митохондриальной ДНК проводилось с тех же праймеров в обоих направлениях на устройстве секвенирования «Нанофор 05» (ЭЗАН, РАН) с набором BRILLIANT DYE™ Terminator Kit v.3.1 (NIMAGEN). Полученные первичные данные обрабатывали в программе «ДНК ФА» Версия: 5.0.1.6 (Институт аналитического приборостроения) с последующим анализом и выравниванием последовательностей в пакете программы MEGA5 [Tamura et al., 2011]. Полученная последовательность зарегистрирована нами в базе данных GenBank под номером MN982927. Поиск гомологичных нуклеотидных последовательностей по гену CO1 осуществляли с помощью программы BLAST в генетических базах данных GenBank [2020] и BOLD (Barcode of Life Database) [Ratnasingham, 2007]. Для проведения филогенетического анализа были использованы последовательности CO1, пред-

ставленные в исследованиях по изучению *M. nipponense*: KY977498.1 – KY977502.1, KY977505.1 [Cui et al., 2018], MK412772.1 [Zheng et al., 2019], DQ656415 [Salman et al., 2006], MN200403.1, JN874519.1, JN87421, JN874540.1, KF547935.1. Анализ степени родства выполнен в пакете программы MEGA5 методами: минимальной эволюции (MP), максимального правдоподобия (ML) и ближайших соседей (NJ) с использованием модели Тамура – Ней [Tamura, Nei, 1993]. В качестве статистического теста применяли метод бутстрепа с использованием 1000 псевдорепликаций. Деревья степени родства, построенные разными методами анализа, очень близки по топологии; далее в статье приводится только дерево, построенное методом ближайшего соседства (NJ).

Описание

Креветки, найденные в нижнем течении р. Терек, относятся к виду *Macrobrachium nipponense* (Decapoda: Palaemonidae) [Определитель..., 1995].

Общая длина тела пойманных экземпляров составила 36.2–51.7 мм, промысловая длина – 29.1–46.5 мм, длина карапакса – 11.3–14.6 мм, масса – 0.482–1.004 г.

Род *Macrobrachium* отличается крупными размерами второй пары переопод, наличием щупика мандибул, отсутствием бранхиостегального шипа и наличием печёночного [Бурковский, 1974; Определитель..., 1995]. Ди-

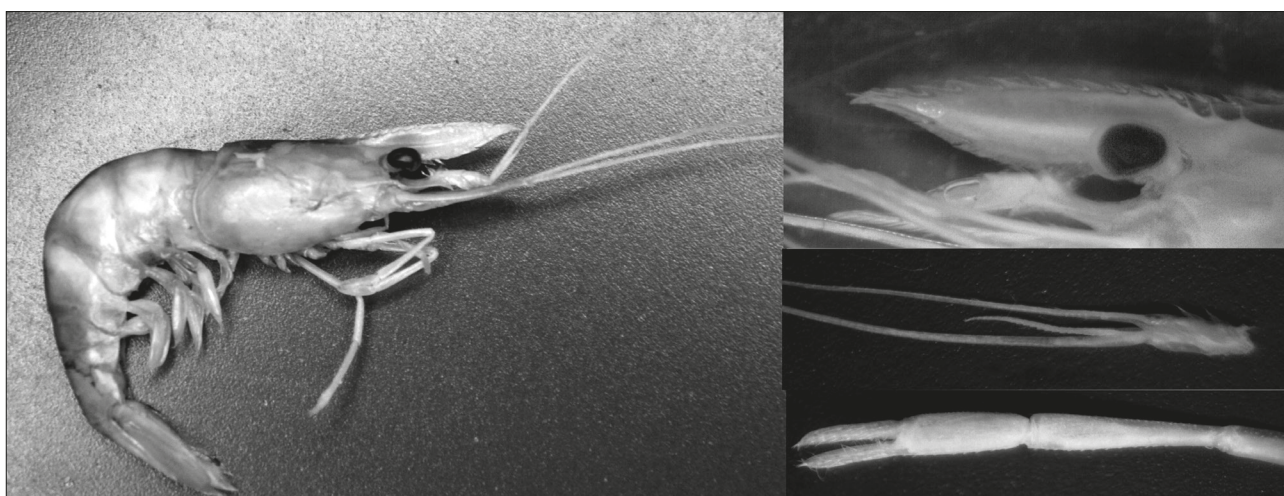


Рис. 2. Креветка *M. nipponense* (самка) из р. Терек: *a* – общий вид, *б* – форма роостра (стрелкой указан печёночный шип), *в* – антеннулы, *г* – переоподы 2, *д* – задняя часть тельсона.

агностическими признаками также являются форма и вооружение роострума, пропорции тела, окраска [Zheng et al., 2019].

Краткое описание вида. Роострум по длине равный или чуть превосходящий скафоцерит, его верхний край почти прямой, вооружён 11–13 зубчиками, 3 из которых расположены посторбитально (рис. 2б). Нижний край роострума сильно выпуклый, вооружён 2–3 зубчиками. Щетинки внешнего края роострума перистые, в дорсальной части расположены в один ряд, в вентральной – в два. Антеннулы трёхветвистые, короткая ветвь наружного жгутика примерно на 1/6 длины сросшаяся с длинной ветвью. Скафоцерит 0.6–0.7 длины карапакса, длина скафоцерита составляет 2.4–2.7 его ширины. Печёночный шип почти равен по размерам антеннальному, расположен позади него и чуть ниже. Шестой сегмент брюшка составляет 1.4–1.7 длины пятого, преданальный киль не выражен. Тельсон субтреугольный, умеренно острый (рис. 2д), по длине в 1.4–1.5 раза превосходит шестой абдоминальный сегмент. Помимо субтерминальных шипов тельсон снабжён двумя парами дорсолатеральных шипов, первая пара которых расположена посередине тельсона. Вторые переоподы значительно (почти в 2

раза) длиннее остальных, покрыты шипиками и редкими щетинками, клешня несёт пучки щетинок. У самцов с длиной карапакса 11.3–13.2 мм вторые переоподы составляют 0.6–0.7 длины тела, карпус в 1.3–1.4 раза длиннее меруса. Экзоподит уроподов немного длиннее эндоподита, подвижный шип уроподиального шва равен или чуть выступает за латеральный край.

От диагноза вида [Hanamura et al., 2011] отличается числом зубцов по верхнему краю роострума, незначительно пропорциями пятого, шестого сегментов брюшка и тельсона, а также меньшей длиной вторых переопод. Последнее, вероятно, связано с аллометрией в росте конечностей, нами исследованы сравнительно небольшие экземпляры с длиной карапакса 13.2 мм.

Результаты генетического анализа

Полученная нуклеотидная последовательность длиной 613 пн. соответствует 88–706 позиции гена субъединицы I цитохром оксидазы. В результате BLAST-поиска в GenBank и BOLD данный образец был идентифицирован как *M. nipponense*. При сравнении последовательностей участка гена COI было установлено, что у исследуемого образца *M.*

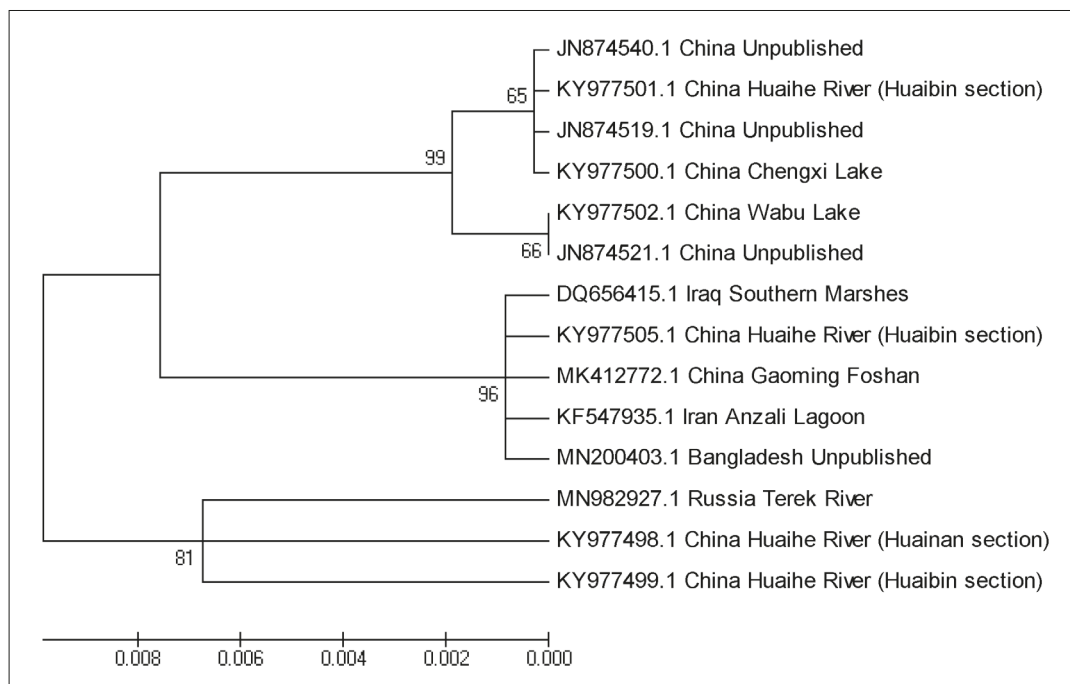


Рис. 3. Древо родства представителей вида *M. nipponense*, построенное на основе нуклеотидных последовательностей гена COI. Индексы в узлах – значения бутстреп-поддержек > 65% от 1000 реплик. Перед страной указан инвентарный номер в GenBank.

nipponense из бассейна р. Терек существует различие в нуклеотидном составе на уровне 1%, что соответствует внутривидовому полиморфизму (рис. 3).

Древо родства имеет две чётко выраженные клады с высоким уровнем бутстреп-поддержки (>80%). *M. nipponense* из р. Терек входит в единую кладу с образцами (KY977498.1 и KY977499.1), отобранными в бассейне р. Хуайхэ (Китай, регионы Хуайбинь и Хуайнань) [Cui et al., 2018].

Обсуждение

M. nipponense – субтропическая пресноводная креветка, встречающаяся в реках с обилием водной растительности, с песчаным и илистым дном, а также в солоноватой воде эстуариев, лагун, вдоль морских побережий с солёностью до 6‰ и выше [Wong, McAndrew, 1994; Кулеш, 2013]. Известно, что вид отличается достаточно высокой плодовитостью, легко размножается и отличается высокой степенью толерантности к условиям окружающей среды [Mashiko, Numachi, 2000]. Его температурный оптимум – 25–28 °С, размножение начинается при температуре воды выше 20 °С [Кулеш, 2013], однако *M. nipponense* способен выдерживать низкие зимние температуры (2–4 °С) в течение достаточно долгого времени [De Grave, Ghane, 2006; Кулеш, 2012].

M. nipponense – хищник, питающийся большей частью личинками хирономид, моллюсков, а возможно, и мальками рыб [Кулеш, 2013]. Японские креветки являются важной частью рациона рыб, в частности судака [Мирабдуллаев, Ниязов, 2005; De Grave, Ghane, 2006].

Японская креветка – по происхождению выходец из Восточно-азиатской зоогеографической области. Вид возник около 1 млн лет назад в материковой части Китая. Его ареал изначально ограничивался Китаем, Кореей, Японией и Тайванем [Hayashi, 2000; Chen et al., 2009]. Возможно, *M. nipponense* не один вид, а комплекс близких видов, требующих уточнения их таксономического статуса [Hanamura et al., 2011]. В работах исследователей последних нескольких лет методами

геносистематики в популяциях нативного ареала были выделены две эволюционные линии *M. nipponense* с различающимся географическим распространением [Chen et al., 2015, 2017].

В настоящее время вид широко распространён по всей Евразии, обнаружен в водоёмах Филиппин, Вьетнама, Лаоса, Малайзии, Сингапура, Мьянмы, Ирана, Ирака, Казахстана, Узбекистана, Молдавии, России, Белоруссии [Chong et al., 1987; Wowor et al., 2004; Мирабдуллаев, Ниязов, 2005; Cai, Shokita, 2006; De Grave, Ghane, 2006; Gorgin, Sudagar, 2008; Яковлева, Яковлев, 2010; Hanamura et al., 2011; Кулеш, 2013]. Широкую экспансию этого вида связывают с деятельностью предприятий аквакультуры, поскольку личинки часто случайно завозят из Китая вместе с посадочным материалом некоторых видов рыб [Кулеш, 2012]. Так, например, в водоёмах Узбекистана и в водоёме-охладителе ГРЭС-3 г. Электрогорска Московской обл. случайное появление и последующая натурализация *M. nipponense* произошли ещё в 1960–1980-е гг. в результате проведения экспериментальных работ по выращиванию белого амура и белого толстолобика, завезённых из Китая [Мирабдуллаев, Ниязов, 2005; De Grave, Ghane, 2006; Кулеш, 2012].

В последнее время японскую креветку специально интродуцируют в природные водоёмы как объект выращивания. Следует отметить, что расселение её как объекта аквакультуры и аквариумистики носит, в основном, стихийный характер, а сведения о местах выращивания в мире практически не появляются в научной литературе [De Grave, Ghane, 2006].

В России, Белоруссии и Молдавии японскую креветку начали целенаправленно интродуцировать в 1980-х гг. в водоёмы-охладители ГРЭС с целью улучшения кормовой базы рыб, а также обогащения фауны. Так, впервые в 1982 г. она была вселена в водоём-охладитель Берёзовской ГРЭС (Белоруссия), оттуда – в водоём-охладитель Лукомльской ГРЭС (Белоруссия), несколько позже вселена в водоём-охладитель Приморской ГРЭС (Россия), водоёмы бассейна р. Волга (Заинское вдхр.), Кучурганской ГРЭС (Молдавия),

где успешно натурализовалась [Яковлева, Яковлев, 2010; Кулеш, 2013]. Из Заинского вдхр. *M. nipponense* в летний период спускается в Куйбышевское [Яковлева, Яковлев, 2010]. В 1990 г. проведено вселение его в ильмень Ловецкий (Астраханская обл.) [Кулеш, 2013].

Японская креветка обнаружена в эстуарных лагунах, реках, озёрах и прудах юго-запада (с 1998 г.) и юго-востока (с 2005 г.) Каспийского моря [De Grave, Ghane, 2006; Gorgin, Sudagar, 2008]. В самом Каспийском море она не встречается, однако, считают, что её личинки могут распространяться вдоль побережий от устья одних рек или лагун до устья других [De Grave, Ghane, 2006]. В Каспийском море обитает ещё два вида вселённых в 1930–1934 гг. креветок: *Palaemon elegans* Rathke и *Palaemon adspersus* Rathke. *M. nipponense* не конкурирует с ними, так как эти два вида обитают в прибрежных районах моря, а макробрахиумы – в эстуариях [De Grave, Ghane, 2006].

Неоднократные находки взрослых особей японской креветки и появление её молоди в устье р. Терек позволяют предполагать существование здесь сформированной и достаточно многочисленной популяции. Возможно, что *M. nipponense* уже обитает во всех многочисленных водоёмах системы устья р. Терек. Потенциальными источниками терской популяции могут быть как обитатели волжских вод, так и креветки из других регионов мира. На наш взгляд, наиболее вероятным источником терских популяций служат креветки, ведущие своё происхождение из водоёмов бассейна р. Волга. Ими могут быть как креветки верхнего течения реки, так и выпущенные в 1990 г. в ильмень Ловецкий Астраханской обл., хотя авторам настоящей статьи не удалось найти сведений об их натурализации. В любом случае происхождение *M. nipponense* р. Терек из волжских вод кажется наиболее логичным. Во-первых, расстояние вдоль берега моря от западных рукавов р. Волга до устья р. Терек – всего около 250 км, тогда как от лагуны Анзали на юго-западе Каспийского моря – ближайшей точки с известным нахождением вида – 850 км. Во-вторых, район нового обнаружения находится под влиянием волжского стока, а солёность северной части

моря – минимальна (около 10‰), что облегчает расселение японской креветки. В-третьих, течения в районе устья р. Терек направлены с севера на юг, то есть совпадают в этом случае с направлением расселения. Кажется вполне вероятным, кроме того, что ранние стадии развития японской креветки могут распространяться вдоль берегов с линзами опреснённой волжской воды, заселяя ниже лежащие устьевые участки водотоков. Сходные паттерны распространения молоди данного вида предполагаются для южной части Каспийского моря [De Grave, Ghane, 2006; Gorgin, Sudagar, 2008]. В свою очередь, это означает, что японская креветка, возможно, уже распространена в водоёмах Нижней Волги и, скорее всего, обитает в водоёмах бассейна р. Кума, находящегося между устьями р. Волга и р. Терек.

Высказанная точка зрения подтверждается сравнением нуклеотидной последовательности гена COI терских креветок (наши данные) и креветок, обитающих в лагуне Анзали (Иран, юго-запад Каспийского моря; данные, размещённые в GenBank) (рис. 3). Из кладограммы следует, что образцы японской креветки, натурализовавшейся в водоёмах и водотоках Ирана и России, входят в разные субклады. Следовательно, креветки лагун южного Каспия не могут быть источниками терской популяции.

Судя по особенностям биологии *M. nipponense*, можно предположить, что он уже в скором времени может стать обычным видом для хорошо прогреваемых эстуарных и пресноводных экосистем бассейна Каспийского моря.

Благодарности

Авторы считают своим долгом выразить благодарность д. б. н., в. н. с. Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН Спиридонову В.А. за верификацию нашей идентификации *Macrobrachium nipponense*, а также д. б. н., проф. Калининградского государственного технического университета Буруковскому Р.Н. за внимательную работу с рукописью и замечания, которые позволили значительно улучшить работу.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» по теме «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях» № 076-00005-20-02.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря / Я.А. Бирштейн, Л.Г. Виноградова, Н.Н. Кондакова, М.С. Кун., Т.В. Астахова, Н.Н. Романова. М.: Пищевая промышленность, 1968. 416 с.
- Буруковский Р.Н. Определитель креветок, langустов и омаров. М.: Пищевая промышленность, 1974. 117 с.
- Кулеш В.Ф. Биология культивирования промысловых видов пресноводных креветок и речных раков на тёплых водах. М.: Новое знание. 2012. 328 с.
- Кулеш В.Ф. Биологические основы тепловодной аквакультуры промысловых ракообразных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск: НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, 2013. 43 с.
- Мирабдуллаев И.М., Ниязов Д.С. Чужеродные Decapoda (Crustacea) в Узбекистане // Чужеродные виды в Голарктике (Борк-2). Тез. докл. Второго межд. симпозиума по изучению инвазивных видов. Рыбинск: Дом печати, 2005. С. 113–114.
- Небесихина Н.А., Барминцева А.Е., Тимошкина Н.Н., Водясова Е.А. Микросателлитная изменчивость европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus*, 1758 // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2. № 4. С. 73–84.
- Ниязев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Крутченко А.А., Абрамова Е.В. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2006. 114 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные / Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 1995. 627 с.
- Степанок Н.А. Восточная речная креветка рода *Macrobrachium* в низовье Днестра // Гидробиологический журнал. 2014. Т. 50. № 2. С. 117–120.
- Супрунович А.В., Макаров Ю.Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки. Киев: Наукова думка, 1990. 264 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–111.
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high-quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Res. 1999. Vol. 25. No. 22. P. 4692–4693.
- Cai Y., Shokita S. Report on a collection of freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the Philippines, with descriptions of four new species // The Raffles Bulletin of Zoology. 2006. Vol. 54. P. 245–270.
- Chen P.C., Shih C.H., Chu T.J., Lee Y.C., Tzeng T.D. Phylogeography and genetic structure of the oriental river prawn *Macrobrachium nipponense* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in East Asia // PLoS One. 2017. Vol. 12. No. 3. P. 1–16.
- Chen P.C., Shih C.H., Chu T.J., Wang D., Lee Y.C., Tzeng T.D. Population Structure and Historical Demography of the Oriental River Prawn (*Macrobrachium nipponense*) in Taiwan // PLoS One. 2015. Vol. 10. No. 12. P. 1–16.
- Chen R.T., Tsai C.F., Tzeng W.N. Freshwater prawns (*Macrobrachium* Bate, 1868) of Taiwan with special references to their biogeographical origins and dispersion routes // Journal of Crustacean Biology. 2009. Vol. 29. No. 2. P. 232–244.
- Chong P.K.L., Khoo H.W., Ng P.K.L. Presence of the Japanese freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Singapore // Zoologische Mededelingen. 1987. No. 61. P. 313–317.
- Cui F., Yu Y., Bao F., Wang S., Xiao M.S. Genetic diversity analysis of the oriental river prawn (*Macrobrachium nipponense*) in Huaihe // Mitochondrial DNA Part A. DNA Mapp. Seq. Anal. 2018. Vol. 29. No. 5. P. 737–744.
- De Grave S., Ghane A. The establishment of the Oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* (de Haan, 1849) in Anzali lagoon, Iran // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1. P. 204–208.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. 1994. No. 3. P. 294–299.
- GenBank (Электронный ресурс) // (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Проверено 30.03.2020
- Gorgin S., Sudagar M. Distribution of *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) in Iran (Decapoda, Palaemonidae) // Crustaceana. 2008. No. 81. P. 943–948.
- Hanamura Y., Imai H., Lasasimma O., Souliyamath P., Ito S. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate,

- 1868 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from Laos // *Zootaxa*. 2011. No. 3025. P. 1–37.
- Hayashi K.-I. Prawns, shrimps and lobsters from Japan. Family Palaemonidae, Subfamily Palaemoninae – Genus *Macrobrachium* // *Aquabiology*. 2000. No. 130. P. 468–472.
- Mashiko K., Numachi K.I. Derivation of populations with different-sized eggs in the palaemonid prawn *Macrobrachium nipponense* // *Journal of Crustacean Biology*. 2000. Vol. 20. No. 1. P. 118–127.
- Perschbacher P.W., Stickney R.R. (Eds.) Tilapia in intensive co-culture. Wiley Blackwell, 2017. 368 p.
- Ratnasingham S. BARCODING: bold: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>): BARCODING // *Molecular Ecology Notes*. 2007. Vol. 7. No. 3. P. 355–364.
- Salman S.D., Page T.J., Naser M.D., Yasser A.G. The invasion of *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Caridea: Palaemonidae) into the Southern Iraqi Marshes // *Aquatic Invasions*. 2006. Vol. 1. Is. 3. P. 109–115.
- Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Molecular Biology and Evolution*. 1993. Vol. 10. P. 512–526.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // *Molecular Biology and Evolution*. 2011. Vol. 28. P. 2731–2739.
- Wong J.T.Y., McAndrew B.J. Selection for larval freshwater tolerance in *Macrobrachium nipponense* (De Haan) // *Aquaculture*. 1994. Vol. 88. No. 2. P. 151–156.
- Wowor D., Cai Y., Ng P.K.L. Crustacea: Decapoda, Caridea // In: *Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region* / Eds. Yule C., Yong H.-S. Kuala Lumpur: Malaysian Academy of Science, 2004. P. 337–357.
- Zheng X.Z., Chen W.J., Guo Z.L. The genus *Macrobrachium* (Crustacea, Caridea, Palaemonidae) with the description of a new species from the Zaomu Mountain Forest Park, Guangdong Province, China // *Zookeys*. 2019. I. 866. P. 65–83.

THE FINDING OF THE ORIENTAL RIVER PRAWN *MACROBRACHIUM NIPPONENSE* (DE HAAN, 1849) IN THE LOWER TEREK RIVER (CASPIAN BASIN)

© 2020 Afanasyev D.F.^{a, *}, Zhivoglyadova L.A.^{a, **}, Nebesikhina N.A.^a,
Magomedov M.A.^b, Mutallieva Yu.K.^b, Velibekova B.D.^b,
Mirzoyan A.V.^{b, ***}

^a Azov-Black Sea branch of VNIRO («AzNIIRKH»), Rostov-on-Don, 344002, Russia

^b Volga-Caspian branch of VNIRO («CaspNIRH»), Astrakhan, 414056, Russia

e-mail: *dafanas@mail.ru, **l.zhivoglyadova@mail.ru, ***kaspnirh@mail.ru

The data on the discovery of a new species of prawn for the estuarine ecosystems of the Western Caspian Sea – *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Decapoda, Crustacea) are given. Several specimens of oriental river prawns were found in the lower streams of the river Terek, 24 km upwards the mouth. To determine the taxonomic status of the prawn, DNA barcoding of the COI gene was performed. The COI gene sequence obtained highly correlates with previously published data in the GenBank and BOLD databases (99%). Phylogenetic analysis revealed the genetic proximity of *M. nipponense* from river Terek to the native population of the prawn that lives in the river Huaihe in the area of Huaibin and Huainan (China). Biological features of the species suggest a high probability of successful naturalization of the species in the estuarine systems of the Caspian Sea and its further expansion.

Keywords: Decapoda, Crustacea, *Macrobrachium nipponense*, Palaemoninae, invasive species, oriental river prawn, river Terek, DNA barcoding.

ОСОБЕННОСТИ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (BIVALVIA, ARCIDAE) В БУХТЕ КАЗАЧЬЕЙ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2020 Бондарев И.П.

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия
e-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 28.05.2019. После доработки 04.04.2020. Принята к публикации 07.05.2020.

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* отнесён к 100 наиболее опасным инвазионным видам Средиземного и Чёрного морей. На примере поселения анадары в бухте Казачьей (Крым, Чёрное море) показаны и обсуждены биоценотические связи моллюска с донными грунтами, эпибионтами, потенциальными экологическими конкурентами и хищником – *Rapana venosa*. Связи с комплексом фито- и зооэпибионтов приводятся для *A. kagoshimensis* впервые. Показано, что анадара может быть видом-эдификатором и формировать специфический комплекс альго- и зооконсортов, играя позитивную роль в увеличении и сохранении видового разнообразия в отдельных районах Чёрного моря. Увеличение биомассы и разнообразия моллюсков-фильтраторов за период с момента появления анадары в районе исследования говорит в пользу её положительного влияния на биоценоз.

Ключевые слова: биоценоз, макрофиты, моллюски, экология, эпибионты, Чёрное море.

Введение

В экосистеме Чёрного моря важную роль играет комплекс двустворчатых моллюсков-фильтраторов [Зенкевич, 1986]. Их потенциальным конкурентом является вселившийся около 50 лет назад почти синхронно в Средиземное и Чёрное моря представитель рода *Anadara* Gray, 1847, видовая принадлежность которого являлась предметом обсуждения [Лутаенко, 2006; Anistratenko et al., 2014; Lutaenko, 2015; Ревков, 2016]. Современными генетическими исследованиями установлено, что анадара, вселившаяся в Чёрное море, по бар-коду на 99.8–100% соответствует *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) из Японии [Krapal et al., 2014]. Исследования ДНК особей из Адриатического моря также подтвердили их соответствие *A. kagoshimensis* из Японского моря [Strafella et al., 2018]. Таким образом, ранее применявшиеся для этого вселенца названия *Scapharca cornea* (Reeve, 1844) и *Anadara inaequalis* (Bruguère, 1789), относятся к самостоятельным видам, которые не обнаружены в Средиземном и Чёрном морях [Krapal et al., 2014; Lutaenko, 2015; Strafella et al., 2018].

В научном сообществе существует достаточно консолидированное мнение о негативном влиянии видов-вселенцев на отдельные аборигенные виды и биоценозы морских экосистем. Это касается не только хищников, но и консументов первого уровня, конкурирующих за пространство и пищевые ресурсы [Perrings et al., 2002; Streftaris, Zenetos, 2006]. *A. kagoshimensis* под названием *A. inaequalis* внесён в список 100 «наихудших» инвазионных видов ('worst invasives') в Средиземном море [Streftaris, Zenetos, 2006]. *A. kagoshimensis* приведён и среди 100 наиболее опасных инвазионных видов России [Солдатов и др., 2018]. При этом в отношении появления, присутствия и влияния этого вида на биоценозы Чёрного моря оценка исследователей [Анистратенко, Халиман, 2006; Ревков и др., 2015; Ревков, 2016; Ревков, Щербань, 2017; Солдатов и др., 2018] не однозначно отрицательна, не категорична и иногда даже позитивна.

Биоценотические взаимоотношения анадары с аборигенными видами Азово-Черноморского бассейна ещё мало изучены, и данные по вытеснению анадарой аборигенных

видов двустворчатых моллюсков из некоторых совместных зон обитания пока носят предположительный характер [Анистратенко, Халиман, 2006; Солдатов и др., 2018]. При расселении *A. kagoshimensis* может вытеснять некоторые другие виды бивальвий, но этого фильтратора-сестонофага следует считать полезным элементом процесса самоочищения водной экосистемы. Более того, есть основания говорить о положительной роли вида-вселенца: феномене появления и массового развития в Чёрном море анадары в период её наибольшей востребованности как потребителя избыточного органического вещества [Ревков и др., 2015; Ревков, Щербань, 2017].

Ещё предстоит дать оценку роли и места анадары в современной структуре бентосных сообществ, вкладе её популяции в основные потоки вещества и энергии, однако уже сейчас можно говорить об эффекте усиления биофильтрационного пояса бентали черноморского шельфа за счёт нового вида-вселенца [Ревков, Щербань, 2017]. Процесс внедрения чужеродных видов в устоявшиеся фаунистические комплексы способен привести к неожиданным, и не обязательно негативным, последствиям и поэтому требует дальнейшего изучения [Анистратенко, Халиман, 2006].

Для оценки роли вида в сообществе необходимо изучить его показатели развития (численность, биомассу, встречаемость) в районе исследования в сравнении с другими видами. Особый интерес представляют наиболее тесные связи, которые существуют между видом и комплексом его эпибионтов. Комплексы эпибионтов моллюсков изучаются достаточно давно, особое внимание среди *Bivalvia* уделено морским гребешкам (*Pectinidae*), поскольку многие из них являются ценными объектами промысла и культивирования. Эпибиозы многих пектинид рассматриваются и как источник увеличения биоразнообразия на рыхлых грунтах в различных районах Мирового океана [Денисенко, Савинов, 1984; Наумов, 2006; Cerrano et al., 2006; Schejter, Bremes, 2007; Баранов и др. 2017]. Во многих районах ведущая роль в эпибиозе пектинид принадлежит водорослям. Флора эпибиоза трёх видов гребешка в водах южного Приморья

совокупно представлена 87 видами [Баранов и др. 2017].

Раковины различных видов эпибионтных двустворчатых моллюсков часто используются в качестве субстрата водорослями [Dittman, Robles, 1991; Левенец и др., 2005; Левенец, 2011; Баранов и др. 2017]. Водорослевые обрастания 13 видов *Bivalvia*, среди которых были представители инфуны и один представитель рода *Anadara* – *A. broughtonii* (Schrenck, 1867), приводятся по материалам раковин из пляжевых выбросов и сборов на литорали – верхней сублиторали Зал. Петра Великого. На 13 видах *Bivalvia* из этого района обнаружено 13 видов водорослей [Lutaenko, Levenets, 2015].

В Чёрном море эпифиты на раковинах живой анадары описаны для районов Анапы и Геленджикской бухты, где в качестве субстрата для водорослей указана также *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758). Суммарное количество видов водорослей – обрастателей моллюсков, включая самую крупную гастроподу Чёрного моря – *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), в этих районах – 11 [Митяева и др., 2003; Minicheva et al., 2008]. Но, к сожалению, не указано присутствуют ли все водоросли на всех видах моллюсков, включая рапану, или имеется видоспецифичность. Комплекс эпифитов *R. venosa* в северной части Чёрного моря включает 65 видов [Bondarev, Milchakova, 2018].

Для черноморской рапаны, которая синтопна *A. kagoshimensis*, в серии статей описан комплекс зооэпибионтов, который включает 95 видов макробентоса [Бондарев, Ревков, 2017a, b, 2018; Бондарев, Бондаренко, 2019].

Комплексы зоо- и фитоэпибионтов двустворчатых моллюсков, и анадары в частности, в Чёрном море не изучены. Наши данные по комплексу эпибионтов *A. kagoshimensis* являются новыми для этого вида и расширяют представления о симбиотических связях зарывающихся форм и *Bivalvia* в целом.

Исследование поселения *A. kagoshimensis* бухты Казачьей имело целью продемонстрировать особенности её биоценологических связей и оценить роль этого вида в биоценозе. Для реализации поставленной цели по

результатам анализа данных пробоотбора установлены основные показатели развития анадары, а также таксономический состав бентоса и эпибионтов анадары в районе исследования.

Материал и методика

Материал для исследований собран летом 2018 г. на глубинах 1.0–10.0 м в Казачьей бухте (Гераклейский п-ов, Крым) Чёрного моря (рис. 1). Это глубоко врезанная в сушу открытая на север полузамкнутая акватория протяжённостью 3 км и максимальной шириной 1.13 км. Колебания солёности в поверхностном слое бухты составляют 17.43–18.12‰. Максимум солёности во всей толще вод в конце осени и до середины весны связан с осенне-зимним ветро-волновым перемешиванием и конвекцией. Температура поверхностных вод в бухте может колебаться от 7.6 °С в феврале до 27.2 °С в июле-августе. Расслоение вод по температуре между поверхностным и придонным слоями наблюдается в мае – июле, когда формируется сезонный термоклин. Осенью и зимой во всей толще вод наблюдается гомотермия [Евстигнеева и др., 2015].

Пробы отобраны на 10 станциях по двум разрезам (рис. 1) через 2.0 м глубины водозлазным дночерпателем («кошельком») площадью захвата 0.05 м. Пробы промывались через систему сит с минимальным диаметром ячеей 1 мм.

Особое внимание было уделено таксоценозу моллюсков, которые доминируют в биоценозе бухты по видовому разнообразию [Тихонова, Алёмов, 2012] и частично являются возможными конкурентами анадары.

Кроме того, в легководолазном снаряжении на глубине 4–8 м на площади 200 м² собраны моллюски с водорослевыми обрастаниями, среди которых 40 экземпляров живых особей анадары. Прикреплённые водоросли в зоне рыхлых грунтов служили индикатором для обнаружения моллюсков. Целью этих сборов являлось получение информации о разнообразии обрастателей *A. kagoshimensis*. Во время сборов фиксировались сведения о биотопе и биоценозе обитания анадары.

Параллельно осуществлялся тотальный сбор потенциального хищника *Rapana venosa*. Всего было собрано 120 экземпляров, прежде всего, для определения спектра её питания. Жертву рапана удерживает с помощью ноги, что позволяет определить её вид.

Основные размерные характеристики раковины моллюсков: высота (H), длина (L) измерялись штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Сырая индивидуальная масса (W) моллюсков измерялась без мантийной жидкости вместе с очищенной от обрастаний раковинной на электронных весах с точностью до 0.01 г. Для каждого вида по результатам анализа материала из дночерпательных проб определяли встречаемость в процентах (P, %), среднюю биомассу (B, г/м²), численность (N,

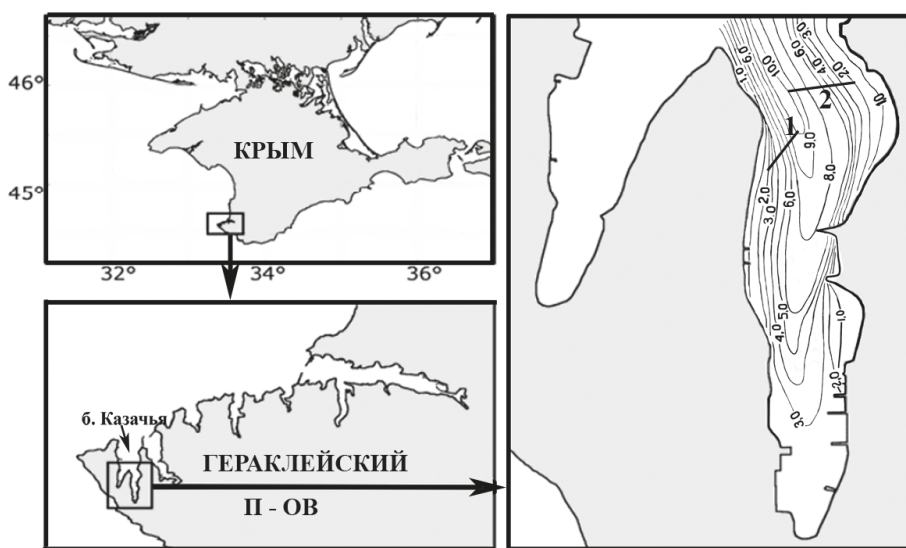


Рис. 1. Карта-схема района отбора проб с указанием положения разрезов 1 и 2

экз./м²). Вычисление средних значений (M) и стандартного отклонения (σ) выполнено с помощью программы Excel.

Возраст анадары определялся по линиям сезонного замедления роста [Gosling, 2004].

Результаты

В исследованном районе бухты Казачьей *A. kagoshimensis* обитает на песке, илистом песке и песчанистом иле на глубинах от 1 до

10 м, и на глубинах 4–10 м формирует биоценоз, где кодоминантами по встречаемости и численности являются *C. gallina* и *Pitar rudis* (Poli, 1795). На глубинах 4–6 м кодоминантом по встречаемости и биомассе является *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758). На некоторых особях анадары с длиной более 24.0 мм прикрепляются макрофиты с комплексом беспозвоночных, которые иногда присутствуют и на раковине *A. kagoshimensis* (рис. 2).

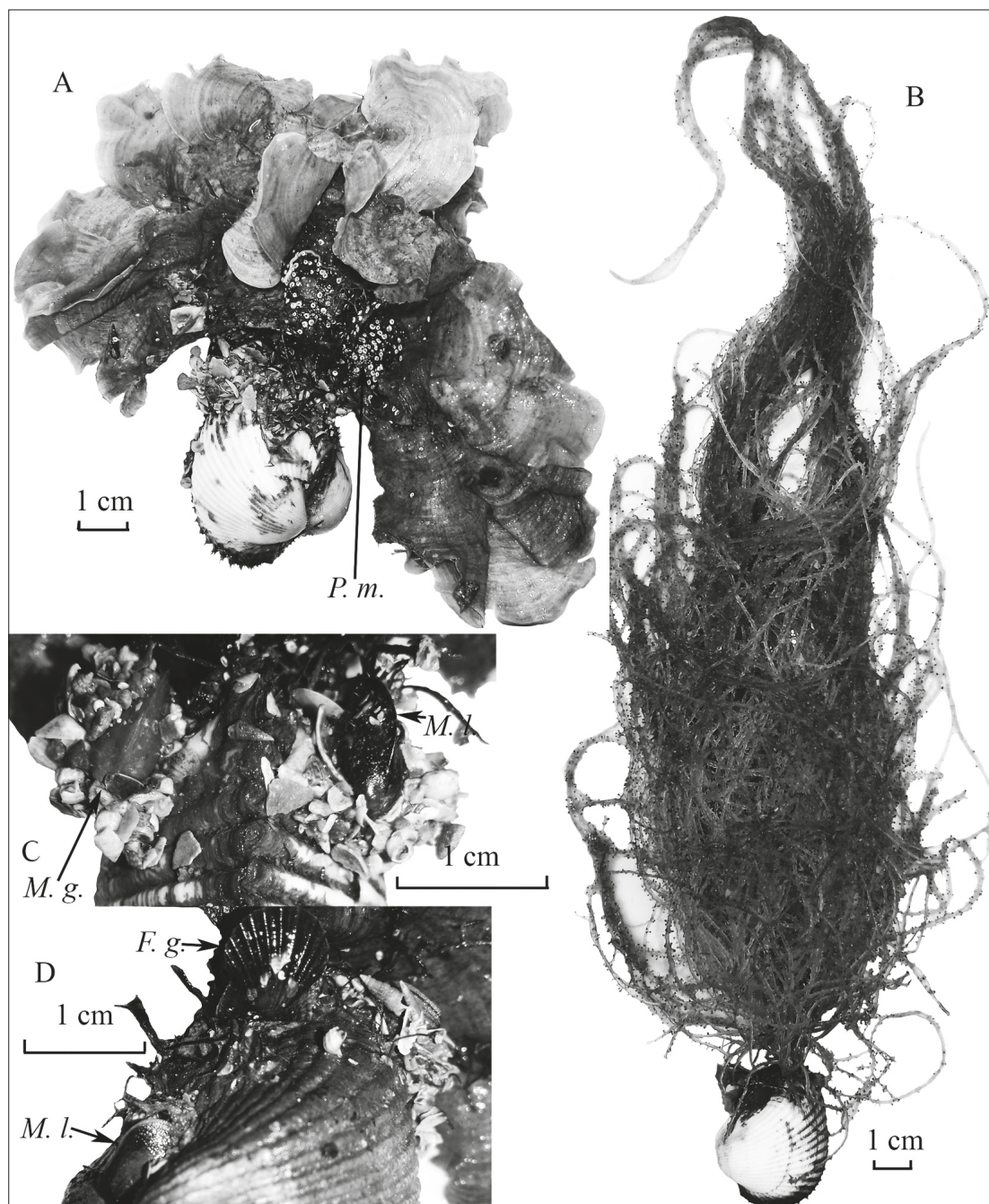


Рис. 2. *A. kagoshimensis* и её эпибионты: А, В – кусты водорослей на раковине: А – *Padina pavonica*, стрелкой показано скопление спирорбины *Pileolaria militaris* (P.m.). В – *Dasya baillouviana*. С, D – моллюски (показаны стрелками): *Flexopecten glaber* (F.g.), *Mytilus galloprovincialis* (M. g.) и *Mytilaster lineatus* (M. l.).

Размер (L) особей *A. kagoshimensis* в наших сборах варьировал от 5.0 до 48.2 мм. Особи от 5.0 до 9.0 мм обнаружены в составе эпибионтов анадары. Один экземпляр длиной 9 мм был прикреплен биссусом непосредственно к раковине, а два других 5.0 и 5.5 мм найдены на водорослевых обрастаниях анадары. В дночерпательных пробах размерный диапазон L составил 11.8–45.8 мм, при средней длине раковины 26.2 мм ($\sigma = 12.63$). Вес варьировал от 0.4 до 26.9 г (средний вес – 7.0 г, $\sigma = 10.37$). У особей, собранных с водорослевыми обрастаниями, L = 23.9–48.2 мм (M – 36.5 мм, $\sigma = 5.80$), W = 5.0–35.0 г, средний – 17.5 г, $\sigma = 7.58$. Возраст самого крупного экземпляра анадары оценен в 7 лет.

В бентосе бухты обнаружено 24 вида *Bivalvia* и 19 видов *Gastropoda*. Показатели развития наиболее массовых видов *Bivalvia* приводятся в Таблице 1.

На эпифитах и раковинах анадары двусторчатые моллюски представлены преимущественно ювенальными особями.

Биомасса *Bivalvia* в точках отбора варьировала от 98.5 до 249.7 г/м², общая биомасса бентоса – 149.8–374.6 г/м². Средняя биомасса

Bivalvia 151.1 г/м² ($\sigma = 55.03$), что составляет 66% средней биомассы бентоса (228.9 г/м², $\sigma = 81.12$) в исследованном районе. Доминирование по биомассе двусторчатых моллюсков определяет преобладание фильтраторов в трофической структуре бентоса бухты.

Среди брюхоногих наиболее распространёнными видами бентоса бухты являются: *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), *Rissoa membranacea* (J. Adams, 1800), *Rissoa splendida* Eichwald, 1830, *Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758). Эти виды чаще всего встречаются и на макрофитах – обрастателях *A. kagoshimensis*.

Помимо моллюсков в составе эпифитона водорослей – обрастателей анадары присутствуют *Arthropoda*, относящиеся к классам *Malacostraca* (9 видов) и *Hexanauplia* (1 вид), а также 7 видов *Annelida*, среди которых численно доминируют полихеты *Serpulidae* (*Spirorbinae*): *Janua heterostropha* (Montagu, 1803) и *Pileolaria militaris* Claparède, 1870. Наибольшая концентрация спирорбин приурочена к нижней части водорослевого куста (рис. 2 А) и выступающей над грунтом поверхности раковины анадары в зоне, прибли-

Таблица 1. Средняя биомасса (B, г/м²), плотность (N, экз./м²) и встречаемость (P, %), наиболее массовых видов *Bivalvia* Казачьей бухты в дночерпательных пробах (1), на водорослевых обрастаниях (2) и раковинах (3) *A. kagoshimensis*

Таксон	1		2		3
	B	N	P	P	P
Bivalvia:					
<i>Abra nitida</i> (Müller O.F., 1776)	0.7	10	40	–	–
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	1.2	8	40	–	–
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	82.4	12	60	10	5
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguère, 1789)	4.6	6	30	5	–
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	8.2	18	60	–	–
<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758)	18.2	4	20	20	10
<i>Gibbomodiola adriatica</i> (Lamarck, 1819)	4.2	9	30	–	5
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	0.6	8	50	5	5
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	5.6	10	50	50	30
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	9.2	6	30	20	10
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	0.8	8	40	20	–
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	1.6	12	60	10	–
<i>Polititapes aureus</i> (Gmelin, 1791)	5.8	8	40	–	–
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	5.8	12	50	–	–

женной к каналам водотока моллюска. Кроме полихет с известковой и песчаной трубкой на поверхности раковины анадары были обнаружены два вида бродячих полихет: *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards, 1834) и *Polyopthalmus pictus* (Dujardin, 1839).

Количество водорослей, обнаруженных на раковинах *A. kagoshimensis*, превышает 20 видов, но большинство из них являются вторичными эпифитами. Основные водоросли – обрастатели анадары представлены одним видом бурых водорослей (Ochrophyta): *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy и тремя видами красных водорослей (Rhodophyta): *Chondria dasyphylla* (Woodward) C. Agardh, *Dasya baillouviana* (S.G. Gmelin) Montagne, *Laurencia obtusa* (Hudson) J.V. Lamouroux. Основным эпифитом анадары является *P. pavonica* (рис. 2 А), встречающаяся на 45% особей с водорослевыми обрастаниями. На втором месте по встречаемости (15%) находится *C. dasyphylla*. Далее (по 10%) следуют *L. obtusa* и *D. baillouviana* (рис. 2 В), талломы которой могут достигать длины 46 см при весе куста 48 г. Этот рекордный размер и вес водоросли обнаружен на особи *A. kagoshimensis* весом 23.5 г при L – 40.5 мм. Обычно размеры кустиков водорослевых обрастателей анадары не превышают 15 см, а вес 10 г.

Длина талломов водорослей-обрастателей часто значительно больше размеров анадары, которая служит ядром консорции и видом-эдификатором, формируя в районе исследований на глубинах 4–8 м специфический биоценоз. На этих глубинах на площади 200 м² обнаружены 7 видов *Bivalvia* с водорослевым обрастанием. Наибольшее количество обросших моллюсков (40 экз.) – *A. kagoshimensis*, на втором месте по количеству (24 экз.) находится гребешок *F. glaber*. Далее по убывающей следуют: *C. gallina* (16), *P. aureus* (4), *C. glaucum* (2), *P. rudis* (2), *G. minima* (1 экз.). Соответственно, плотность анадары, обросшей макрофитами, составляет 0.2 экз./м², а плотность всех двустворчатых моллюсков с эпифитами – 0.44 экз./м².

Таким образом, в Казачьей бухте, где в зоне песчано-илистого дна при дефиците твёрдого субстрата большая часть прикреплённых во-

дорослей произрастает на поверхности раковин моллюсков, формируется специфический донный ландшафт.

Как правило, непосредственно на раковине крепится один, реже два доминирующих вида водорослей, на которых селятся вторичные эпифиты и эпифитонный зообентос.

Покрытые водорослями особи *A. kagoshimensis* могут быть зарыты полностью или приподняты над грунтом на 1/3–2/3 длины раковины. На выступающей задней части раковины обнаружены 6 видов молоди двустворчатых моллюсков (табл. 1, столбец 3), которые прикреплены с помощью биссуса на поверхности створок от заднего края до межмакушечного пространства ареи (рис. 2 С, D). Количество видов моллюсков и их встречаемость на раковине *A. kagoshimensis* меньше, чем в её эпифитоне, но размеры особей крупнее. На раковине анадары молодь эпифитонных двустворчатых моллюсков достигала L – 9.0 мм, а на эпифитах в той же пробе не превышала 5.5 мм.

Раковина живой анадары может служить субстратом для крепления кладки *R. venosa*. Этот хищный моллюск в районе обитания *A. kagoshimensis* достигал 81.5 мм и веса 109.0 г при среднем размере H – 60.5 мм (σ – 10.37) и весе 39.2 г (σ – 19.90). В спектре питания рапаны анадара не обнаружена, 80% её жертв составляла *C. gallina*. Далее следуют: *P. rudis* (5%), *G. adriatica* (5%), *P. exiguum* (4%), *P. aureus* (3%), *C. glaucum* (2%), *G. minima* (1%).

Обсуждение

По данным многолетнего мониторинга бухты Казачьей по шести бентосным станциям, до 2009 г. *A. inaequalvis* в пробах не присутствовала [Тихонова, Алёмов 2012]. При меньшем количестве станций их разброс по бухте несколько шире, площадь охвата пробоотборника и диаметр ячеек промывочных сит и методы определения бентоса совпадают с использованными нами. Это позволяет провести сравнение не только по наличию или отсутствию видов, но и в целом количественных показателей развития бентоса. В 2010 г. молодь анадары была обнаружена в составе комплекса беспозвоночных сообщества макрофитов

[Евстигнеева и др., 2015]. Можно предположить, что именно к 2010 г. относится начало колонизации анадарой Казачьей бухты.

Сложилось мнение, что в фаунистическом плане у берегов Крыма *A. kagoshimensis* следует отнести к донному комплексу видов мидийного пояса бентали [Ревков и др., 2015, Солдатов и др., 2018]. Однако в диапазоне глубин обитания анадары в Чёрном море (3–60 м) расположен и пояс песчаных грунтов с доминированием *Bivalvia* отряда *Veneroidea*. Два поясных биоценоза, соответствующих комплексам фаций с преобладанием двустворчатых моллюсков отряда *Mutillioidea* и *Veneroidea* формируются по их различной способности адаптироваться к условиям осадкообразования [Бондарев, 2014]. Мидии по своим анатомическим особенностям испытывают угнетение в зоне развития песка [Заика и др., 1990], а анадара, напротив, обладает псамморезистентностью, что позволяет расширить границы её расселения на песчаные грунты, где доминируют венериды [Бондарев, 2014]. Таким образом, распространение *A. kagoshimensis* охватывает два пояса бентали. В бухте Казачьей анадара обитает на глубинах 4–10 м, где зонально распределены песок, илистый песок и песчанистый ил [Тихонова, Алёмов, 2012].

Максимальная длина раковины *A. kagoshimensis* (48.2 мм) в исследованном районе значительно уступает максимальному размеру (85 мм), зарегистрированному в Чёрном море для Анатолийского побережья [Sahin et al., 2009], а также для особей из близко расположенной Севастопольской бухты – 54 мм [Ревков, 2017]. При этом максимальный возраст особи из наших сборов (7 лет) соответствует предельному возрасту, установленному для черноморской «*A. inaequivalvis*» [Sahin et al., 2009]. Очевидно, условия для роста анадары в Казачьей бухте не являются оптимальными, но удовлетворительными для достижения максимального возраста. Биомасса анадары составляет 54.5% биомассы *Bivalvia* и 36% биомассы бентоса, что позволяет говорить о наличии биоценоза анадары в Казачьей бухте на глубине 4.0–10 м.

Количество видов двустворчатых моллюсков в биоценозе Казачьей бухты по срав-

нению с первым десятилетием XXI в. увеличилось до 24 против 21 [Тихонова, Алёмов, 2012]. Биомасса бентоса за этот период выросла, более чем в 4 раза: с 51.69 г/м² в 2009 г. до 228.9 г/м² в 2018 г. Увеличился и вклад фильтраторов (с 59 до 66%), современный показатель средней биомассы которых (151.1 г/м²) почти в 3 раза превосходит средний показатель общей биомассы бентоса в бухте на 2009 г. Основной вклад в увеличение биомассы вносит *A. kagoshimensis* и, отчасти, морской гребешок *F. glaber* (табл. 1), также не отмечавшийся в биоценозе бухты в первой декаде века по данным [Тихонова, Алёмов, 2012; Евстигнеева и др., 2015]. Поселение *F. glaber* в Казачьей бухте обнаружено в 2017 г. после почти 20-летнего перерыва [Bondarev, 2018; Бондарев, 2019]. Потенциально конкурентные виды гребешок и анадара являются кодоминантами по встречаемости и биомассе на глубине 4–6 м [Бондарев, 2019]. Присутствие молоди *F. glaber* на раковине анадары свидетельствует не о конкуренции, а комменсализме. Это относится и к другим видам бивальвия, которые обнаружены на раковинах анадары, – *G. adriatica*, *M. galloprovincialis*, *M. lineatus*. Эти виды на раковине анадары имеют размеры в полтора – два раза большие (L до 9 мм), чем на водорослевых обрастаниях тех же особей (L до 5 мм).

Тенденция к формированию совместных агрегаций независимо от видовой принадлежности установлена экспериментально на молоди *Mitilidae* – *M. galloprovincialis*, *M. phaseolina* и *G. adriatica*. У этих трёх совместно обитающих на рыхлых грунтах видов нет межвидовой конкуренции при том, что они занимают одну трофическую нишу фильтраторов-сестонофагов. Имеются данные о повышении темпов индивидуального роста *M. lineatus* в смешанных с мидией поселениях. Более того, натурные исследования показывают явное положительное взаимное влияние численности упомянутых выше митилид в Чёрном море [Заика и др., 1990].

Помимо возможности формирования более устойчивых агрегаций, можно предположить, что совместно формируемый поток воды при фильтрации способствует большему вовлечению питательной взвеси и её бо-

лее эффективному потреблению. При этом молодь, находящаяся непосредственно на раковине взрослого моллюска, получает за счёт создаваемого им тока воды больше питания, чем при самостоятельной фильтрации на водорослевом или грунтовым субстрате. Этим обстоятельством, вероятно, объясняется и повышенная концентрация полихет серпулид на макрофитах – обрастателях анадары в зоне, приближённой к каналам водотока моллюска (рис. 2А).

Мидии, являясь наиболее эффективными фильтраторами в Чёрном море, способны создавать плотные скопления со сплошным многоярусным покрытием с биомассой более 45 кг/м² при численности 2200 экз./м² [Заика и др., 1990]. Это свидетельствует о том, что трофность Чёрного моря способна обеспечить питанием значительные скопления фильтраторов без конкуренции, критичной для их сосуществования, по крайней мере, в отдельных районах. Очевидно, что для некоторых зон шельфа Чёрного моря взаимодействие разных видов – более важный фактор, чем конкуренция за пищевые ресурсы, которых достаточно для нормального функционирования комплекса экологически близких видов. Полученные нами данные свидетельствуют об отсутствии негативного влияния *A. kagoshimensis* на местные биоценозы моллюсков-фильтраторов. Можно даже предположить, что анадара своим присутствием способствует развитию местных биоценозов, утилизируя избыточную органику.

Есть информация о взаимоотношении хищник – жертва между двумя инвазионными моллюсками рапаной и анадарой [Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006; Sahin et al., 2009; Колючкина и др., 2018]. При этом экспериментально показано, что в сравнении с двумя другими подопытными видами двустворчатых моллюсков, *R. venosa* явное предпочтение отдавала анадаре. Это позволило исследователям сделать вывод об определённом позитивном влиянии рапаны, поскольку вселенец *R. venosa*, являясь избирательным хищником анадары, способствует снижению её конкурентного пресса на аборигенные виды двустворчатых моллюсков [Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006]. Высказано мнение о возмож-

ности снижения рапаной обилия анадары в сотни и даже тысячи раз [Колючкина и др., 2018].

Однако, мониторинг рапаны Казачьей бухты, который проводится ежегодно начиная с 2015 г. [Бондарев, 2016], показал, что *A. kagoshimensis* ни разу не была обнаружена в довольно широком спектре питания хищника. Более того, рапана иногда использует анадару как элемент донного субстрата, откладывая на неё свои яйцевые капсулы. Ранее отмечалось, что наряду с избирательностью для рапаны свойственен консерватизм в питании [Бондарев, 2015]. Поэтому *R. venosa* (пока) избирательно и консервативно предпочитает другие виды местных бивальвий анадаре, которая появилась в Казачьей бухте относительно недавно. В период наблюдений отмечено увеличение размеров особей *R. venosa* и, скорее всего, в ближайшей перспективе такой значительный пищевой резерв как анадара будет востребован хищником, в том числе из-за её крупного размера. Показано, что необходимость получения крупными особями *R. venosa* большего количества пищи в значительной мере обеспечивается увеличением размера её жертв [Бондарев, 2016]. Средний и максимальный размер (Н) особей рапаны за последние 5 лет увеличились от 46.1 мм ($\sigma - 6.50$) и 61.0 мм до 60.5 мм ($\sigma - 10.37$) и 81.5 мм, соответственно. Это свидетельствует о существенном улучшении кормовой базы *R. venosa* в бухте, в соответствии с вышеуказанным значительным увеличением биомассы фильтраторов.

Симбиотические отношения анадары, хамелеи и рапаны с макрофитами-обрастателями ранее были описаны для кавказского побережья Чёрного моря у Анапы и в районе Геленджикской бухты [Митясева и др., 2003; Minicheva et al., 2008]. Суммарное количество видов водорослей – обрастателей моллюсков в этих районах – 9. В Геленджикской бухте на глубине 5 м на раковинах моллюсков отмечены 2 вида зелёных водорослей – *Cladophora albida* (Nees) Kutzing 1843 и *Ulva lactuca* Linnaeus 1753 с их эпифитами Phaeophyceae – *Feldmannia irregularis* (Kützing) Hamel 1939 и *Ectocarpus confervoides* Le Jolis 1863. У побережья Анапы до глубины 15–20 м на ракови-

нах рапаны и анадары поселяются также зелёные – *Bryopsis hypnoides* J.V. Lamouroux 1809, *Cladophora vagabunda* (Linnaeus) Høek 1963, *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville 1830 и красные – *Polysiphonia subulifera* (C. Agardh) Harvey 1834 и *Spermathamnon strictum* (Ag.) Ardiss. водоросли [Митясева и др., 2003]. К сожалению, не указано, присутствуют ли все водоросли на всех видах моллюсков или имеется видоспецифичность.

На *A. broughtonii* из Зал. Петра Великого обнаружена ламинария *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders 2006 и *Ulva* spp. Всего на 13 видах *Bivalvia* из этого района обнаружено 13 видов водорослей, максимальное количество – 6 видов – на *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 [Lutaenko, Levenets, 2015].

По нашим предварительным данным, количество видов макроводорослей на *A. kagoshimensis* составляет более 20, что значительно больше, чем установлено ранее для анадары, но в 2.5 раза меньше, чем у синтопного *F. glaber*. У этого вида потенциальная площадь обрастания наибольшая среди *Bivalvia* бухты Казачьей, его обрастатели в процессе изучения, но, по предварительным данным, таксономический список водорослей на *F. glaber* включает более 50 видов. Это количество близко указанному для дальневосточного вида *M. yessoensis*. На самом крупном из дальневосточных гребешков *M. yessoensis* обнаружено 57 видов макрофитов [Левенец и др., 2005; Левенец, 2011]. В значительной мере количество видов водорослей объясняется существенным различием в площади поверхности, доступной обрастателям. О том, что размер раковин является определяющим фактором для развития на них водорослей, указано для анадары, хамелеи и рапаны у берегов Анапы и в районе Геленджикской бухты [Митясева и др., 2003].

Наши данные по количеству особей различных видов *Bivalvia*, несущих водорослевые обрастания, также показывают, что эпифиты наиболее развиты на моллюсках больших размеров с наибольшей потенциальной площадью прикрепления. Поэтому при одинаковой встречаемости (60%) количество обросших *A. kagoshimensis* (40 экз.) значительно превосходит количество *P. rudis* (2

экз.). *C. gallina*, при встречаемости 50%, занимает второе место (16 экз.) по количеству обросших особей среди инфауны *Bivalvia*. При встречаемости в дночерпательных пробах 20% *F. glaber* с водорослевыми обрастаниями собрано 24 экземпляра этого представителя эпибентоса. Аналогичный эффект описан для *R. venosa*, на которой обнаружено 65 видов макрофитов [Bondarev, Milchakova, 2018]. Большое количество видов макрофитов на *R. venosa* объясняется большей площадью поверхности раковины, доступной для колонизации, и на порядок большим количеством исследованных проб рапаны.

Макрофиты, прикрепленные на *A. kagoshimensis* и других моллюсках, получают дополнительные возможности для расселения в зоне рыхлых грунтов, где существует явный дефицит необходимого твёрдого субстрата. Важность вклада моллюсков в распространение прикрепленных водорослей на рыхлые грунты показана на примере *C. gallina*, плотность которой может достигать 300 экз./м², а 10–30 из них несут водорослевые обрастания [Minicheva et al., 2008]. По нашим данным, плотность всех двустворчатых моллюсков с обрастаниями макрофитами составляет 0.44 экз./м², а плотность анадары с эпифитами – 0.2 экз./м². Но даже при такой плотности можно говорить о специфическом биоценозе и даже ландшафте, облик которого определяют двустворчатые моллюски, обросшие макрофитами.

Диапазон обитания *A. kagoshimensis* в нашем районе исследований в основном совпадает со II (5–15 м) и частично с I – верхним этажом (до 5 м) горизонта фотофильной растительности Чёрного моря [Калугина-Гутник, 1975]. Обитание моллюсков в горизонте фотофильной растительности является причиной широкого развития водорослей среди обрастателей раковины. А приуроченность ко II этажу горизонта определяет среди обрастателей преобладание бурых и красных водорослей, которые характерны для этой зоны водной растительности [Калугина-Гутник, 1975]. Зелёные водоросли, среди которых преобладают *Cladophoraceae* и *Ulveaceae*, занимают подчинённое положение и чаще встречаются в качестве вторичных эпифитов.

Максимальные размеры отдельных ку-

стов макрофитов на анадаре достигают 46 см, что практически соответствует данным по длине талломов обрастателей моллюсков у кавказского побережья (45 см) [Митясева и др., 2003].

Макрофиты способствуют маскировке *A. kagoshimensis*, зачастую полностью покрывая моллюска талломами. Покрытая водорослями анадара не всегда погружается полностью в грунт и осваивается зооэпибионтами на выступающей части раковины. Насколько такое взаимодействие с макрофитами является полезным для анадары – вопрос спорный. Но самый крупный экземпляр самого старшего возраста (7 лет) был обнаружен покрытым кустиком *P. pavonica*. По данным [Dittman, Robles, 1991], обрастание водорослями замедляет рост и размножение мидии *M. californianus*. Водорослевые обрастания в районах с активной гидродинамикой облегчают смещение и транспортировку моллюсков в прибрежной зоне, что влияет на донные сообщества и приводит к гибели моллюсков [Lutaenko, Levenets, 2015]. Исследования воздействия динамики водного потока на два вида мидий *Mytilus edulis* L., 1758 и *M. californianus* с обрастаниями *Laminaria saccharina* (Linnaeus, 1753) J. V. Lamouroux, 1813, современное название *Saccharina latissima* (Linnaeus), показали 2–6-кратное увеличение силы воздействия по сравнению с необросшими особями [Witman, Suchanek, 1984]. В полузакрытой Казачьей бухте на глубинах свыше 4 м отсутствуют волнения и течения, способные извлечь или даже сместить моллюсков с водорослевыми обрастаниями, что показывают прямые наблюдения.

Покрытые макрофитами особи анадары служат ядром консорции аналогично консорции рапаны [Бондарев, Ревков, 2017а, 2017б, 2018; Бондарев, Бондаренко, 2019]. По имеющимся на текущий момент данным, таксономический состав зооконсортов анадары несколько беднее, чем у *R. venosa* и многих видов двустворчатых моллюсков эпифауны [Emrić, 1996; Наумов, 2006] по указанным выше для макрофитов причинам. Консорция *A. kagoshimensis* создаёт дополнительные возможности для выживания и распространения различных видов беспозвоночных, нуждаю-

щихся в твёрдом или растительном субстрате в зоне развития рыхлых грунтов. Комплекс видов – зооконсортов анадары, скорее всего, не способствует её жизнедеятельности и развитию.

Черноморские «аборигенные» двустворчатые моллюски средиземноморского происхождения, выполняющие важную функцию природного фильтра, имеют в развитии популяционные волны. У некоторых массовых видов на длительное время существенно падают показатели численности и биомассы, иногда эти виды могут даже выпадать из биоценоза. Отрицательные пиковые значения основных показателей их развития не всегда совпадают, что частично компенсирует уменьшение вклада в процесс фильтрации одного из них [Бондарев, 2013]. Появление в Чёрном море ещё одного эффективного фильтрата – *A. kagoshimensis*, способствующего распространению и выживанию других видов бентоса, может повысить устойчивость естественного биофильтра и экосистемы в целом.

Выводы

В Казачьей бухте на глубинах 4–10 м за последние 10 лет сформировался биоценоз *Anadara kagoshimensis*. Значительное увеличение биомассы, а также видового разнообразия комплекса моллюсков в районе исследования говорит в пользу положительного влияния этого вида на донный биоценоз.

Являясь представителем инфауны, *A. kagoshimensis* может выступать в роли эпифауны и служить субстратом для эпибионтов, выполняя функцию вида-эдификатора, формируя специфический комплекс альго- и зооконсортов и играя позитивную роль в сохранении видового разнообразия в отдельных районах Чёрного моря.

Таким образом, можно утверждать, что *A. kagoshimensis* нельзя однозначно считать инвазивным видом для биоценозов Чёрного моря. Более того, имеющаяся информация позволяет позитивно оценивать вселение анадары в Чёрное море, что не отменяет необходимость мониторинга взаимодействия комплекса аборигенных видов фильтраторов и вселенца.

Благодарности

Автор признателен анонимным рецензентам за конструктивные замечания и рекомендации, следование которым позволило повысить качество работы.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме государственного задания ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана». Государственная регистрация № АААА-А18-118020890074-2.

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

- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40, вып. 6. С. 505–511.
- Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Сабитова Л.И., Лебедев Е.Б. Макроэпибиоз трёх видов гребешка в водах южного Приморья // Известия ТИНРО. 2017. Т. 191. С. 196–209.
- Бондарев И.П. Динамика руководящих видов современных фаций Чёрного моря // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2013. № 3 (33). С. 78–93.
- Бондарев И.П. Биологические основы фациального структурирования шельфа Чёрного моря // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2014. № 4 (38). С. 72–90.
- Бондарев И.П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: материалы Междунар. конф. (Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.) Ростов-на-Дону: ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. С. 44–48.
- Бондарев И.П. Структура популяций *Rapana venosa* (GASTROPODA, MURICIDAE) Севастопольских бухт (Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2016. Том 1. № 3. С. 14–21.
- Бондарев И.П. Новые данные о биологии и экологии *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) в Чёрном море // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2. № 2. С. 36–44 // (https://celestra.ru/uploads/files/N2_2019_36_44.pdf). Проверено 20.01.2020.
- Бондарев И.П., Бондаренко Л.В. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть IV: ARTHROPODA // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4. № 2. С. 11–22. doi: 10.21072/mbj.2019.04.2.02.
- Бондарев И.П., Ревков Н.К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata // Морской биологический журнал. 2017а. Т. 2. № 2. С. 21–34. doi: 10.21072/mbj.2017.02.2.02.
- Бондарев И.П., Ревков Н.К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть II: MOLLUSCA (Polyplacophora, Bivalvia) // Морской биологический журнал. 2017б. Т. 2. № 3. С. 12–22. doi: 10.21072/mbj.2017.02.3.02.
- Бондарев И.П., Ревков Н.К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть III: MOLLUSCA (Gastropoda) // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3. № 1. С. 3–14. doi: 10.21072/mbj.2018.03.1.02.
- Денисенко С.Г., Савинов В.М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана // Бентос Баренцева моря. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1984. С. 102–112.
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н., Гринцов В.В., Лисицкая Е.В., Макаров М.В. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2015. Т. 120, вып. 6. С. 51–64.
- Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1990. 208с.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1986. 739с.
- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 247с.
- Колочкина Г.А., Чикина В.Л., Бирюкова С.В., Булышева Н.И., Басин А.Б., Любимов И.В., Коваленко В.П. Долговременные изменения популяции двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* на северо-восточном побережье Чёрного моря // Труды ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 3–15.
- Левенец И.Р. Макроводоросли сообществ обрастания на мелководье южного Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2011. 187 с.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. Состав макроэпибиоза приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в зал. Петра Великого Японского моря //

- Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2005. Вып. 9. С. 155–168.
- Лутаенко К.А. К фауне двустворчатых моллюсков подсемейства Anadarinae (Arcidae) южной Индии // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2006. Вып. 10. С. 102–121.
- Митяева Н.А., Максимова О.В., Георгиев А.А. Флора макроводорослей северной части Российского побережья Чёрного моря // Экология моря. 2003. № 64. С. 24–28.
- Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб., 2006. 367с.
- Ревков Н.К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 2. С. 3–17. doi:10.21072/mbj.2016.01.2.01.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Бондарев И.П., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского: Сборник научных трудов / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. Симферополь: Н. Орианда, 2015. С. 549–571.
- Ревков Н.К., Щербань С.А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // Экосистемы. 2017. Т. 9. С. 47–56.
- Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688с.
- Тихонова Е.А., Алёмов С.В. Характеристика донных осадков и макробентоса бух. Казачья в первой декаде XXI века // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь, 2012. № 26 (1). С. 88–94.
- Anistratenko V.V., Anistratenko O.Yu., Khaliman I.A. Conchological Variability of *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black – Azov Sea Basin // Vestnik zoologii. 2014. Vol. 48. No. 5. P. 457–466
- Bondarev I.P. Taxonomic status of *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1898) – the Black Sea *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3. № 4. С. 29–35. doi: 10.21072/mbj.2018.03.4.03.
- Bondarev I.P., Milchakova N.A. Macroalgal fouling of shells of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Northern Black Sea // International Journal of Marine Science. 2018. Vol. 8. No. 15. P. 127–137. doi: 10.5376/ijms.2018.08.0015.
- Cerrano C., Calcinai B., Bertolino M., Valisano L., Baves-trello G. Epibionts of the scallop *Adamussium colbecki* (Smith, 1902) in the Ross Sea, Antarctica // Chemistry and Ecology. 2006. Vol. 22. Suppl. 1. P. 235–244.
- Dittman D., Robles C. Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus* // Ecology. 1991. No. 72. P. 286–296.
- Emrić V. Macroinvertebrate fauna associated with natural populations of Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) in Lim channel, Istra // Annales. Series historia naturalis. 1996. Vol. 6. No. 9. P. 67–72.
- Gosling E.M. Bivalve molluscs. Biology, ecology and culture. Cornwall: Fishing News Books, 2004. 443p.
- Krapal A.-M., Popa O.P., Levarda A.F., Iorgu E.I., Costache M., Crocetta F., Popa L.O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa. 2014. Vol. 57(1). P. 9–12.
- Lutaenko K.A. The arcid collection (Bivalvia: Arcidae) of Carl Emil Lischke in the Zoological Institute, St. Petersburg // Arch. Molluskenkunde. 2015. Vol. 144. No. 2. P. 125–138.
- Lutaenko K.A., Levenets I.R. Observations on seaweed attachment to bivalve shells in Peter the Great Bay (East Sea) and their taphonomic implications // The Korean Journal of Malacology. 2015. No. 31(3). P. 221–232.
- Minicheva G., Maximova O.V., Moruchkova N.A., Simakova U.V., Sburlea A., Dencheva K., Aktan Y., Sezgin M. The State of Macrophytobenthos. Chapter 7 // State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7) / Editor Temel Oguz. Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008-3. Istanbul, Turkey. 448 pp. // (http://www.black-sea-commission.org/_publ-SOE2009.asp). Проверено 08.04.2020.
- Perrings C., Williamson M., Barbier E.B., Delfino D., Dalmazzone S., Shogren J., Simmons P., Watkinson A. Biological invasion risks and the public good: an economic perspective // Conservation Ecology. 2002. No. 6. P. 1–7.
- Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequivalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of Animal and Veterinary Advances. 2009. Vol. 8. No. 2. P. 240–245.
- Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgol. Mar. Res. 2006. No. 60. P. 153–159. <http://dx.doi.org/10.1007/s10152-006-0029-4>.
- Schejter L., Bremec C.S. Epibionts on *Flexopecten felipponi* (Dall, 1922), an uncommon scallop from Argentina // Amer. Malac. Bull. 2007. Vol. 22. No. 1 P. 75–82.
- Strafella P., Ferrari A., Fabi G., Salvalaggio V., Punzo E., Cuicchi C., Santelli A., Cariani A., Tinti F., Tassetti A., Scarcella G. *Anadara kagoshimensis* (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in Adriatic Sea: morphological analysis, molecular taxonomy, spatial distribution, and prediction // Mediterranean Marine Science. 2018. 18 (3). P. 443–453. <http://dx.doi.org/10.12681/mms.1933>.
- Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘worst invasives’ and their impact // Mediterranean Marine Science. 2006. No. 7. P. 87–118.
- Witman J.D., Suchanek T.H. Mussels inflow: drag and dislodgement by epizoans // Marine Ecology Progress Series. 1984. No. 16. P. 259–268.

FEATURES OF *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (BIVALVIA, ARCIDAE) BIOCENOTIC RELATIONS IN THE KAZACHYA BAY OF THE BLACK SEA

© 2020 Bondarev I.P.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS,
Sevastopol, 299011, Russia
e-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

The bivalve mollusk *Anadara kagoshimensis* is classified among the 100 most dangerous invasive species of the Mediterranean and Black seas. Using the example of the settlement of anadara in the Kazachya (Cossack) Bay (Crimea, the Black Sea), biocenotic relations of the mollusk with bottom grounds, epibionts, potential environmental competitors and predator – *Rapana venosa* – are revealed and discussed. Relations with the complex of phytoepibionts and zoepibionts are given for *A. kagoshimensis* for the first time. It is shown that anadara can be an edificator and form a specific complex of algoconsorts and zooconsorts, playing a positive role in increasing and preserving the species diversity in certain areas of the Black Sea. The increase in biomass and diversity of mollusks – filter feeders since the onset of anadara in the study area speaks in favor of its positive effect on the biocenosis.

Keywords: biocenosis, macrophytes, mollusks, ecology, epibionts, Black Sea.

АНТРОПОГЕННАЯ ИНВАЗИЯ МИКРОМИЦЕТОВ В НЕНАРУШЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ ОАЗИСА ХОЛМЫ ЛАРСЕМАНН (ВОСТОЧНАЯ АНТАРКТИДА)

© 2020 Власов Д.Ю.^{a, b, *}, Кирцидели И.Ю.^b, Абакумов Е.В.^a, Новожилов Ю.К.^b,
Зеленская М.С.^a, Баранцевич Е.П.^c

^a ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет»,
Санкт-Петербург, 199034, Россия

^b ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, 197376, Россия

^c Северо-Западный федеральный медицинский исследовательский центр имени В.А. Алмазова Министерства
здравоохранения Российской Федерации, Санкт-Петербург, 197341, Россия
e-mail: *Dmitry.Vlasov@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2019. После доработки 04.04.2020. Принята к публикации 07.05.2020.

Vlasov D.Yu., <http://orcid.org/0000-0002-0455-1462>; Kirtsideli I.Yu., <http://orcid.org/0000-0002-4736-2485>;
Abakumov E.V. <http://orcid.org/0000-0002-5248-9018>; Novozhilov Yu.K., <http://orcid.org/0000-0001-8875-2263>;
Zelenskaya M.S., <http://orcid.org/0000-0003-3588-8583>; Barantsevich E.P., <http://orcid.org/0000-0002-4800-3345>

Станция Прогресс является крупнейшей российской антарктической станцией. Антропогенное влияние на первичные почвы в районе этой станции отражается на химической структуре почв и структуре микробных сообществ. В статье показано многократное увеличение количества микроорганизмов (особенно микроскопических грибов) в загрязнённых почвах вокруг станции Прогресс. Антропогенное воздействие изменяет структуру комплексов почвенных микроорганизмов. Доля мезофильных микроорганизмов при этом существенно увеличивается. В образцах первичных почв и антропогенных субстратов было идентифицировано 53 вида микромицетов из 28 родов. Их разнообразие уменьшается от антропогенных почв и антропогенных субстратов до контрольных (чистых) почв. Показано, что увеличение количества микромицетов в районе полярной станции является результатом инвазии новых видов, связанных с присутствием человека. Некоторые аборигенные виды микромицетов способны адаптироваться к антропогенным субстратам и могут быть деструкторами привнесённых материалов. Среди микромицетов из загрязнённых почв и антропогенных субстратов более 56% и 70%, соответственно, могут быть отнесены к условным патогенам человека. Таким образом, инвазивные процессы изменяют структуру комплексов почвенных микромицетов, что может служить индикатором антропогенного воздействия на экосистемы в оазисе Холмы Ларсеманн Восточной Антарктиды.

Ключевые слова: антарктические экосистемы, антропогенное влияние, микроскопические грибы, инвазивные виды, микобиота почв, условные патогены.

Введение

Деятельность человека в районах полярных станций в Антарктике сопровождается изменением природных комплексов, сформированных в суровых экологических условиях. Микроорганизмы, составляющие основу антарктических экосистем, перемещаются на большие расстояния с воздушными потоками, переносятся морской водой, но главное – могут распространяться человеком вместе с различными материалами. Масштабы ан-

тропогенной инвазии микроорганизмов в Антарктику изучены недостаточно. В связи с этим большой интерес представляет сравнительное изучение микробных сообществ в естественных и антропогенно изменённых местообитаниях.

Исследования антарктической микробиоты за последние три десятилетия значительно расширили знания о разнообразии и роли микроорганизмов в экстремальных условиях Антарктики. Это в полной мере относится и к

микроскопическим грибам (микромикетам). Повышенный интерес учёных к изучению антарктической микобиоты во многом обусловлен тем, что микромикеты весьма адаптированы к суровым климатическим условиям, а структура сообществ грибов является чувствительным индикатором изменения экосистем Антарктиды в тех районах, которые подвергаются антропогенному воздействию. Загрязнение воздуха, разлив топлива, сброс отходов и сточных вод вызывают заметные изменения экологической и санитарной обстановки в районах полярных станций [Waterhouse, 2001]. При этом микроскопические грибы проявляют способность заселять различные субстраты (как природные, так и антропогенные), а благодаря своей высокой ферментативной активности, использовать в качестве источников питания широкий спектр соединений различной химической природы. Наконец, состав и количество микромикетов оказывают непосредственное влияние на среду обитания человека на полярных станциях.

Известно, что распространение микроорганизмов в антарктических экосистемах ограничивается рядом факторов (низкая влажность, низкие температуры воздуха, высокий уровень УФ-излучения, недоступность питательных веществ и др.). Однако их расселению может способствовать человек [Власов и др., 2012; Зеленская и др., 2013; Кирцидели и др., 2014, 2016]. Вместе с привнесёнными материалами, продуктами питания и другими возможными субстратами в экосистемы Антарктики могут попадать новые виды микромикетов, которые обычно окружают человека. Их появление способно значительно влиять на структуру антарктических микробных сообществ. Это особенно заметно в отношении микобиоты почв на территории полярных станций [Bargagli, 2008]. В целом инвазии микромикетов в природные экосистемы изучены недостаточно. В России в этой области известны несколько работ, посвящённых микоризообразующим и фитопатогенным грибам [Веселкин, Прокина, 2016; Селиховкин и др., 2018].

Исследования последних лет показывают, что в примитивных почвах прибрежных районов Антарктиды преобладают представители

Ascomycota [Arenz, Blanchette, 2011; Zumsteg et al., 2012; Pudasaini et al., 2017]. В то же время в наиболее экстремальных условиях (в континентальной части Антарктиды) чаще встречаются базидиальные дрожжи [Onofri et al., 2007]. Наиболее распространёнными в Антарктике являются виды родов *Antarctomyces*, *Cadophora*, *Cladophialophora*, *Cladosporium*, *Cylindrocarpon*, *Geomyces*, *Geotrichum*, *Goffeauzyma*, *Glomerella*, *Golovinomyces*, *Hypophozyma*, *Penicillium*, *Phoma*, *Rhodotorula*, *Thelebolus* [Tosi et al., 2002; de Hoog et al., 2004; Arenz et al., 2006; Connell et al., 2006; Lai et al., 2007; Brunati et al., 2009; Loque et al., 2010; Arenz, Blanchette 2011; Singh et al., 2011; Santiago et al., 2015; Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017]. Низкое разнообразие и численность представителей *Zygomycota*, вероятно, связаны с неустойчивостью клеток этих организмов к низким температурам [Frisvad, 2008; Maggi et al., 2013]. В нескольких работах отмечалось влияние антропогенного загрязнения на микобиоту первичных почв, а также приводились сведения о встречаемости микромикетов на антропогенных материалах [Duncan et al., 2006; Kochkina et al., 2014]. В наших предшествующих исследованиях антропогенная инвазия микромикетов в полярные экосистемы была показана для ряда регионов Арктики, а также нескольких районов Антарктиды (полярные станции Беллинзгаузен и Мирный).

Цель данной работы – изучить биоразнообразие микромикетов в первичных почвах и на антропогенных субстратах в районе станции Прогресс (крупнейшей российской станции в Антарктиде) и выявить предположительно инвазивные виды, известные как условные патогены человека и деструкторы различных материалов.

Материал и методы

Материал для исследования был собран в 2006–2015 гг. во время сезонных работ Российской антарктической экспедиции в районе российской круглогодичной станции Прогресс, которая была открыта в 1989 г. Станция расположена на восточном берегу бухты Тюленья залива Прюдс в точке с ко-

ординатами 69°22'30" ю. ш. и 76°23'30" в. д. Оазис Холмы Ларсеманн представляет собой значительную территорию обнажённых скал (рис. 1). Лишь локально на них формируется мохово-лишайниковый покров. Сооружения станции размещены между холмами и береговой линией залива Прюдс. Станция Прогресс является важным транспортным узлом Антарктиды. Недалеко от неё находится китайская антарктическая станция Чжуншань и индийская исследовательская станция Бхарати. Климатические условия здесь менее суровы по сравнению с ближайшими береговыми станциями.

Антропогенные субстраты и загрязнённые первичные почвы были собраны на территории станции Прогресс в местах разливов нефти, выбросов мусора и рекреационных зонах. В качестве антропогенных материалов были исследованы полиэтиленовые пакеты, металлические изделия, покрытые краской, целлюлозосодержащие субстраты (бумага, картон, ДСП, ткань, древесина), которые по-

пали во внешнюю среду и были найдены на территории станции, а также на некотором удалении от неё. Выделение микроскопических грибов из этих субстратов проводилось прямым посевом на питательную среду мелких фрагментов материалов. В некоторых случаях использовали смывы с поверхности антропогенных субстратов, для чего фрагменты материалов помещали в колбы со стерильной водой, встряхивали в течение 20 минут, после чего 1 мл полученной суспензии переносили на питательную среду.

Контрольные (чистые) образцы первичных почв были взяты на территории оазиса Холмы Ларсеманн в местах, наиболее удалённых от станции и непосещаемых людьми. Каждый образец представлял собой усреднённую пробу, то есть почву отбирали из 5 точек на расстоянии примерно 2–2.5 м (метод конверта) с глубины 0–5 см. Все образцы были собраны в стерильные контейнеры и помещены в охлаждающую камеру (–18 °С), где они хранились в течение 5 месяцев.



Рис. 1. Оазис Холмы Ларсеманн. Район проведения исследований.

Таблица 1. Основные свойства почв из района расположения российской станции Прогресс

Характеристика мест отбора почвенных проб	Органический углерод (%)	N, %	Сгк/Сфк*	Сгк/Собщ**	pH, ед	Скелетная фракция гран. состава %	Мелкозём %	ПАУ (сумма) мг/г	Бензапирен мг/г
Антропогенно загрязнённые почвы на территории станции Прогресс	0.59	0.04	0.04	0.04	7.2	67	33	40.5	2.2
Контрольные (чистые) почвы на территории оазиса Холмы Ларсеманна	0.45	0.05	0.24	0.17	7.0	80	20	20.5	0.13

* Сгк/Сфк – характеризует тип гумуса (по соотношению углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот)

**Сгк/Собщ – характеризует степень или глубину гумификации органического вещества

Антропогенное влияние на первичные почвы в районе этой станции отражается на химическом составе почв [Абакумов и др., 2014]. Так, содержание полициклических ароматических углеводородов в загрязнённых почвах практически в 2 раза выше, чем в контрольных (табл. 1). Существенные различия отмечены и по фракционному составу почв.

Выделение микроорганизмов из почв проводили стандартными микробиологическими методами [Звягинцев, 1991]. Изолированные из почвы микромицеты культивировали на агаризованной среде Чапека при температуре 4–5, 20 и 36.5 °С, а их идентификацию осуществляли после споруляции с использованием световой микроскопии и стандартных определителей. Штаммы грибов поддерживали в чистой культуре на агаре Чапека.

Часть изолятов грибов (дрожжи и стерильный мицелий) была идентифицирована молекулярными методами. Регион ДНК, содержащий внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2, амплифицировали с помощью праймеров ITS-1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') и ITS-4 (5'-TCCTCCGCTTATGATATGC-3'). Амплифицированные фрагменты ДНК очищали на колонках CentriSep Column, а затем секвенировали на генетическом анализаторе ABI 3130 с использованием набора BigDye Terminator v1.1 cycle sequencing kit. Полученные нуклеотидные последовательности

сравнивали при помощи программы BLAST с нуклеотидными последовательностями, имеющимися в открытой базе данных на сайте NCBI [Пестова и др., 2011]. Название и положение таксонов были унифицированы с использованием базы данных [Index Fungorum, 2020].

Численность микроорганизмов оценивали на нескольких питательных средах (промышленных) при температуре +9 °С: агаре с экстрактом говядины (общее микробное число органотрофных бактерий), крахмало-аммиачном агаре (актиномицеты), агаре Чапека (микромицеты), среде Эшби (аэробные азотфиксирующие бактерии). Кроме того готовили специальную среду для выделения микроорганизмов, утилизирующих углеводороды нефти – водный агар с добавлением 1% мазута. Указанные группы микроорганизмов наиболее полно отражают микробиологическую компоненту грунтов в районах антарктических полярных станций [Тешебаев и др., 2016].

Для оценки ожидаемого числа видов в области исследования мы использовали подход, основанный на алгоритме генерации выборки [Colwell et al., 2012]. В основе этого подхода лежит конструирование кривой разрежения (rarefaction curve) с помощью специального алгоритма случайной многократной перестановки данных в пределах выборок из числа обнаруженных изолятов. Данная кривая является функцией математического ожидания

видовой насыщенности $S(N)$ при увеличении численности сообщества. Разрежение даёт возможность найти предполагаемое число видов для любой промежуточной совокупности из N особей, считая её случайной и независимой выборкой из всей генеральной совокупности. Эмпирические данные о числе видов при построении этой кривой сглаживаются параметрической модельной зависимостью с последующей экстраполяцией к некоторой асимптоте «насыщения» [Шитиков и др., 2011].

Для расчёта ожидаемого числа видов в генеральной совокупности, из которой была сделана выборка, использовался скорректированный индекс Chao1 (индекс с поправкой на смещение), который рассчитывался на основе регистрации количества видов, представленных одним изолятом. Для этого расчёта использовалась некоммерческая программа «EstimateS 9.10» [Colwell et al., 2012].

При сопоставлении полученных видовых списков был использован коэффициент Серенсена, рассчитанный для сравниваемых типов местообитаний по формуле $K_s = 2c/a+b$, где a – количество видов для первого типа местообитаний, b – количество видов для второго типа местообитаний, c – количество общих видов.

Результаты и обсуждение

Количество микроорганизмов в первичных почвах в районе антарктической станции Прогресс варьирует от нескольких сотен до нескольких миллионов клеток бактерий и от единичных колониеобразующих единиц (КОЕ) до 13 000 КОЕ для микроскопических грибов (рис. 2). Данные показывают многократное увеличение численности микроорганизмов в почвах, подвергающихся антропогенному загрязнению. Общее количество органотрофных бактерий, а также микроицетов в антропогенно загрязнённых почвах было на 2 порядка выше, чем на контрольных участках. Такая же картина отмечена и для азотфиксирующих бактерий. Относительно близкие показатели численности на сравниваемых территориях были зафиксированы только для микроорганизмов, изолированных на водный агар с нефтью.

Установлено, что загрязнение почвы существенно влияет на соотношение микроорганизмов, развивающихся при разных температурах. Количество микроорганизмов, способных расти при 4–5 °С (психрофильные микроорганизмы), составляет более 60% для контрольных почв и только 9% для антропогенно загрязнённых почв. Группа мезофильных микроорганизмов, хорошо развиваю-

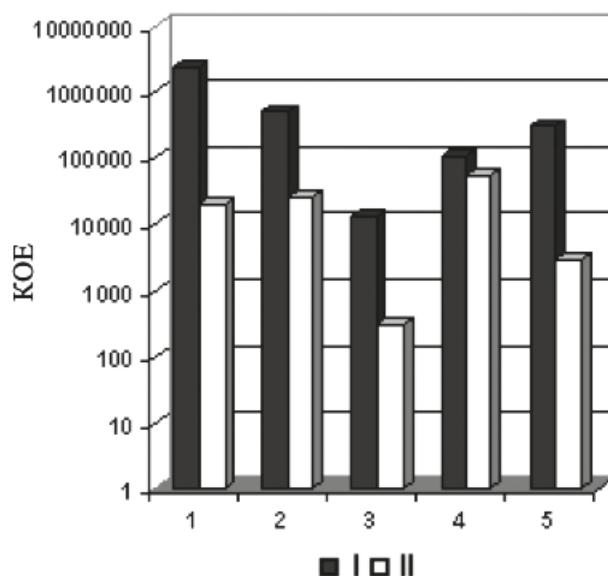


Рис. 2. Численность культивируемых микроорганизмов в почвах (КОЕ/1г) при выделении на различные питательные среды при температуре +9 °С: 1 – агаризованный говяжий экстракт; 2 – крахмало-аммиачный агар; 3 – агаризованная среда Чапека; 4 – водный агар с 1% мазута; 5 – среда Эшби. I – антропогенно загрязнённые почвы; II – контрольные почвы.

Таблица 2. Видовой состав и количество изолятов микромицетов, выделенных из различных местообитаний в оазисе Холмы Ларсеманн, Восточная Антарктида

Виды грибов	Типы местообитаний		
	Антропогенные субстраты	Загрязнённые почвы	Контрольные почвы
<i>Acremonium alternatum</i> Link	0	4	0
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl	22	8	0
<i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> Stchigel & Guarro*	0	1	2
<i>Aspergillus flavus</i> Link	5	2	0
<i>A. niger</i> Tiegh.	4	0	0
<i>A. pseudoglaucus</i> (Blochwitz) Malloch & Cain	0	1	0
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom & Church	5	0	0
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary & Löwenthal) G. Arnaud	12	7	8
<i>Cadophora malorum</i> (Kidd & Beaumont) W. Gams*	0	3	9
<i>Cephalotrichum microsporum</i> (Sacc.) P.M. Kirk	2	1	0
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze*	3	0	0
<i>Chrysosporium merdarium</i> (Ehrenb.) J.W. Carmich.	0	0	1
<i>Chloridium</i> sp.	0	2	0
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	17	4	0
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	2	0	0
<i>C. sphaerospermum</i> Penz.	2	0	0
<i>Coniosporium</i> sp.	0	0	1
<i>Clonostachys rosea</i> (Link) Schroers, Samuels, Seifert & W. Gams	0	0	2
<i>Hormonema</i> sp.	4	2	0
<i>Geomyces vinaceus</i> Dal Vesco	2	0	0
<i>Metarhizium viride</i> (Segretain, Fromentin, Destombes, Brygoo & Dodin ex Samson) Kepler, Rehner & Humber	2	1	2
<i>Mortierella elongata</i> Linnem.	0	4	3
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	4	0	0
<i>M. circinelloides</i> Tiegh	0	1	0
<i>Monodictys levis</i> (Wiltshire) S. Hughes	0	0	2
<i>Isaria farinosa</i> (Holmsk.) Fr.	0	2	5
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	7	12	0
<i>P. camemberti</i> Thom	0	1	0
<i>P. canescens</i> Sopp	11	7	0
<i>P. citrinum</i> Thom	3	0	0
<i>P. commune</i> Thom	12	0	0
<i>P. corylophilum</i> Dierckx	4	5	0
<i>P. decumbens</i> Thom	7	1	0
<i>P. expansum</i> Link	14	5	6
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	1	1	3
<i>P. herquei</i> Bainier & Sartory	0	5	0
<i>P. implicatum</i> Biourge	0	0	1

<i>P. lanosum</i> Westling	2	8	6
<i>P. waksmanii</i> K.M. Zaleski	0	1	0
<i>P. verrucosum</i> Dierckx	0	1	0
<i>Phoma herbarum</i> Westend.	9	12	11
<i>Phoma</i> sp.	13	0	0
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis & D.L. Lindner (<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & J.W. Carmich.)	7	21	32
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	6	2	0
<i>Rodotorula diobovata</i> (S.Y.Newell & I.L.Hunter) O.M.Wang, F.Y.Bai, M.Groenew*	4	1	7
<i>Rodotorula</i> sp.	0	1	0
<i>Sarcinomyces</i> sp.*	0	0	1
<i>Scytalidium lignicola</i> Pesante	0	1	0
<i>Thelebolus microsporus</i> (Berk. & Broome) Kimbr.	2	9	12
<i>Trichoderma viride</i> Pers.	2	3	0
<i>T. harzianum</i> Rifai	0	4	0
<i>Trichurus spiralis</i> Hasselbr.	0	2	0
<i>Ulocladium consortiale</i> (Thüm.) E.G. Simmons	7	11	0
<i>Wardomyces inflatus</i> (Marchal) Hennebert	0	5	0

* – Идентифицированы с использованием молекулярных методов.

щихся при 20 °С, составляет более 83% для загрязнённых почв и 30% для контрольных. Интересно отметить, что термотолерантные микроорганизмы, способные развиваться при 36.5 °С и выше, составили 7.3% для почв с антропогенным загрязнением.

В результате микологического анализа образцов первичных почв в районе станции Прогресс всего было идентифицировано 53 вида микромицетов из 28 родов (табл. 2). Отдел *Ascomycota* был представлен наиболее широко (48 видов). Только виды родов *Chaetomium* и *Thelebolus* сформировали телеоморфную (половую) стадию в условиях чистой культуры. Другие представители *Ascomycota* развивались в анаморфной (бесполой) стадии. Отдел *Zygomycota* был представлен 4 видами, а *Basidiomycota* только 1 видом.

Из загрязнённых почв выделено 38 видов микромицетов (162 изолята), тогда как в контрольных почвах выявлено всего 19 видов (114 изолятов). На антропогенных субстратах зарегистрирован 31 вид микромицетов (197 изолятов), причём 10 из них более нигде не отмечены. Указанное число изолятов характеризует количество колоний, выросших при посеве из всех образцов определённого типа (антропогенные субстраты, загрязнённые почвы, контрольные почвы).

Интересно отметить, что такие виды, как *Alternaria alternata*, *Aspergillus* spp., *Cladosporium cladosporioides*, *Rhizopus stolonifer*, *Trichoderma* spp., *Ulocladium consortiale* и 10 из 14 видов рода *Penicillium* были отмечены как на антропогенных субстратах, так и в загрязнённых почвах, но не были обнаружены в контрольных почвах. Этот факт указывает на возможную антропогенную инвазию этих видов. Такие виды, как *Aureobasidium pullulans*, *Cadophora malorum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Phoma herbarum*, *Rodotorula diobovata* и *Thelebolus microsporus* чаще выделялись из контрольных почв. Они могут быть отнесены к типичным обитателям первичных почв на исследуемой территории, что частично согласуется с известными сведениями по микобиоте других районов Антарктиды [Arenz et al., 2006; Connell et al., 2006]. По нашим данным перечисленные виды способны развиваться и на антропогенных субстратах, а также встречаются (с высокой частотой) в загрязнённых почвах, что указывает на их ведущую роль в комплексах микромицетов всех изученных местообитаний.

Почти 40% всех идентифицированных видов были обнаружены как на антропогенных субстратах, так и в загрязнённых почвах. Коэффициент сходства Серенсена для этих

типов местообитаний (K_s) = 0.6, тогда как при сравнении микобиоты антропогенных субстратов и контрольных почв этот показатель был почти в 2 раза ниже ($K_s = 0.32$). Лишь 4 вида (8%) одновременно отмечены в контрольных и загрязнённых почвах (не отмечены на антропогенных субстратах), тогда как ещё 9 видов (17%) отмечены во всех типах местообитаний. Среди них выделяется *Pseudogymnoascus pannorum*, который можно рассматривать в качестве явного доминанта в почвах изученной территории. Лишь 6 видов микромицетов зарегистрированы только в контрольных почвах. При этом они были представлены единичными изолятами. Этот факт подтверждает известные сведения о бедности микобиоты первичных почв ненарушенных антарктических экосистем.

Как видно из полученных значений индекса Chao1, рассчитанных для кривых накопления видов (рис. 3), мы выявили практически все ожидаемые виды, обитающие на антропогенных субстратах ($Chao1 = 31 \pm 0.06$), а также в контрольных почвах ($Chao1 = 20.2 \pm 1.24$). Видовой состав грибов в меньшей степени выявлен на загрязнённых почвах ($Chao1 = 46.43 \pm 7.26$).

Выявленное распределение указывает на высокую связь микобиоты загрязнённых почв и антропогенных субстратов. Контрольные почвы существенно отличаются от загрязнённых территорий по составу и структуре микобиоты. Можно предположить, что значительная часть привнесённых человеком микромицетов попадает в почву и сохраняет там свою жизнеспособность. Прежде всего это относится к видам родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Penicillium* и *Ulocladium*. Дальнейшее расселение этих грибов может зависеть от адаптационных способностей конкретных видов, а также наличия питательных субстратов в окружающей среде. Стоит отметить, что большинство микромицетов, которые мы рассматриваем как инвазивные, известны своей способностью развиваться в широком диапазоне внешних условий. Среди видов, выделенных из антропогенно загрязнённых почв и антропогенных субстратов, более 56% и 70%, соответственно, могут быть отнесены к потенциально патогенным организмам согласно Санитарно-эпидемиологическим правилам [Санитарно-эпидемиологические..., 2008] и другим источникам [Sutton et al., 1998; Simon-Nobbe et al.,

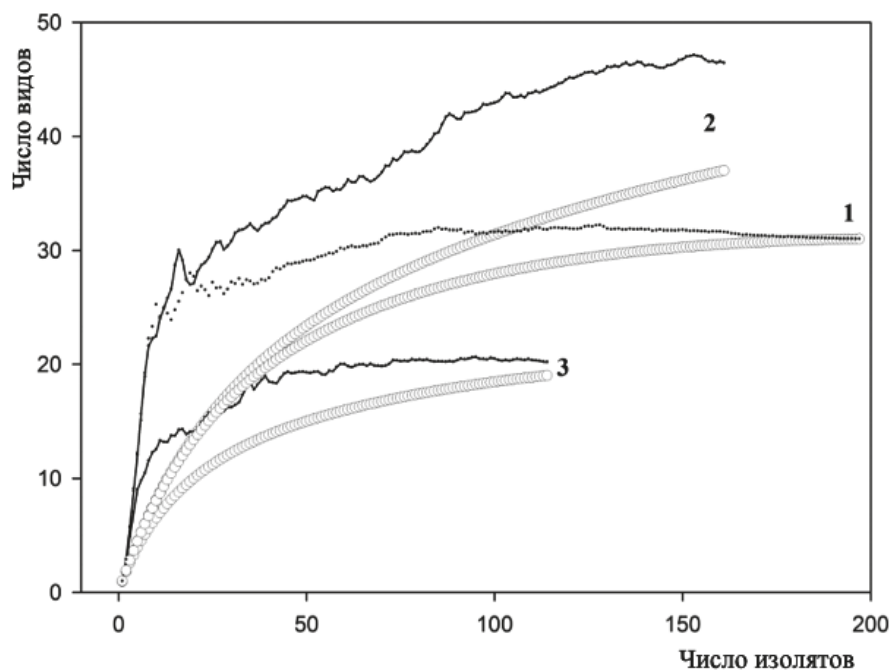


Рис. 3. Результаты полноты выявления видов (бутстреп анализ) в зависимости от количества полученных изолятов. Тонкие линии показывают средние значения индекса Chao1 (ожидаемое количество видов) по мере увеличения количества изолятов, сплошные линии — индивидуальная кривая разрежения в зависимости от количества выделенных изолятов (1 — антропогенные субстраты; 2 — антропогенно загрязнённые почвы; 3 — контрольные почвы).

2008; de Hoog et al., 2009]. Некоторые виды, такие как *Alternaria alternata*, *Chaetomium globosum*, *Cladosporium cladosporioides*, виды родов *Aspergillus* и *Penicillium*, известны как продуценты токсинов, опасных для человека. В умеренном климате эти виды постоянно сопутствуют человеку, поселяются в жилых помещениях с нарушением температурно-влажностного режима, широко распространены в городских почвах [Марфенина, 2005]. Помимо антропогенного переноса, одним из факторов проникновения микроорганизмов в полярные регионы является их перенос птицами [Aislabie et al., 2009]. Птицы часто концентрируются вблизи полярных станций в поисках пищи, а в местах их скопления формируются богатые органическим веществом орнитогенные почвы [Абакумов et al., 2016]. Состав комплексов микромицетов здесь заметно отличается от контрольных почв, но довольно близок к антропогенно загрязнённым почвам. В частности, доминирующим по числу видов здесь является род *Penicillium*.

Результаты работы указывают на необходимость микробиологического мониторинга территорий полярных станций с целью выявления путей циркуляции условно патогенных микроорганизмов и оценки их возможного влияния на здоровье полярников.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о значительном влиянии антропогенного фактора на формирование микробиоты первичных почв в районе российской антарктической станции Прогресс. Выявлено значительное совпадение видового состава микромицетов на антропогенных (привнесённых) материалах и в почвах в районе станции. Влияние на микробиоту почв выражается в значительном изменении структуры комплексов микромицетов. В контрольных («чистых») почвах состав микромицетов достаточно беден, преобладают психрофильные виды. Почти треть выявленных здесь видов не была отмечена на загрязнённых территориях и антропогенных субстратах. В то же время мезофильные виды, характеризующиеся широкой экологической амплитудой,

преобладают в антропогенно загрязнённых почвах. Очевидно, что чужеродные виды микромицетов, благодаря своему адаптационному потенциалу, способны приспосабливаться к местным условиям. Численность КОЕ грибов в почвах на территории станции Прогресс значительно увеличивается по сравнению с контрольными (чистыми) почвами. Это явление, скорее всего, может быть результатом увеличения количества спор, попадающих в загрязнённую почву с антропогенных субстратов (выявленные виды известны активным спорообразованием), а также развитием и спороношением грибов непосредственно в загрязнённой почве. Возможно, что значительная часть чужеродных видов микромицетов не участвует в почвенных процессах, а только сохраняет жизнеспособность в почвах, поскольку некоторые грибы выявляются в почвах в виде спор. В орнитогенных почвах вблизи полярных станций состав микромицетов также существенно отличается от контрольных участков, что может быть связано с орнитогенным переносом пропагул микромицетов в антарктические экосистемы. Этот вопрос заслуживает специального исследования.

В целом полученные данные свидетельствуют о существенном влиянии инвазии микромицетов на структуру почвенной микробиоты антарктических экосистем, а также о необходимости микробиологического мониторинга территорий полярных станций с целью контроля распространения условно патогенных микроорганизмов.

Благодарности

Авторы благодарят коллектив Российской антарктической экспедиции за содействие в проведении исследований.

Финансирование работы

Работа частично поддержана РФФИ (проект 18-04-00900. Орнитогенные почвы Антарктики: формирование, география, биогеохимия и биоиндикация), СПбГУ (Мероприятие 1. Урбанизированные экосистемы Арктического пояса Российской Федерации: динамика, состояние и устойчивое развитие), а также

программой фундаментальных исследований Президиума Российской академии наук (проект «Биоразнообразие природных систем и биологических ресурсов России»).

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

- Абакумов Е.В., Лодыгин Е.Д., Габов Д.А., Крыленков В.А. Содержание полициклических ароматических углеводов в почвах Антарктиды, на примере Российских полярных станций // Гигиена и санитария. 2014. Т. 93. № 1. С. 30-35.
- Веселкин Д.В., Прокина Н.Э. Микоризообразование у клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в градиенте урбанизации // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 1. С. 31-40.
- Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирцидели И.Ю., Абакумов Е.В., Крыленков В.А., Лукин В.В. Грибы на природных и антропогенных субстратах в западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46, вып. 1. С. 20-26.
- Звягинцев Д.В. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: МГУ, 1991. 303 с.
- Зеленская М.С., Кирцидели И.Ю., Власов Д.Ю., Крыленков В.А., Соколов В.Т. Микромицеты – биодеструкторы в биогеоценозах Арктики // Проблемы региональной экологии. 2013. № 5. С. 135-141.
- Кирцидели И.Ю., Абакумов Е.В., Тешебаев Ш.Б., Зеленская М.С., Власов Д.Ю., Крыленков В.А., Рябушева Ю.В., Соколов В.Т., Баранцевич Е.П. Микробные сообщества в районах арктических поселений // Гигиена и санитария. 2016. Т. 95. № 10. С. 923-929.
- Кирцидели И.Ю., Власов Д.Ю., Баранцевич Е.П., Крыленков В.А., Соколов В.Т. Комплексы микроскопических грибов в почвах и грунтах полярного острова Известий ЦИК (Карское море) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, вып. 6. С. 365-371.
- Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
- Пестова Н.Е., Баранцевич Н.Е., Рыбкова Н.С., Козлова Н.С., Баранцевич Е.П. Изучение эффективности применения метода секвенирования ДНК по фрагменту гена 16s рРНК для идентификации микроорганизмов // Профилактическая и клиническая медицина. 2011. № 4. С. 57-58.
- Санитарно-эпидемиологические правила СП 1.3.2322-08. Безопасность работы с микроорганизмами III-IV групп патогенности (опасности) и возбудителями паразитарных инфекций. М., 2008. 35 с.
- Селиховкин А.В., Марковская С., Васайтис Р., Мартынов А.Н., Мусолин Д.Л. Фитопатогенный гриб *Fusarium circinatum* и возможности его распространения насекомыми в России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 2 С. 53-63.
- Тешебаев Ш.Б., Ремнев А.С., Панин А.Л. Микробиологическая компонента грунтов района полевой геологической базы в Антарктике // Проблемы Арктики и Антарктики. 2016. № 2. С. 92-100.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Abakumov E.V., Parnikoza I.Y., Vlasov D.Y., Lupachev A.V. Biogenic-Abiogenic Interaction in Antarctic Ornithogenic Soils // In Biogenic-Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic System. Springer. 2016. P. 237-248. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24987-2_19
- Aislabie J., Jordan S., Ayton J., Klassen J.L., Barker G.M., Turner S. Bacterial diversity associated with ornithogenic soil of the Ross Sea region, Antarctica // Canadian Journal of Microbiology. 2009. Vol. 55. No. 1. P. 21-36. doi: 10.1139/W08-126.
- Arenz B.E., Blanchette R.A. Distribution and abundance of soil fungi in Antarctica at sites on the Peninsula, Ross Sea Region and McMurdo Dry Valleys // Soil Biology and Biochemistry. 2011. Vol. 43. No. 2. P. 308-315. doi: 10.1016/j.soilbio.2010.10.016.
- Arenz B.E., Held B.W., Jurgens J.A., Farrell R.L., Blanchette R.A. Fungal diversity in soils and historic wood from the Ross Sea Region of Antarctica // Soil Biology and Biochemistry. 2006. Vol. 38. No. 10. P. 3057-3064. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.01.016.
- Bargagli R. Environmental contamination in Antarctic ecosystems // Sci. Total Environ. 2008. No. 400. P. 212-226.
- Brunati M., Rojas J.L., Sponga F., Ciciliato I., Losi D., Göttlich E., de Hoog S., Genilloud O., Marinelli F. Diversity and pharmaceutical screening of fungi from benthic mats of Antarctic lakes // Marine genomics. 2009. Vol. 2. No. 1. P. 43-50. doi: 10.1016/j.margen.2009.04.002.
- Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.Y., Mao C.X., Chazdon R.L., Longino J.T. Models and estimators linking individual-based and sample based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages // J Plant Ecology. 2012. Vol. 5. No. 1. P. 3-21.
- Connell L., Redman R., Craig S., Rodriguez R. Distribution and abundance of fungi in the soils of Taylor Valley, Antarctica // Soil Biology and Biochemistry. 2006. Vol. 38. No. 10. P. 3083-3094. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.02.016
- De Hoog G.S., Gottlich E., Platas G., Genilloud O., Leotta G., Van Brummelen J. Evolution, taxonomy and ecology of the genus *Thelebolus* in Antarctica // Studies in Mycology. 2004. Vol. 51. P. 33-76.
- De Hoog G.S., Guarro J., Gene J., Figueras M.J. Atlas of clinical fungi: the ultimate benchtool for diagnostics. A pilot version of the 3rd ed, CD-ROM. Centraalbureau voor Schimmelcultures, KNAW Fungal Biodiversity Centre / Universitat Rovira i Virgili, Utrecht, Netherlands. 2009. 1126 p.

- Duncan S.M., Farrell R.L., Thwaites J.M., Held B.W., Arenz B.E., Jurgens J.A., Blanchette R.A. Endoglucanase producing fungi isolated from Cape Evans historic expedition hut on Ross Island, Antarctica // *Environmental Microbiology*. 2006. Vol. 8. No. 7. P. 1212–1219. doi: 10.1111/j.1462-2920.2006.01013.x.
- Frisvad J.C. Fungi in cold ecosystems. In *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology*. Berlin; Heidelberg: Springer, 2008. P. 137-156.
- Index Fungorum. 2020 // (<http://www.indexfungorum.org>). Проверено 01.03.2020.
- Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Chigineva N.I., Vasilenko O.V., Spirina E.V., Gilichinsky D.A. Fungal Diversity in the Antarctic Active Layer // *Microbiology*. 2014. Vol. 83. No. 1–2. P. 94–101. doi: 10.1134/S002626171402012X.
- Lai X., Cao L., Tan H., Fang S., Huang Y., Zhou S. Fungal communities from methane hydrate-bearing deep-sea marine sediments in South China Sea // *The ISME Journal*. 2007. Vol. 1. No. 8. P. 756–762.
- Loque C.P., Medeiros A.O., Pellizzari F.M., Oliveira E.C., Rosa C.A., Rosa L.H. Fungal community associated with marine macroalgae from Antarctica // *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. No. 5. P. 641–648. doi: 10.1007/s00300-009-0740-0.
- Maggi O., Tosi S., Angelova M., Lagostina E., Fabbri A.A., Pecoraro L., Altobelli E., Picco A.M., Savino E., Branda E., Turchetti B. Adaptation of fungi, including yeasts, to cold environments // *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2013. Vol. 147. No. 1. P. 247–258. doi: 10.1080/11263504.2012.753135.
- Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E. The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micromycetes in Antarctic soils (progress and Russkaya Stations) // *Eurasian Soil Science*. 2016. Vol. 49. No. 8. P. 934–941. DOI: 10.1134/S106422931608007X.
- Nikitin D.A., Marfenina O.E., Kudinova A.G., Lysak L.V., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Lupachev A.V. Microbial biomass and biological activity of soils and soil-like bodies in coastal oases of Antarctica // *Eurasian Soil Science*. 2017. Vol. 50. No. 9. P. 1086–1097. DOI: 10.1134/S1064229317070079.
- Onofri S., Selbmann L., De Hoog G.S., Grube M., Barreca D., Ruisi S., Zucchini L. Evolution and adaptation of fungi at boundaries of life // *Advances in Space Research*. 2007. Vol. 40. No. 11. P. 1657–1664. doi: 10.1016/j.asr.2007.06.004.
- Pudasaini S., Wilson J., Ji M., van Dorst J., Snape I., Palmer A.S., Burns B.P., Ferrari B.C. Microbial Diversity of Browning Peninsula, Eastern Antarctica Revealed Using Molecular and Cultivation Methods // *Frontiers in microbiology*. 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fmicb.2017.00591
- Santiago I.F., Soares M.A., Rosa C.A., Rosa L.H. Lichenosphere: a protected natural microhabitat of the non-lichenised fungal communities living in extreme environments of Antarctica // *Extremophiles*. 2015. Vol. 19. No. 6. P. 1087–1097. doi: 10.1007/s00792-015-0781-y.
- Simon-Nobbe B., Denk U., Poll V., Rid R., Breitenbach M. The spectrum of fungal allergy // *Allergy and Immunology*. 2008. No. 145. P. 58–86.
- Singh J., Dubey A.K., Singh R.P. Antarctic terrestrial ecosystem and role of pigments in enhanced UV-B radiations // *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*. 2011. Vol. 10. No. 1. P. 63–77. doi: 10.1007/s11157-010-9226-3.
- Sutton D.A., Fothergill A.W., Rinaldi M.G. *Guide to Clinically Significant Fungi*. Williams & Wilkins, Baltimore, USA, 1998. 471 p.
- Tosi S., Casado B., Gerdol R., Caretta G. Fungi isolated from Antarctic mosses // *Polar Biol*. 2002. Vol. 25. No. 4. P. 262–268. doi: 10.1007/s00300-001-0337-8.
- Waterhouse E.J. *Ross Sea Region: A state of the environment report for the Ross Sea region of Antarctica*. Christchurch: New Zealand Antarctic Institute, 2001. 267 p.
- Zumsteg A., Luster J., Göransson H., Smittenberg R.H., Brunner I., Bernasconi S.M., Zeyer J., Frey B. Bacterial, archaeal and fungal succession in the forefield of a receding glacier // *Microbial ecology*. 2012. Vol. 63. No. 3. P. 552–564. doi:10.1007/s00248-011-9991-8.

ANTHROPOGENIC INVASION OF MICROMYCETES TO UNDESTURBED ECOSYSTEMS OF LARSEMANN HILLS OASIS (EAST ANTARCTICA)

© 2020 Vlasov D.Yu.^{a,b,*}, Kirtsideli I.Yu.^b, Abakumov E.V.^a, Novozhilov Yu.K.^b,
Zelenskaya M.S.^a, Barantsevich E.P.^c

^a Saint Petersburg State University, St. Petersburg, 199034, Russia

^b Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 197376, Russia

^c Northwestern Almazov Federal Medical Research Center of the Russian Federation Ministry of Health,
St. Petersburg, 197341, Russia
e-mail: *Dmitry.Vlasov@mail.ru

Antarctic station Progress is the largest Russian Antarctic station. The anthropogenic impact on primary soils in the area of this station is reflected in the chemical structure of soils and the structure of microbial communities. The article shows a multiple increase in the number of microorganisms (especially microscopic fungi) in contaminated soils around the Progress station. Anthropogenic impact changes the structure of complexes of soil microorganisms. The percentage of mesophilic microorganisms increases significantly. In the samples of primary soils and anthropogenic substrates, 53 species of micromycetes from 28 genera were identified. Their diversity decreases from anthropogenic soils and anthropogenic substrates to control soils. It was shown that an increase in the number of species on the polar station area is the result of the invasion of new species of micromycetes connected with human activity. Some native species of micromycetes are able to adapt to anthropogenic substrates and can be destructors of different materials. Among micromycetes from polluted soils and anthropogenic substances, more than 56% and 70%, respectively, can be referred to potentially pathogenic species. Thus, the invasive processes change the structure of micromycetes complexes in soil, which can serve as an indicator of anthropogenic impact on ecosystems in the Larsemann Hills oasis of East Antarctica.

Keywords: Antarctic ecosystems, anthropogenic influence, microscopic fungi, invasive species, soil microbiota, potential pathogens.

БОЛЬШАЯ БЕЛАЯ ЦАПЛЯ *CASMERODIUS ALBUS* НА ТЕРРИТОРИИ НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ В 2016–2018 гг.

© 2020 Зуева Н.В.^{а, *}, Архипов В.Ю.^{б, **}, Денисенкова Т.В.^{с, ***},
Рыженкова В.А.^{а, ****}, Коткин А.В.^{д, *****}

^а Государственный природный заповедник «Рдейский», Холм, 175271, Россия

^б Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
Пушино, 142290, Россия

^с Новгородский государственный университет им. Ярослава Мудрого,
Великий Новгород, 173003, Россия

^д Независимый центр «ИНТЕРЗОО-XXI», Великий Новгород, 173014, Россия
e-mail: *zouievanat@mail.ru; **arkhivov@gmail.com; ***tamara976@mail.ru
****veraermina@bk.ru; *****akotkin@mail.ru

Поступила в редакцию 15.11.2019. После доработки 18.02.2020. Принята к публикации 08.05.2020.

За период 2016–2018 гг. проанализировано 96 регистраций большой белой цапли из десяти районов Новгородской области, как единичные встречи, так и регистрации скоплений до 170 птиц. Основная часть встреч сконцентрирована в окрестностях Великого Новгорода и оз. Ильмень. Сроки пребывания вида на территории области – с 25 февраля по 31 октября. Достоверных свидетельств гнездования не обнаружено, однако вероятность гнездования в области высока. В настоящее время следует признать большую белую цаплю немногочисленным, регулярно летующим, возможно гнездящимся, единично зимующим видом.

Ключевые слова: большая белая цапля, ареал, местообитание, послегнездовые скопления, расселение видов.

Введение

За последние десятилетия большая белая цапля *Casmerodius albus* значительно расширила свой ареал к северу. Залётные птицы уже регистрируются на Карельском перешейке [Барабанова и др., 2015; Коузов, 2015], на Сиверском озере в Вологодской обл. [Кузнецова, 2017]. Есть даже случай залёта в Мурманскую обл. [Краснов, 2016].

На территории Новгородской обл. большую белую цаплю впервые зарегистрировали в Холмском районе в 2008 г. [Александров, 2008; Зуева, 2008]. Тогда были отмечены единичные птицы. Но к 2015 г. характер и число встреч позволили признать этот вид редким, нерегулярно летующим [Архипов, 2015]. С тех пор встречи цапли участились, а география регистраций значительно расширилась. В 2016 г. в окрестностях Великого Новгорода наблюдали уже сотенные скопления этих птиц [Орлов, 2016; Зверева и др., 2017]. Однако гнёзд не было найдено.

Ближайшие достоверные места гнездований находятся в Калужской, Псковской и Ярославской областях. В Калужской обл. гнездо большой белой цапли найдено ещё в 2000 г. [Горшков, 2014]. В 2015 г. на территории Рыбинского водохранилища в Ярославской обл. найдено 11 гнёзд [Петрова, Павлов, 2016]. В Псковской обл. на территории Себежского национального парка в 2017 г. сразу в трёх местах найдены гнездовые колонии данных птиц – не менее 24 гнёзд [Фетисов, 2017]. В сопредельной Тверской обл. также предполагается гнездование: в апреле 2007 г. на Ивановском водохранилище была добыта самка, недавно отложившая яйцо [Николаев, Шмитов, 2008].

Количество и сроки встреч на территории Новгородской обл., а также наличие пригодных местообитаний позволяют предполагать возможность гнездования большой белой цапли и у нас. Рыбаки и местные жители утверждают, что эти птицы гнездятся в

окрестностях оз. Ильмень вместе с серыми цаплями *Ardea cinerea*, но документальных свидетельств гнездования в области пока нет.

Материал и методика

За период 2016–2018 гг. нами проанализировано 96 встреч из десяти районов Новгородской обл.: Новгородского (48 встреч), Холмского (33 встречи), Старорусского (4 встречи), Пестовского (4 встречи), Валдайского (2 встречи), а также Шимского, Батецкого, Боровичского, Солецкого и Поддорского (по одной встрече). Из них данные о шести встречах были опубликованы ранее [Архипов, Зуева, 2016; Зверева и др., 2017; Николаев, 2018]. Наблюдения А. Орлова [2016] выложены на новостном портале Новгородской обл.; сведения об одной встрече позаимствованы из базы онлайн-дневников наблюдений [Мищенко, 2016], и ещё одна регистрация есть на сайте iNaturalist [Ruseva (Рудый В.), 2019]. Оставшиеся 87 встреч регистрировались авторами лично, либо записывались со

слов наблюдателей, достоверность определения при этом тщательно проверялась.

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 показано распределение встреч по территории Новгородской области.

Общее положение всех встреч смещено к югу области. Основная часть регистраций сконцентрирована в окрестностях Великого Новгорода и оз. Ильмень. Этот участок лидирует не только по количеству встреч, но и по численности скоплений – до 170 особей.

Что касается фенологических сроков присутствия вида, наиболее ранние встречи зарегистрированы в Пестовском районе. 25 февраля 2018 г., в истоке р. Меглинки.

Русло р. Меглинки окружено родниками и зимой не замерзает. Птица держалась там, по меньшей мере, две с половиной недели.

В соседней, Псковской обл. случай зимовки большой белой цапли был отмечен в декабре 1996 – марте 1997 г. В конце марта ослабевшая птица погибла при нападении

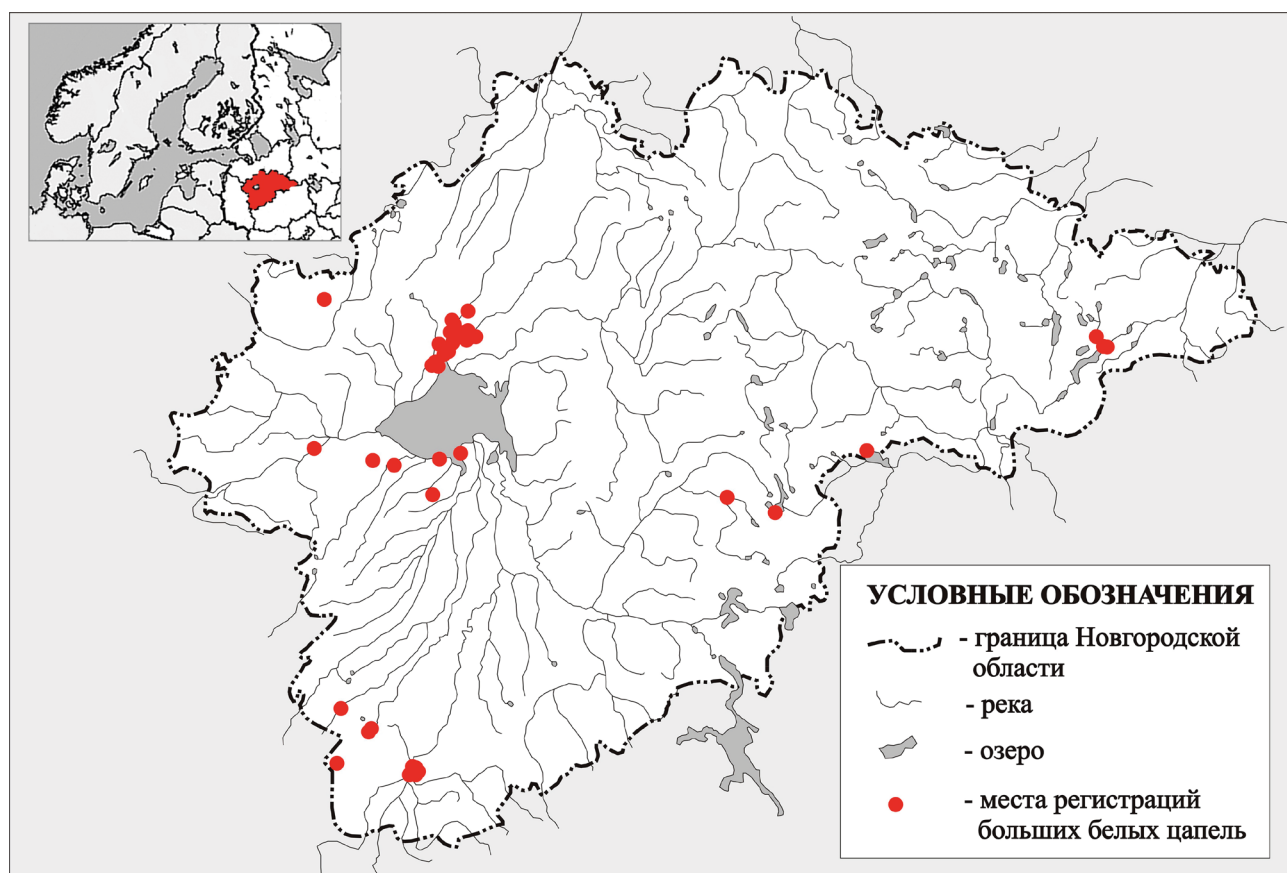


Рис. 1. Места регистраций больших белых цапель (*Casmerodius albus*) на территории Новгородской области в 2016–2018 гг.

Таблица. Встречаемость большой белой цапли по месяцам за три года (2016–2018)

	Месяц											
	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Число встреч	0	2	1	1	8	6	10	29	28	7	0	0
Число птиц	0	2	1	6	50	9	21	297	488	249	0	0
Среднее число птиц в стае	–	1	1	6	6.25	1.5	2.1	10.24	17.43	35.57	–	–

бродячих собак [Фетисов, Волков, 2010]. Также раннюю встречу отмечали для Псковской обл. – 17 марта 2017 г. [Григорьев, 2017].

Таким образом, встречу 25 февраля в Пестовском районе Новгородской обл. можно считать свидетельством зимовки. Отметим, что почти в тех же местах, на оз. Столбском (4 км от истока р. Меглинки) большую белую цаплю регистрировали также и летом 2018 г. – 3 августа.

Регулярные весенние встречи на территории Новгородской обл. начинаются с 29 апреля (в 2016 г.) В гнездовой период с апреля по

июль за три года в общей сложности зарегистрировано не менее 25 встреч.

Птицу в брачном наряде регистрировали всего один раз – 11 мая 2016 г. в Поддорском районе, ур. Старая Речка, над краем болотного массива. В 8.5 км от этого места на оз. Глубокое в августе 2017 г. найдено линное перо из брачного наряда большой белой цапли. Оно лежало на берегу небольшого болотного озера, выяснить срок давности не представлялось возможным.

Наибольшее число встреч (за три года не менее 57) приходится на август и сентябрь,

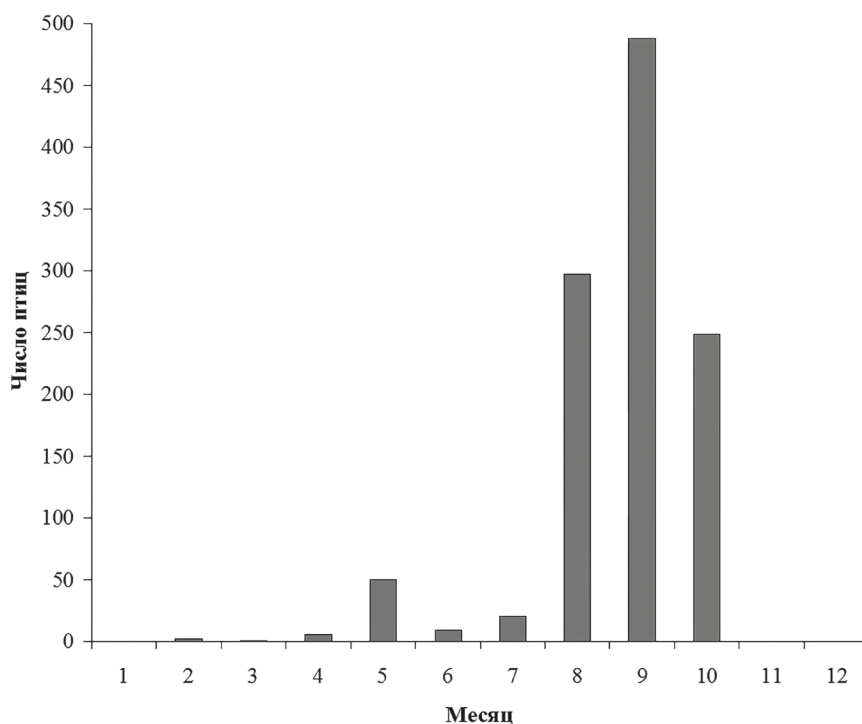


Рис. 2. Встречаемость большой белой цапли по месяцам за три года (2016–2018).

когда регистрировались послегнездовые скопления птиц на кормёжке. Наиболее многочисленные стаи наблюдались в ближайших окрестностях оз. Ильмень, в частности на рыбообразных прудах в окрестностях пос. Вологово.

Самые поздние осенние встречи регистрировались здесь же 31 октября 2017 г.

В таблице приведена статистика по числу встреч, числу птиц и среднему числу особей в стае в разные месяцы по итогам трёх лет (2016–2018). Для анализа выбраны только те встречи, для которых точно известен месяц.

Число птиц, встреченных в разные месяцы, отображено на рис. 2.

Если говорить о характере местообитаний, то птицы во время кормёжки чаще всего держатся на рыбообразных прудах, а также на мелководьях, по берегам рек и озёр, как песчаных, так и заболоченных, в том числе в городской среде, в поселениях бобров, по краю болот.

Выводы

Принимая во внимание, что за последние три года встречи больших белых цапель в Новгородской обл. значительно участились, а также учитывая сроки и характер этих встреч, следует признать эту цаплю немногочисленным, регулярно летующим, возможно гнездящимся, единично зимующим видом данной области.

Благодарности

Авторы искренне благодарят за предоставление личных наблюдений: Е. Васильеву, А. Александрова, Е. Лукашика, Е. Звереву, А. Егорову, И. и Н. Скороходовых, Вл. Смирнова, Н. Завьялова, О. и Ю. Никифоровых, Ю. Иванова, насельника Рдейского монастыря Сергея, Л. и А. Пимановых, С. Ананьеву, Г. Мёдова, Е. Литвинову, Т. Васильеву, Г. Федотову, Е. Нефёдову, М. Коновалову, Н. Голеву, Вяч. Смирнова, О. Лаврову, И. Смирнова, В. Жукова, И. Дружинину, В. Кондратьеву.

Финансирование работы

Работа выполнялась за счёт собственных средств авторов.

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

- Александров А.А. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* в Холмском районе Новгородской области // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17. Экспресс-выпуск 439. С. 1356–1357.
- Архипов В.Ю. Статус большой белой цапли *Casmerodius albus* в Новгородской области // Рус. орнитол. журн. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск 1199. С. 3622–3624.
- Архипов В.Ю., Зуева Н.В. К фауне птиц Рдейского заповедника // Рус. орнитол. журн. 2016. Т. 25. Экспресс-выпуск 1348. С. 3813–3820.
- Барabanова Е.Н., Шатенёв К.Г., Машкова Е.В. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на Раковых озёрах на Карельском перешейке // Рус. орнитол. журн. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск 1152. С. 2018–2021.
- Горшков В.И. О гнездовании большой белой цапли *Egretta alba* в Калужской области // Рус. орнитол. журн. 2014. Т. 23. Экспресс-выпуск 997. С. 1416–1417.
- Григорьев Э.В. Ранняя встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* в Новоржевском районе Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2017. Т. 26. Экспресс-выпуск 1437. С. 1718–1719.
- Зверева Е.К., Кузнецова У., Зверев Р. Появление большой белой цапли *Casmerodius albus* (Linnaeus, 1758) в окрестностях Великого Новгорода // Полевой сезон – 2016: Материалы региональной науч.-практ. конф. СПб: Арт-Экспресс, 2017. С. 135–137.
- Зуева Н.В. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* в Холмском районе Новгородской области // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17. Экспресс-выпуск 439. С. 1355–1356.
- Коузов С.А. О встречах большой белой цапли *Casmerodius albus* в долине реки Гороховки (Карельский перешеек) в июле 2015 года // Рус. орнитол. журн. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск 1189. С. 3299–3300.
- Краснов Ю.В. Большая белая цапля *Casmerodius albus* в вершине Кандалакшского залива Белого моря // Рус. орнитол. журн. 2016. Т. 25. Экспресс-выпуск 1328. С. 3137–3139.
- Кузнецова Л. Удивительные встречи // Вестник «Русского Севера». 2017. № 1(6). С. 6.
- Мищенко Т.В. Карточка наблюдений № 13648 (Электронный ресурс) // База данных «Онлайн дневники наблюдений». 2016. // (<http://www.ru-birds.ru>). Проверено 28.01.2020.

- Николаев В.И. Встречи редких видов птиц в районе национального парка «Валдайский» // Полевой сезон – 2016: Материалы региональной науч.-практ. конф. СПб.: Арт-Экспресс, 2018. С. 134.
- Николаев В.И., Шмитов А.Ю. О новых находках редких видов птиц Тверской области // Вестн. Твер. ун-та. 2008. Сер. биол. и экол. 7. С. 105–108.
- Орлов А. Белая сотня (Электронный журнал) // «Портал-53». 2016 // (<https://portal-vn.ru/vpechatleniya/belaya-sotnya>). Проверено 28.01.2020.
- Петрова О.Р., Павлов Д.Д. Первое обнаружение гнездовой большой белой цапли *Casmerodius albus* в Ярославской области // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 2. С. 128–133.
- Фетисов С.А. Большая белая цапля *Casmerodius albus* – новый гнездящийся вид Псковской области и Северо-Запада России // Рус. орнитол. журн. 2017. Т. 26. Экспресс-выпуск 1485. С. 3369–3387.
- Фетисов С.А., Волков С.М. О зимовках водоплавающих и околоводных птиц в Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2010. Т. 19. Экспресс-выпуск 560. С. 560–573.
- Ruseva (Рудый В.). Большая белая цапля, июнь, 9, 2018 (Электронный ресурс) // База данных iNaturalist. 2019. // (<https://www.inaturalist.org>). Проверено 28.01.2020.

GREAT EGRET *CASMERODIUS ALBUS* IN NOVGOROD OBLAST IN 2016–2018

© 2020 Zueva N.V.^{a,*}, Arkhipov V.Yu.^{b,**}, Denisenkova T.V.^{c,***}, Ryzhenkova V.A.^{a,****}, Kotkin A.V.^{d,*****}

^a State Nature Reserve Rdeysky, Kholm, 175271, Russia

^b Institute of Theoretical and Experimental Biophysics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290, Russia

^c Yaroslav-the-Wise Novgorod State University Veliky Novgorod, 173003, Russia

^d Independent Center INTERZOO-XXI, Veliky Novgorod, 173014, Russia

e-mail: *zouievanat@mail.ru; **arkhivov@gmail.com; ***tamara976@mail.ru
****veraermina@bk.ru; *****akotkin@mail.ru

Ninety six registrations of Great egret from 10 districts of Novgorod Oblast in 2016–2018 were analyzed. The birds were seen from single individuals up to 170 birds in one aggregation. The main areas of registrations of this species are surroundings of Novgorod city and Ilmen Lake. The birds were seen on the territory from February 25 to October 31. We did not get documental evidences of this species breeding, but the breeding is possible. At present, the Great egret has to be considered as a summering, possibly breeding and single wintering species of Novgorod Oblast.

Keywords: Great egret, habitat, range, post nesting aggregations, species invasion.

НАТУРАЛИЗАЦИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЗЕМЛЕРОЯ *LITHOGNATHUS MORMYRUS* (SPARIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2020 Карпова Е.П.

Институт биологии южных морей РАН, Севастополь, 299011, Россия
e-mail: karpova_je@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.2019. После доработки 29.04.2020. Принята к публикации 18.05.2020

Исследованы морфо-биологические характеристики атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* в Чёрном море. На основании многочисленных находок взрослых особей и мальков этого вида сделан вывод о его натурализации в Чёрном море в результате естественного процесса медитеранизации.

Ключевые слова: чужеродный вид, медитеранизация, ихтиофауна, Чёрное море, Крым, *Lithognathus mormyrus*.

Введение

Ихтиофауна Чёрного моря постоянно пополняется новыми представителями атлантическо-средиземноморского фаунистического комплекса, а процесс их вселения даже получил особое название – медитеранизация. Этот процесс обусловлен специфической историей формирования данного водного бассейна и, в первую очередь, его сравнительно недавним воссоединением с морем Средиземным, открывшим коридор для заселения средиземноморской фауны. Основным лимитирующим фактором для последней является пониженная по сравнению с Мировым океаном солёность, а для теплолюбивых видов также зимние температуры воды. В связи с этим новые виды, которые отмечаются в Чёрном море, имеют различный статус. Такие рыбы, как северная путассу *Micromesistius poutassou* (Risso, 1827), обыкновенный долгопёр *Dactylopterus volitans* (Linnaeus, 1758) и другие, известные по многочисленным находкам, единичным или крайне нерегулярным [Yankova et al., 2013; Болтачев, Карпова, 2014б], являются случайными. Для ряда вселенцев, отмечаемых регулярно, например, круглой сардинеллы *Sardinella aurata* Valenciennes, 1847 и кефали губача *Chelon labrosus* (Risso, 1827), Чёрное

море не входит в репродуктивную часть ареала. Однако для некоторых недавно обнаруженных видов отмечен процесс натурализации, в ходе которого образуются устойчивые самовоспроизводящиеся популяции, иногда узколокальные [Karpova et al., 2015; Болтачев, Карпова, 2014б]. При этом наибольшее количество как единичных находок, так и новых натурализовавшихся видов отмечено в семействах бычковых (Gobiidae) и морских карасей (Sparidae), очевидно, наиболее толерантных к пониженной солёности Чёрного моря.

По видовому богатству в Чёрном море семейство спаровых находится на втором месте, насчитывая к настоящему времени 12 видов. За последние два десятилетия было отмечено увеличение встречаемости и численности двух видов морских карасей – сальпы *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) и дорады *Sparus aurata* Linnaeus, 1758, а также отдельные находки нескольких видов этого семейства [Васильева, 2007; Болтачев и др., 2010, 2013; Yankova et al., 2013; Болтачев, Карпова, 2014а], в числе которых был атлантический землерой *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758).

Настоящая работа посвящена изучению характера распространения и оценке состояния популяции атлантического землероя в Чёрном море.

Материал и методика

Для анализа использованы данные по находкам атлантического землероя в промысловых орудиях лова – донных ловушках, расположенных в районе юго-западного Крыма, сведения и образцы, полученные от подводных охотников и рыбаков-любителей, а также данные подводных визуальных наблюдений с использованием фотофиксации объектов и обловов с применением ручных сачков, в ходе которых были отмечены многочисленные взрослые особи этого вида и поймано 9 мальков.

Для 26 пойманных в районе Крыма и северного Кавказа (Геленджик) экземпляров проводился биологический анализ, включавший, помимо установления видовой принадлежности, определение общей длины тела (TL) и стандартной длины от начала рыла до конца уrostилия (SL) при помощи штангенциркуля с точностью 0.1 мм, массы (W) с использованием электронных весов с точностью 0.01 г. В качестве регистрирующих структур возраста рыб была исследована че-

шуга. Для 14 экземпляров, пойманных в районе Севастополя, а также одного малька, после фиксации в 4%-м растворе формальдегида проведён морфометрический анализ, в ходе которого определено 25 индексов пластических признаков, 19 в процентах от стандартной длины и 6 в процентах от длины головы. Определены среднее, минимальное и максимальное значения признака.

Результаты и обсуждение

В Чёрном море атлантический землерой до недавнего времени был известен по единичным находкам у берегов Болгарии в Варненском заливе [Васильева, 2007; Yankova et al., 2013] и Румынии [Stanciu, Pie, 1980]. Впервые у берегов Крыма был обнаружен в июне 2013 г., с этого же времени наблюдается увеличение числа его находок у берегов Турции [Engin et al., 2015], Грузии [Guchmanidze, Boltachev, 2017], Северного Кавказа [Гуськов и др., 2017], а также Крыма. Таким образом, его распространение в Чёрном море в последние 5–6 лет охватывает значительную часть

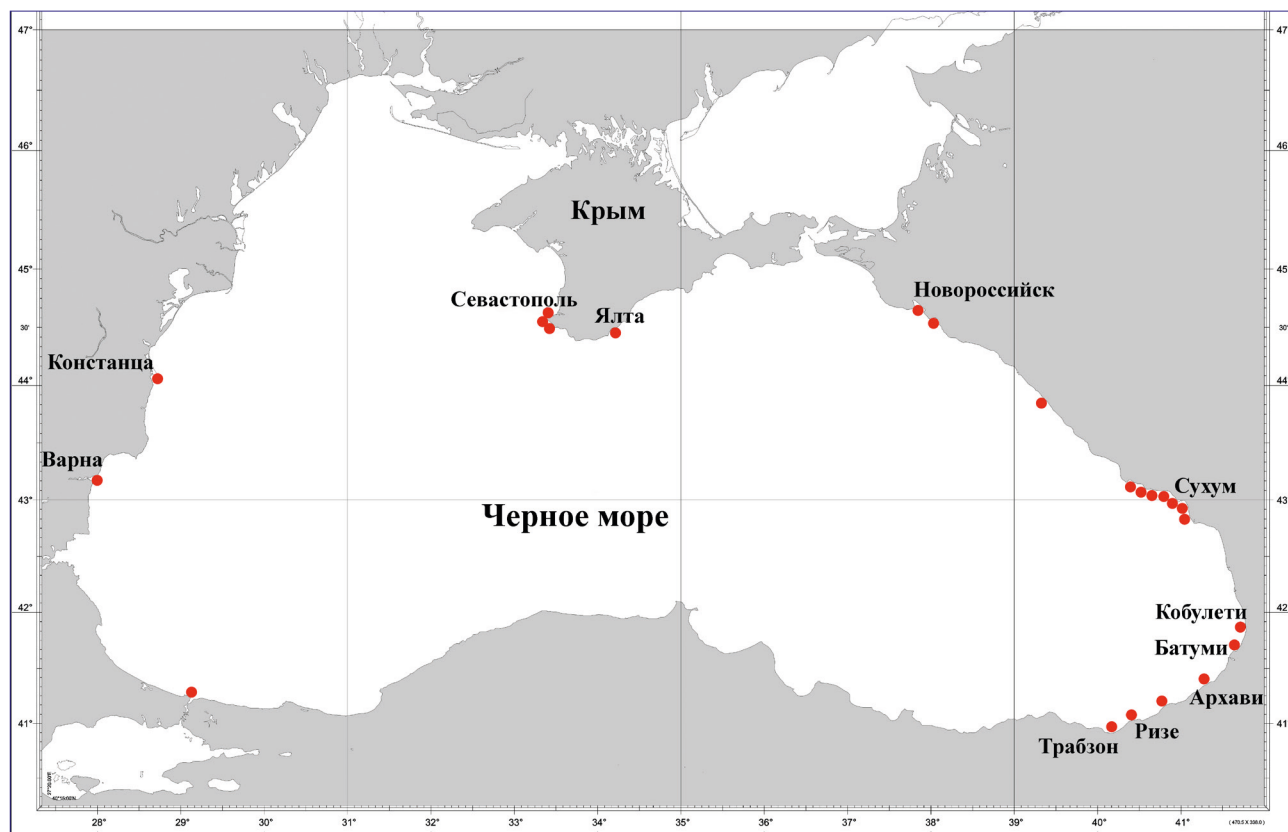


Рис. 1. Карта находок атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* в Чёрном море. Места находок отмечены красными точками.

прибрежной зоны (рис. 1). Помимо взрослых особей в бухте Казачьей (Крым, Севастополь) была обнаружена стая сеголеток, насчитывающая более 50 особей.

В целом ареал вида в Восточной Атлантике простирается от Бискайского залива до Мыса Доброй Надежды, включая Средиземное море, прибрежную зону Южной Африки, Канарских островов, Кабо-Верде и Мадейры, в западной части Индийского океана – южный Мозамбик [Bauchot, Nureau, 1986]. Природоохранного статуса не имеет, категория Красного списка Международного союза охраны природы – «вызывающий наименьшие опасения» (LC) [Russell et al., 2014].

Этот вид имеет весьма характерные внешние признаки – уплощённое, сжатое с боков тело, крутой профиль головы, крупную заднюю ноздрю щелевидной формы, глаза маленькие, рот большой; короткие грудные плавники, значительно не достигающие до анального отверстия. Характерна также окраска рыб: спина и бока серебристо-серые, брюшная часть светлая, голова коричневатая, на боках расположены 13 ярко выраженных вертикальных тёмных полос и ещё две короткие и малозаметные на хвостовом стебле; тёмные длинные полосы чередуются с более светлыми и короткими (рис. 2а). Все перечисленные признаки позволяют легко идентифи-

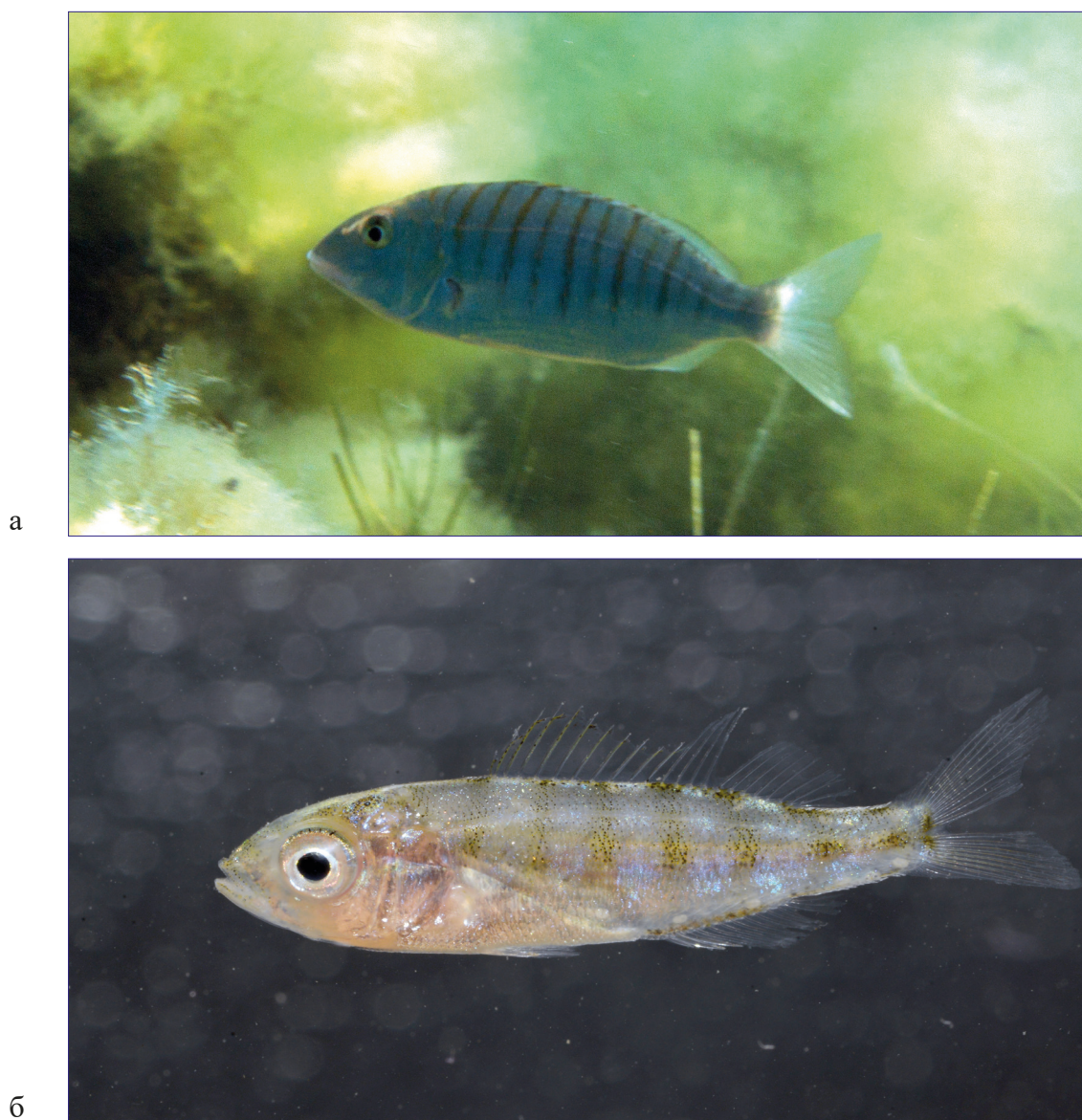


Рис. 2. Взрослая особь (а) и сеголеток (б) атлантического землероя в среде обитания.

Таблица. Морфометрические характеристики атлантического землероя в Чёрном море

№ п/п	Признак	♂♀ (n=14)			juv (n=1)
		Среднее значение	Минимум	Максимум	
	TL	230.2	171.7	267.6	23.5
	SL	189.4	138.2	242.7	16.7
	W	212.35	155.31	272.82	0.14
			B % SL		B % SL
1	Наибольшая высота тела	32.4	27.9	34.5	24.5
2	Высота тела на уровне окончания анального плавника	9.3	8.4	10.1	9.6
3	Высота хвостового стебля	13.2	12.6	13.7	12.2
4	Преддорсальное расстояние	42.2	41.2	43.5	41.0
5	Постдорсальное расстояние	17.7	16.1	21.3	18.1
6	Антевентральное расстояние	38.2	36.2	39.8	39.9
7	Антеанальное расстояние	68.4	66.5	71.1	63.8
8	Пектоцентрального расстояние	12.6	11.6	13.7	9.6
9	Вентроанальное расстояние	32.6	30.6	34.9	25.5
10	Длина хвостового стебля	15.1	14.0	15.7	18.1
11	Длина основания спинного плавника	49.5	48.7	50.4	44.2
12	Высота спинного плавника	10.3	9.0	11.9	12.8
13	Длина основания анального плавника	19.7	17.8	25.9	18.1
14	Высота анального плавника	9.0	7.9	9.9	12.8
15	Длина грудного плавника	23.2	21.5	24.8	21.3
16	Длина брюшного плавника	16.7	15.4	17.4	14.4
17	Длина верхней лопасти хвостового плавника	26.6	25.6	27.4	28.2
18	Длина нижней лопасти хвостового плавника	24.6	23.9	25.2	23.9
19	Длина головы	33.3	32.8	35.1	31.9
			B % длины головы		B % длины головы
20	Высота головы у затылка	75.6	71.9	80.2	66.7
21	Длина рыла	50.5	46.2	53.6	26.7
22	Длина верхней челюсти	36.7	34.1	41.3	38.3
23	Диаметр глаза	18.3	14.7	21.2	35.0
24	Заглазничное расстояние	40.3	38.6	41.8	40.0
25	Межорбитальное расстояние	25.2	22.4	28.9	27.5

цировать этот вид не только при поимке, но и в ходе подводных наблюдений.

Период поимок и регистраций атлантического землероя в Чёрном море в разные годы продолжался с марта по декабрь и охватывал различные сезоны, в том числе низкотемпературные.

Для средиземноморских популяций этого вида характерна значительная внутривидовая фенотипическая неоднородность [Nammati et al., 2013]. Морфометрические исследования черноморских особей не выя-

вили существенных вариаций большинства пластических признаков для взрослых рыб (таблица), невысокие значения коэффициента вариации свидетельствуют о морфологической однородности популяции. Наибольшей изменчивости были подвержены такие характеристики, как постдорсальное расстояние, длина анального плавника и диаметр глаза. В то же время мальки атлантического землероя значительно отличаются от взрослых особей по внешнему виду и морфологическим характеристикам (таблица; рис. 2б).

У мальков тело уплощённое, но более удлинённое, чем у взрослых особей, профиль лба не крутой. Предкрышка имеет выраженную зазубренность. Тело полупрозрачное, голубоватое, с семью вертикальными светло-коричневыми неявно выраженными полосками.

Сеголетки с TL 25–35 мм были зарегистрированы в сентябре 2018 г. на песчаном мелководье бухты, в 30–50 см над дном они образовывали довольно плотное скопление, в отличие от взрослых рыб, обычно встречающихся поодиночке или в количестве нескольких особей. Молодь не покидала открытых участков и не приближалась вплотную к зарослям морских трав, окружавших песчаный биотоп даже при продолжительных попытках поимки. В последнем случае мальки ложились на песчаное дно, с которым при этом успешно сливались по окраске.

Поскольку линейные и весовые показатели являются одними из наиболее вариабельных черт, для сравнения средиземноморских популяций с черноморской была определена зависимость массы рыб от тотальной длины для 26 экземпляров взрослых рыб и молоди с TL 23.5–267.6 мм. С высоким коэффициентом детерминации (0.96) она выражалась уравнением $W=0.0067 \times TL^{3.2021}$, коэффициенты которого свидетельствуют о более высоких темпах весового роста по сравнению со средиземноморскими популяциями [Kallianiotis et al., 2005; Bolognini et al., 2013]. Размерно-возрастные характеристики особей черноморской популяции совпадали с типичными для различных участков Средиземного моря [Kallianiotis et al., 2005; Osman, 2005], максимальный зарегистрированный возраст составлял 9 лет.

Вид-вселенец, очевидно в настоящее время атлантический землерой активно внедряется в прибрежные биоценозы Чёрного моря. С учётом особенностей биологии, эти рыбы могут составлять пищевую конкуренцию местным видам – султанке, различным видам камбал, некоторым бычковым рыбам, так как основу его питания составляют ракообразные, моллюски, морские черви и другие донные беспозвоночные, добываемые преи-

мущественно из песка. Наблюдения показывают, что молодые особи часто сопровождают других рыб на песчаном дне во время их питания и выхватывают добычу, поднятую теми из грунта. В Средиземном море атлантический землерой является промысловым видом и объектом морской садковой аквакультуры [Yildiz, 2009], в Чёрном море, по устным сообщениям турецких коллег, эксперименты по его выращиванию в садках не проводились. В районе Абхазии входит в состав объектов локального промысла [Гуськов и др., 2017].

Таким образом, резкое увеличение численности и встречаемости атлантического землероя, обнаружение мальков, доказывают наличие не только сезонных либо случайных миграций, но и нереста этого вида в Чёрном море, и, следовательно, его постепенную натурализацию в новой акватории в результате естественного процесса медитерранизации, который вероятно, ускоряется в результате глобальных климатических изменений, выраженных в тенденции повышения температуры поверхностного слоя вод Чёрного моря в зимний период.

Финансирование работы

Исследования выполнены по гранту РФФИ «Динамика и последствия интродукции чужеродных видов рыб и беспозвоночных в биоценозы прибрежной зоны и бухт Севастополя» (№ гос. регистрации 18-44-920016) и, частично, в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у неё нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Первая находка зубана обыкновенного *Dentex dentex* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) возле черноморского берега Крыма // Морской экологический журнал. 2014а. Т. 13. № 3. С. 12.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Фаунистическая ревизия чужеродных видов рыб в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2014б. № 3. С. 2–25.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Кирич М.П. Первая находка землероя атлантического *Lithognathus mormyrus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) в черноморской прибрежной зоне Крыма // Морской экологический журнал. 2013. Т. 12. № 4. С. 96.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Климова Т.Н., Чесалин М.В., Чесалина Т.Л. Рыбы // Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Чёрного морей / Под общей редакцией академика Г.Г. Матишова и к. б. н. А.Р. Болтачева. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. С. 76–113.
- Васильева Е.Д. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 238 с.
- Гуськов Г.Е., Живоглядов А.А., Чепурная Т.А., Шиманская Е.И. Обнаружение атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* в сетных уловах у кавказского побережья Российской Федерации // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 5 // (<http://science-education.ru/ru/article/view?id=26839>). Проверено 04.06.2019.
- Bauchot M.L., Hureau J.C. Sparidae // In: Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean / Eds. Whitehead E., Bauchot P.J.P., Hureau M.L., Nielsen J.C., Tortonese J. Paris: UNESCO, 1986. P. 883–907.
- Bolognini L., Domenichetti F., Grati F., Polidori P., Scarcella G., Fabi G. Weight-Length Relationships for 20 Fish Species in the Adriatic Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013. Vol. 13. No. 3. P. 555–560.
- Engin S., Keskin A.C., Akdemir T., Seyhan D. Occurrence and New Geographical Record of Striped Seabream *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) in the Turkish Coast of Black Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2015. Vol. 15. No. 4. P. 937–940.
- Guchmanidze A., Boltachev A. Notification of First Sighting of Sand Steenbras *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) and Modern Species Diversity of the Family Sparidae at the Georgian and Crimean Black Sea Coasts // Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment. 2017. Vol. 23. No. 1. P. 48–55.
- Hammami I., Bahri-Sfar L., Kaouache M., Grenouillet G., Lek S., Kara M., Hassine O.K.B. Morphological characterization of striped seabream (*Lithognathus mormyrus*, Sparidae) in some Mediterranean lagoons // Cybium. 2013. Vol. 37. No. 1–2. P. 127–139.
- Kallianiotis A., Torre M., Argyri A. Age, growth, mortality, reproduction, and feeding habits of the striped seabream, *Lithognathus mormyrus* (Pisces: Sparidae), in the coastal waters of the Thracian Sea, Greece // Scientia marina. 2005. Vol. 69. No. 3. P. 391–404.
- Karpova E., Boltachev A., Statkevich S., Danylyuk O., Turbanov I. Cryptobenthic Fauna of the Mussel Farm's Collectors // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2015. Vol. 15. P. 511–521.
- Osman A.M. Age and growth of *Lithognathus mormyrus* (Teleostei, Sparidae) in Mediterranean waters off Alexandria, Egypt // Egyptian Journal of Aquatic Research. 2005. Vol. 31. No. 2. P. 274–280.
- Russell B., Carpenter K.E., Pollard D., Mann B.Q., Buxton C.D. *Lithognathus mormyrus* (Электронный документ) // The IUCN Red List of Threatened Species. 2014. // (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T170160A1284573>). Проверено 04.06.2019.
- Stanciu M., Ilie G. *Lithognathus mormyrus*, a new species of Sparidae at the Romanian littoral // Pontus Euxinus, Studii si cercetari CSMN Constanta. 1980. Vol. 1. P. 107–110 (in Romanian).
- Yankova M., Pavlov D., Ivanova P., Karpova E., Boltachev A., Bat L., Oral M., Mgeladze M. Annotated check list of the non-native fish species (Pisces) // Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment. 2013. Vol. 19. No. 2. P. 247–255.
- Yildiz H.Y. Reference biochemical values for three cultured Sparid fish: striped sea bream, *Lithognathus mormyrus*; common dentex, *Dentex dentex*; and gilthead sea bream, *Sparus aurata* // Comp Clin. Pathol. 2009. Vol. 18. P. 23–27.

NATURALIZATION OF STRIPED SEABREAM *LITHOGNATHUS MORMYRUS* (SPARIDAE) IN THE BLACK SEA

© 2020 Karpova E.

Institute of Marine Biological Research of the RAS, Sevastopol, 299011, Russia
e-mail: karpova_je@mail.ru

The morphological and biological characteristics of the striped seabream *Lithognathus mormyrus* of the Black Sea were investigated. The conclusion about the naturalization of this species in the Black Sea as a result of the natural process of mediterrization was made on the basis of numerous finds of adult individuals and juveniles of this species.

Keywords: alien species, mediterrization, ichthyofauna, Black Sea, the Crimea, *Lithognathus mormyrus*.

РАССЕЛЕНИЕ *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. – АНАЛИЗ ПРИЧИН РЕПРОДУКТИВНОГО УСПЕХА

© 2020 Кудрявцева Е.И.^{а, *}, Виноградова Ю.Кир.^а, Витинг К.Б.^а,
Козырева А.М.^а, Нефедова А.Д.^а, Петраш Е.Г.^а, Стукалов А.С.^а,
Шейнова А.Д.^а, Решетникова Н.М.^{б, **}

^а ГБОУ Школа № 179, Москва 125009; Россия

^б Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва 127276; Россия

e-mail: *elena.kudr@gmail.com; ** n.m.reshet@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.10.2019. После доработки 19.02.2020. Принята к публикации 09.05.2020.

В статье обсуждаются причины широкого распространения *Erigeron annuus* в Средней России: особенности его биологии (местообитания, семенная продуктивность, распространение семян) и способность к аллелопатическому влиянию. В опытах использованы следующие показатели для оценки влияния *Erigeron annuus* на другие виды: всхожесть семян, скорость развития, длина подсемядольного колена. Обнаружено, что семена *Erigeron annuus* оказывают ингибирующее влияние на развитие проростков у ряда видов (*Trifolium pratense*, *Raphanus sativus* и *Avena sativa*). Большинство экспериментов, уточняющих влияние *Erigeron annuus*, выполнено на *T. pratense*.

Ключевые слова: *Erigeron annuus*, чужеродные растения, инвазионные растения, развитие семян, аллелопатическое влияние.

Введение

Число инвазионных видов растений растёт в связи с глобализацией современного мира. Нередко чужеродные растения вступают в конкурентные взаимоотношения с местными видами и становятся причиной обеднения биоразнообразия растительных сообществ. Один из возможных механизмов успешного внедрения объясняется аллелопатическими взаимодействиями, когда чужеродное растение тем или иным способом выделяет вещества, которые подавляют или, наоборот, активируют жизнедеятельность растений в локальном фитоценозе. Внедрение чужеродного растения по этому механизму описывает Гипотеза Нового Оружия [Callaway and Ridenour, 2004; Prabhat, 2015; Chen et al., 2017]. Фитотоксическое влияние инвазионных видов было убедительно показано в целом ряде работ [Ni et al., 2012; Novak et al., 2018]. Это влияние может быть вызвано различными химическими веществами и не всегда одинаково негативно сказывается на всех растениях в сообществе [Marinas et al., 2019; Matouskova, 2019; Thiebaut et al., 2019]. Оно может быть связано с разными частями

инвазионного растения [Jurova et al., 2019]. Фитотоксический эффект может проявляться по-разному: влиять на число проросших видов, замедлять развитие или влиять на скорость роста проростков.

В настоящей работе мы показали наличие аллелопатических свойств у семян инвазионного *Erigeron annuus* (L.) Pers. Показано, что его семена распространяются большими группами и оказывают негативное влияние на развитие и скорость роста проростков некоторых двудольных и однодольных растений.

Объект исследования

Объект исследования – *Erigeron annuus* (L.) Pers. (*Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *P. septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel., *Stenactis annua* (L.) Cass.), семейство Asteraceae. Его первичный ареал – восточные территории Северной Америки (США и южная Канада). Интродуцирован в Западную Европу в XVIII в. [Edwards et al., 2006] и распространяется как инвазионное чужеродное растение. *E. annuus*, или мелколепестник однолетний, – триплоидный вид, в большинстве случаев размножающийся апомиктически [Stratton, 1991].

Полиморфный вид, в тенистых местах растение имеет синеватый или фиолетовый оттенок краевых язычковых цветков и городчатый край листа, а на открытых сухих местах – белые краевые язычковые цветки и почти цельнокрайные листья. Растения с белыми цветками в Восточной Европе первоначально относили к близкому диплоидному *Erigeron strigosus* Muhl. ex Willd. [Цвелёв, 2000], но позднее было показано [Виноградова и др., 2010], что они представляют собой лишь формы *E. annuus*. Нами в переходных местообитаниях (на окраинах полей, на обочинах лесных дорог) собраны формы с различными комбинациями «диагностических» признаков: с бледно-фиолетовыми цветками и при этом цельнокрайными листьями, а также с белыми цветками и при этом с городчатыми листьями (МНА – гербарий Главного ботанического сада РАН).

Erigeron annuus является проблемой для Европы уже более двух сотен лет. Он постепенно движется с запада на восток, захватывая всё новые территории. Генетическое разнообразие его популяций в Европе довольно подробно изучено. Несмотря на преобладание апомиксиса, его популяции довольно гетерогенны (в том числе и по фенотипу), что указывает на то, что половое размножение тоже изредка встречается. Однако при продвижении на восток это разнообразие снижается, и один из клонов часто становится доминирующим, это было показано в Литве [Tunaitiene et al., 2014].

Механизм успешного внедрения данного вида в аборигенные сообщества остаётся непонятным. Этот вид однолетний и имеет типичную стратегию эксплерентного рудерального растения – заселяет нарушенные местообитания и должен был бы впоследствии вытесняться аборигенными многолетниками. Однако его численность не снижается при восстановлении растительного покрова и восстановлении нарушенных местообитаний. Заросли *E. annuus* по многу лет сохраняются на «захваченных» им территориях в Европе – Швейцарии [Becker et al., 2005], Литве [Tunaitiene et al., 2014] и на Дальнем Востоке – в Китае [Liu et al., 2008].

Данные о расселении мелколепестника, полученные в Калужской области

В Средней России *E. annuus* впервые зарегистрирован в 1902 г. [Виноградова и др., 2010], а на территории Калужской обл. вид впервые был собран в 1962 г. За 50 лет он широко расселился по всей территории области и освоил различные местообитания. В настоящее время стал наиболее часто встречающимся чужеродным видом региона. Это показано при анализе материалов 2010–2015 гг., собранных на охраняемых или предложенных к охране территориях по всей Калужской обл. Во время полевых работ были составлены полные списки сосудистых растений каждого участка. Всего в анализ включено 267 **ненарушенных** участков территории в разных административных районах. *E. annuus* отмечен на 153 из них, другие чужеродные виды встречаются значительно реже. Расселившийся ранее в XVII в. американский *E. canadensis* L. отмечен на 89 участках, а аборигенный *E. acris* L. – всего на 79. Чаще всего *E. annuus* встречается на открытых местообитаниях: на пойменных лугах, на открытых луговых склонах в долинах рек, на суходольных лугах, на песчаных пустошах, в поймах рек и вне их, был отмечен (но встречался реже и в меньшем числе) на отмелях и прирусловых валах, в тенистых широколиственных лесах, в сосняках. Пока не зарегистрирован только на болотах, в черноольшаниках и сероольшаниках. Частота встреч вида на антропогенных местообитаниях ещё выше.

Необычность внедрения мелколепестника однолетнего в естественные сообщества обращает на себя внимание при сравнении его с близкородственными видами. *E. acris* растёт рассеянно на песках, в сообществах с разреженным травяным покровом, а *E. canadensis* – преимущественно по рудеральным местообитаниям и отмелям, но быстро выпадает при зарастании местообитаний аборигенными видами. Наши наблюдения в Калужской обл. также подтверждают, что *E. annuus* образует обширные заросли на залежах и лугах и не вытесняется местными луговыми растениями.

По нашим наблюдениям в 2015 г., сделанным вместе с Р. Емельяновым и М. Плыкиной,

семена *E. annuus* разносятся не только ветром (анемохорно), как было указано в литературе [Edwards et al., 2006; Виноградова и др., 2010], но также могут цепляться к шерсти зверей. Это позволяет растению распространяться вдоль троп, используемых животными (особенно у кабаньих троп), и появляться под пологом естественных лесов, на лесных полянах, где нет ветра. Например, на территории заповедника «Калужские засеки», где вообще отсутствует антропогенная нагрузка, вид впервые отмечен в 1980-х гг. [Шовкун, Яницкая, 1999] на обочинах дорог, где, по-видимому, встречался изредка. В настоящее время (в 2014–2016 гг.) отмечен нами на 30 из 45 маршрутов по всей территории заповедника и его охранной зоны. Встречается не только по обочинам дорог, но и на полянах, лугах, по склонам, по поймам рек, на спущенных прудах, единично в елово-широколиственном и широколиственном лесах и на опушках лесов разного состава. Очевидно, что семена вида могут также разноситься и цепляясь к одежде людей.

Если анализировать и антропогенные местообитания, то наиболее характерными для этого вида в настоящее время являются залежи, где он аспектирует, причём в течение многих лет. На севере Калужской обл., в Юхновском районе в окрестностях г. Юхнова у д. Городец этот вид наблюдается нами по крайней мере 9 лет. Интересно, что на этих залежах не происходит зарастания листовыми породами и сосной, что наблюдается в других местах региона, где мелколепестник менее обилён.

Изучение аллелопатической активности *Erigeron annuus*

В ряде работ репродуктивный успех *E. annuus* пытаются объяснить его аллелопатической активностью. Однако данные об этом противоречивы. С одной стороны, из него выделен ряд химических веществ, подавляющих развитие некоторых растений. В работе 1980 г. из нескольких видов *Erigeron* (в том числе и *E. annuus*) были выделены производные C10-полиацетилена cis-LE, которые подавляли рост других растений [Kobayashi et al., 1980]. Сделано предположение, что это

и есть аллелопатические вещества. Сложное органическое вещество AC1NST7L выделили из цветков *E. annuus*, и оно тоже продемонстрировало аллелопатические свойства, подавляя прорастание семян салата [Oh et al., 2002]. В работе Д. Шарфи с коллегами [Scharfy et al., 2011] было показано, что *E. annuus*, как и ряд других инвазионных растений, выделяет больше аллелопатических веществ, чем аборигенные виды.

Однако в масштабных полевых исследованиях в северной Швейцарии [Del Fabbro et al., 2014] *E. annuus* аллелопатического влияния через почву не показал. Почву собирали в областях, давно им заросших, и в соседних схожих участках, где он отсутствовал. Далее часть собранной почвы обработали активированным углем (он должен был абсорбировать выделенные растениями в почву вещества), а часть оставили как есть. Полученные образцы почв использовали для проращивания семян целого спектра растений, как местных сообществ, так и полученных из банка семян. Специфического эффекта почвы, на которой прежде рос мелколепестник однолетний, на прорастание семян обнаружено не было.

Возможно, отрицательный результат был получен потому, что учитывалось именно прорастание семян, а не их развитие (см. наши результаты).

В более ранней работе изучалось влияние водного экстракта *E. annuus* на развитие корневых волосков *Lactuca sativa* L. и *Raphanus raphanistroides* Nakai [Park et al., 2011], и выявлен его чёткий ингибирующий эффект. Причём в случае *L. sativa* этот эффект был более выраженным, что говорит о специфическом влиянии каких-то компонентов экстракта. В работе Р. Балисевик с коллегами [Balicevic et al., 2016] был выявлен ингибирующий эффект экстракта сухих листьев и стеблей *E. annuus* на прорастание и развитие семян *L. sativa*. В данном исследовании учитывались длина проростков и корней, вес растений. Сходными свойствами обладал и экстракт *E. canadensis*. В экспериментах по совместному выращиванию *E. annuus* с *Artemisia indica* Willd. и *Ipomoea batatas* (L.) Lam. было показано, что *E. annuus* оказывается более успешным в межвидовой конку-

ренции с этими растениями [Cai et al., 2017]. Их биомасса снижалась в случае, когда они развивались вместе с *E. annuus*, а биомасса его самого – нет. Интересно, что если *E. annuus* был высажен плотной группой, то его подавляющий эффект на *A. indica* и *Ipomoea batatas* оказывался более сильным по сравнению с вариантом эксперимента, при котором растения были посажены на расстоянии друг от друга. Это указывает на возможность усиления специфического влияния со стороны *E. annuus* в группе.

В одной из последних работ, выполненных в Литве [Tunaitiene et al., 2017], показано, что свойства экстрактов *E. annuus* из разных местообитаний различаются. Изучено влияние его экстракта из стабильных и нарушенных биотопов на прорастание и развитие *Sinapis alba* L. (учитывались длины проростков и корней). Обнаружено, что экстракты из мелколепестника, растущего на нарушенных местообитаниях, более ядовиты для других растений, нежели экстракты из особой стабильных местообитаний. Причём это коррелирует с более высокой генетической гетерогенностью *E. annuus* в стабильных биотопах по сравнению с тем же в нарушенных местообитаниях, где в основном распространяется один клон.

Постановка задачи. Семенная продуктивность *Erigeron annuus*

Нами экспериментально проверена гипотеза о том, что *E. annuus* обладает аллелопатическими свойствами, которые позволяют ему успешно удерживаться в биоценозе. Соб-

ственно, идея эта не нова. Но, в отличие от предыдущих исследований, мы решили проверить аллелопатические свойства его семян. Как уже отмечалось, *E. annuus* – апомикт. Он производит огромное количество семян, поскольку имеет более продолжительный период цветения и сроки вегетации, чем другие известные у нас виды этого рода. В Средней России начинает цвести в конце июня и заканчивает в октябре. Все это время созревают новые и новые порции семян. Часто на одном растении соседствуют плодоносящие корзинки, цветки и бутоны одновременно. У чужеродного *E. canadensis* и аборигенного *E. acris* цветение и плодоношение всех корзинок на одном растении происходит быстрее и практически одновременно для всех цветков.

Очевидно, что только незначительная часть семян даёт начало новым растениям. Однако все эти семена оказываются в почве. Механизм осыпания семян у *E. annuus* таков, что они легко облетают вместе с ещё не полностью засохшим околоцветником целой «пачкой», прицепляясь друг к другу (рис. 1 а). Мы предположили, что высокая концентрация семян мелколепестника в одном месте может подавлять прорастание других растений в сообществе и тем самым способствовать закреплению в нём данного вида.

Материалы и методы

Мы использовали следующие показатели для оценки влияния *E. annuus* на другие виды: всхожесть семян, скорость развития проростков, длина подсемядольного колена.

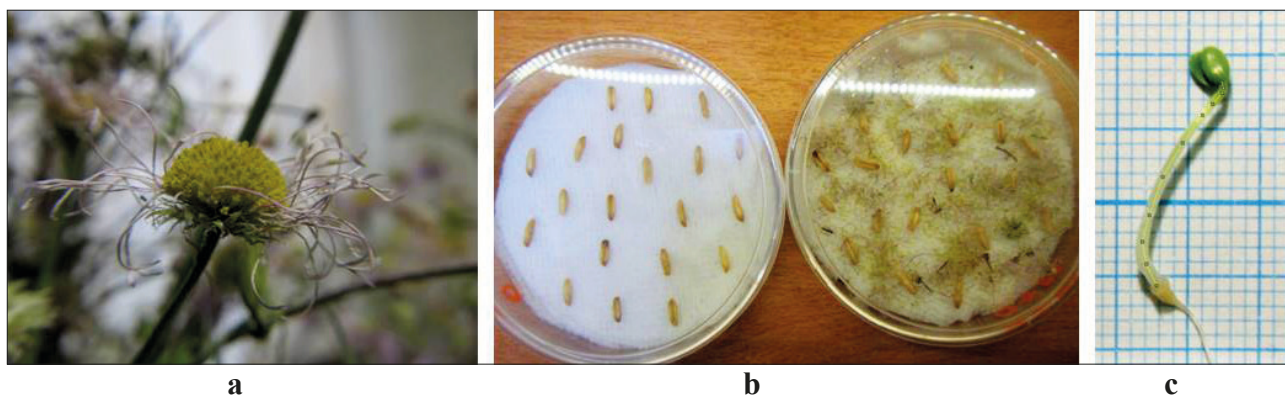


Рис. 1. а – засыхающее соцветие *Erigeron annuus*, готовое к распространению семян; б – Контроль (чашка с семенами *Avena sativa*) и Опыт (чашка с семенами *Avena sativa* и семенами *Erigeron annuus*); в – измерение длины подсемядольного колена *Trifolium pratense* в программе ImageJ.

Семена помещались в чашки Петри или пластиковые контейнеры, на дне которых находилось несколько слоёв влажных салфеток. На контейнер приходилось 18 семян реагирующего растения. Семена влияющего растения добавлялись в избытке. Они покрывали 60–70% поверхности влажной салфетки (рис. 1 б).

Влияющим растением в наших опытах были собранные в природе семена *E. annuus* (Московская обл., Серпуховской р-н, поле в пойме р. Ока). Контрольными влияющими растениями были *Aster salignus* Willd., собранная в Московской обл. (как и *E. annuus*, относится к семейству Asteraceae, также чужеродное для России растение, хотя и менее агрессивное), а также злаковая газонная смесь («газон»). Газонная смесь содержала в себе: *Festuca pratensis* Huds., *Lolium perenne* L., *Lolium multiflorum* Lam., *Poa pratensis* L.

В качестве реагирующих растений выбраны представители разных семейств, хорошо прорастающие при культивировании *in vitro*. Мы использовали коммерческие (а не собранные в природе) семена *Trifolium pratense* L., *Raphanus sativus* L., *Avena sativa* L., *Festuca glacialis* (Miégev ex Hack.) K. Richt. У этих семян первичный корешок наблюдался на

1–2-й день, и к 4–5-му дню проростки имели хорошо развитые семядоли и подсемядольное колено. Также очень быстро прорастали и развивались семена злакового газона. У семян *E. annuus* и *A. salignus*, напротив, первичный корешок был виден только на 5–6-й день. Обычно опыт длился 5–6 дней.

В экспериментах с семенами мы использовали несколько характеристик успешности развития исследуемого растения:

1. Число проросших семян. Фиксировали прорастание семян; определяли число проросших семян данного растения в Опыте и в Контроле.

2. Регистрация стадии развития проростков. Во время опытов ежедневно отмечали стадии развития каждого проростка, оценивая скорость развития. Выделенные нами стадии развития для Однодольных (от 1-й до 5-й). Двудольных (от 1-й до 9-й) можно видеть на рисунке (рис. 2 а, б). Нулевой стадией считалось непроросшее семя.

Далее мы анализировали, сколько растений достигло определённой стадии развития на каждый конкретный день эксперимента. Полученные результаты для Опыта и Контроля сопоставляли.

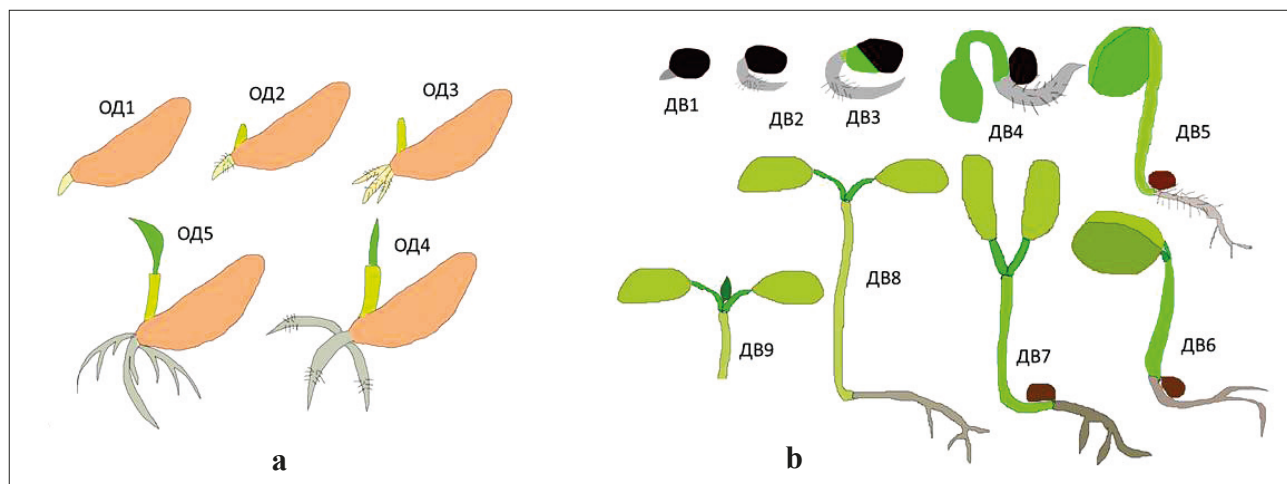


Рис. 2. а – Стадии развития Однодольных (злаки): ОД1 – появляется корень без корневых волосков; ОД2 – появляются корневые волоски и колеоптиль; ОД3 – корень разветвляется, семядоля из колеоптиля ещё не проросла; ОД4 – из колеоптиля показывается семядоля, она ещё закрыта; ОД5 – семядоля раскрывается. **б** – Стадии развития Двудольных: ДВ1 – появляется корень без корневых волосков; ДВ2 – появляются корневые волоски; ДВ3 – прорывается семенная кожура (видны семядоли, которые начали расти), заметно короткое подсемядольное колено; ДВ4 – подсемядольное колено увеличивается в размерах (больше семядоли), но при этом согнуто; ДВ5 – подсемядольное колено распрямляется, но черешки семядолей отсутствуют; ДВ6 – черешки есть, но ещё короткие; ДВ7 – семядоли раскрываются, угол между ними заметно меньше 180°; ДВ8 – семядоли раскрываются полностью; ДВ9 – появляется почка между черешками семядолей.

3. Измерение длины подсемядольного колена. Внутри одной стадии развития растения могут сильно различаться скоростью роста. Для её оценки мы измеряли длину подсемядольного колена. В последний день эксперимента мы раскладывали подопытные растения на миллиметровой бумаге и фотографировали их. Затем мерили длину кривой линии подсемядольного колена в программе ImageJ (рис. 1с).

Сравнение длин подсемядольного колена в Опыте и Контроле проводили с помощью t-критерия Стьюдента для независимых выборок с неравной дисперсией (функция T.Test в программе Excel 10).

Опыт 1. Цель первого эксперимента – выяснить, влияют ли семена и околоцветник *E. annuus* на прорастание семян и развитие проростков других растений, и если влияют, то как: позитивно или негативно.

Реагирующие растения – *Trifolium pratense*, *Raphanus sativus*, *Avena sativa*, *Festuca glacialis*, влияющие – *Erigeron annuus*. В Опыте были использованы контейнеры, в которых семена реагирующих растений помещены с семенами и околоцветником *E. annuus*, в Контроле – контейнеры, в которых были высажены только реагирующие растения. Для сравнения скорости их роста регистрировали стадии развития.

Опыт 2. Цель опыта – выяснить, является ли действие семян *E. annuus* видоспецифичным.

В качестве реагирующего растения мы выбрали *Trifolium pratense*, клевер луговой, так как именно для него (см. результаты первого опыта) был обнаружен чёткий подавляющий эффект семян *E. annuus*, кроме того, *T. pratense* часто встречается в сообществах с последним. Влияющее растение – *E. annuus*. Для Контроля влияющие растения: 1) *Aster salignus* (3 контейнера); 2) Газонная смесь злаков (3 контейнера) и только реагирующее растение (3 контейнера).

Этот эксперимент проводился в двух вариантах. В первом (3 контейнера) – семена *T. pratense* и семена влияющих растений сразу имели прямой контакт – прорастали на одной салфетке, а семена влияющих растений

были помещены под тонкую салфетку, на которой прорастали семена клевера. Через три дня корешок *T. pratense* прорастал через разделяющую салфетку и возникал прямой контакт с семенами влияющего растения. Такое разделение семян салфеткой могло оказать влияние на исход опыта только в том случае, если основное воздействие происходило на первый-второй день. Результаты оказались практически одинаковыми, поэтому мы рассматриваем их как один опыт при обсуждении результатов.

Этот опыт проведён в 3 повторностях.

Опыт 3. Цель опыта – выяснить, обладает ли водный экстракт семян *E. annuus* ингибирующим действием на проростки *T. pratense*.

В предшествующих работах по аллелопатическим свойствам *E. annuus* использовали водный экстракт листьев и стеблей растения [Balicevic et al., 2016; Tunaitiene et al., 2017], поэтому мы предположили, что действующее вещество в наших экспериментах тоже может быть выделено в виде экстракта из семян. Проведены эксперименты с водными экстрактами семян *E. annuus* и *A. salignus*.

Для получения водного экстракта из семян влияющих растений (*E. annuus* и *A. salignus*) их проращивали в отдельном контейнере, при этом поливали с избытком. На следующий день воду из этого контейнера (в которую предположительно могли попасть ингибирующие вещества) добавляли в контейнер, где прорастали семена реагирующего растения (*T. pratense*), и немного поливали влияющее растение снова. Каждый последующий день экстракт влияющего растения использовался только свежим. Контролем в этом опыте служили контейнеры с *T. pratense* и семенами *E. annuus* или *A. salignus*.

Опыт 4. Известно, что ряд растительных гормонов имеет газообразную природу, например, этилен и его производные. Мы предположили, что ингибитор *E. annuus* мог бы быть газообразным.

Семена *T. pratense* и *E. annuus* были разделены пространством в несколько сантиметров. В остальных условиях были прежними. Контейнер герметично закрывался, чтобы не допустить выхода газов. Эксперимент длился

19 дней, и все это время крышка оставалась закрытой. Было 3 контрольных контейнера и 3 опытных.

Опыт 5. Влияние живых свежих побегов *E. annuus* (листья, цветки и бутоны) на развитие *T. pratense*.

Летом 2017 г. мы собрали свежий *E. annuus* в посёлке Городец Калужской обл. Юхновского р-на. По уже описанной схеме мы проверили влияние свежих побегов *E. annuus* на развитие *T. pratense*. В опыте на влажную салфетку были добавлены порезанные ножницами свежие листья *E. annuus* (МКЛ-листья), его цветки и нераспустившиеся бутоны (цветки). В качестве Контроля были взяты семена *T. pratense* без мелколепестника. Кроме того, в качестве дополнительного контроля в данном опыте использовали семена *T. pratense*, растущие на порезанных свежих листьях самого *T. pratense* (Клевер-листья) и на листьях *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (Иван-чай-листья).

Результаты

Результат опыта 1 (рис. 3). Семена *E. annuus* оказывают избирательное ингибирующее влияние на прорастание и развитие некоторых однодольных и двудольных растений.

Raphanus sativus, *Trifolium pratense*, *Avena sativa* в опытных чашках отстают в развитии от тех же растений в контрольных чашках. Семена и околоцветник *E. annuus* влияют на них негативно. *Festuca glacialis*, напротив, в опытной чашке развивается так же, как в контрольной (рис. 3 а). Это видно также на диаграммах стадий развития растений (рис. 3 б).

Результат опыта 2 (рис. 4). Тормозящим влиянием на развитие семян (клевера) обладают семена *E. annuus*, но не других видов (*Aster salignus* или злаков).

1) При сравнении скорости развития *T. pratense* в Контроле и в опыте (регистрация стадий развития) обнаружено, что в присутствии семян *E. annuus* клевер отстаёт в развитии по сравнению со всеми остальными влияющими растениями и Контролем (рис. 4 с). В контейнерах с *E. annuus* большая часть

проростков находится на более ранних стадиях. Отставание в развитии обнаруживается не сразу, в первые 2–3 дня различия *T. pratense* в опыте и Контроле малозаметны, различия проявляются только на 4–5-й день в присутствии семян *E. annuus*. Ни семена *Aster salignus*, ни газонные злаки (прорастающие значительно быстрее *T. pratense*) такого тормозящего действия не оказывают.

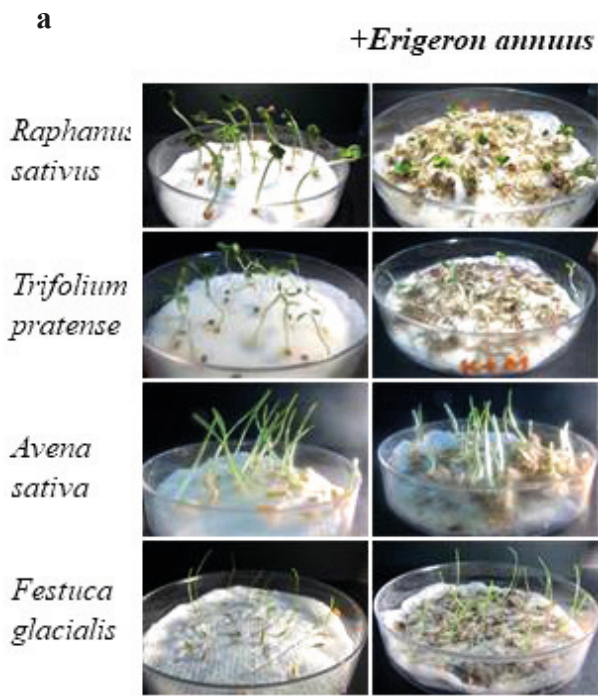
2) Длина подсемядольного колена *T. pratense* на 5-й день данного эксперимента (рис. 4 б) в присутствии семян *E. annuus* была достоверно ниже ($p < 0.05$), чем длина подсемядольного колена клевера в Контроле, или же у экземпляров клевера, прораставших вместе с другими влияющими растениями. Длины подсемядольного колена у *T. pratense* без влияющих растений (в Контроле), а также росшего вместе с *Aster salignus* и со злаками не отличались. Среднее арифметическое длины подсемядольного колена в опыте меньше контрольного приблизительно в 2 раза.

Кроме замедления развития, проростки *T. pratense*, развивающиеся в присутствии семян *E. annuus*, были более изогнутыми (рис. 4 а). Часто они просто оставались лежать на субстрате. Они не вращались в подложку, по-видимому, не развивали корневые волоски. Такие проростки легко вынимались пинцетом, в отличие от контрольных, которые на 5-й день уже невозможно было отделить от салфетки, не повредив корневую систему.

Результат опыта 3 (рис. 5). Водный экстракт семян *E. annuus* не обладает ингибирующим действием на проростки *T. pratense*.

На 5-й (последний) день эксперимента *T. pratense*, поливаемый экстрактом из семян *E. annuus*, не отличался от Контроля ни по скорости развития (по стадиям развития), ни по скорости роста (по длине подсемядольного колена). Схожие результаты были у *T. pratense*, поливаемого экстрактом из семян *Aster salignus*. Однако семена мелколепестника однолетнего в этом опыте ингибировали развитие клевера по всем перечисленным параметрам (рис. 5 а, б, с).

Было высказано предположение, что *E. annuus* выделяет в воду вещества на определённый день. Был поставлен дополни-



тельный эксперимент, в котором каждый опытный контейнер с *T. pratense* 5 дней поливался экстрактом семян *E. annuus* определённого срока выращивания (1-й день, 2-й день, 3-й день, 4-й день). В результате проростки *T. pratense* в Опыте не отличались от Контроля.

Если в экстракте и есть ингибирующее вещество, то, возможно, оно очень нестойко и требует постоянного притока, то есть постоянного присутствия живых семян *E. annuus* поблизости. Или же ингибирование идёт по совсем другому механизму. Вопрос этот остался открытым.

Результат опыта 4 (рис. 6). Семена *E. annuus* не выделяют газообразный ингибитор.

При выращивании *T. pratense* в герметичном контейнере без прямого контакта с семе-

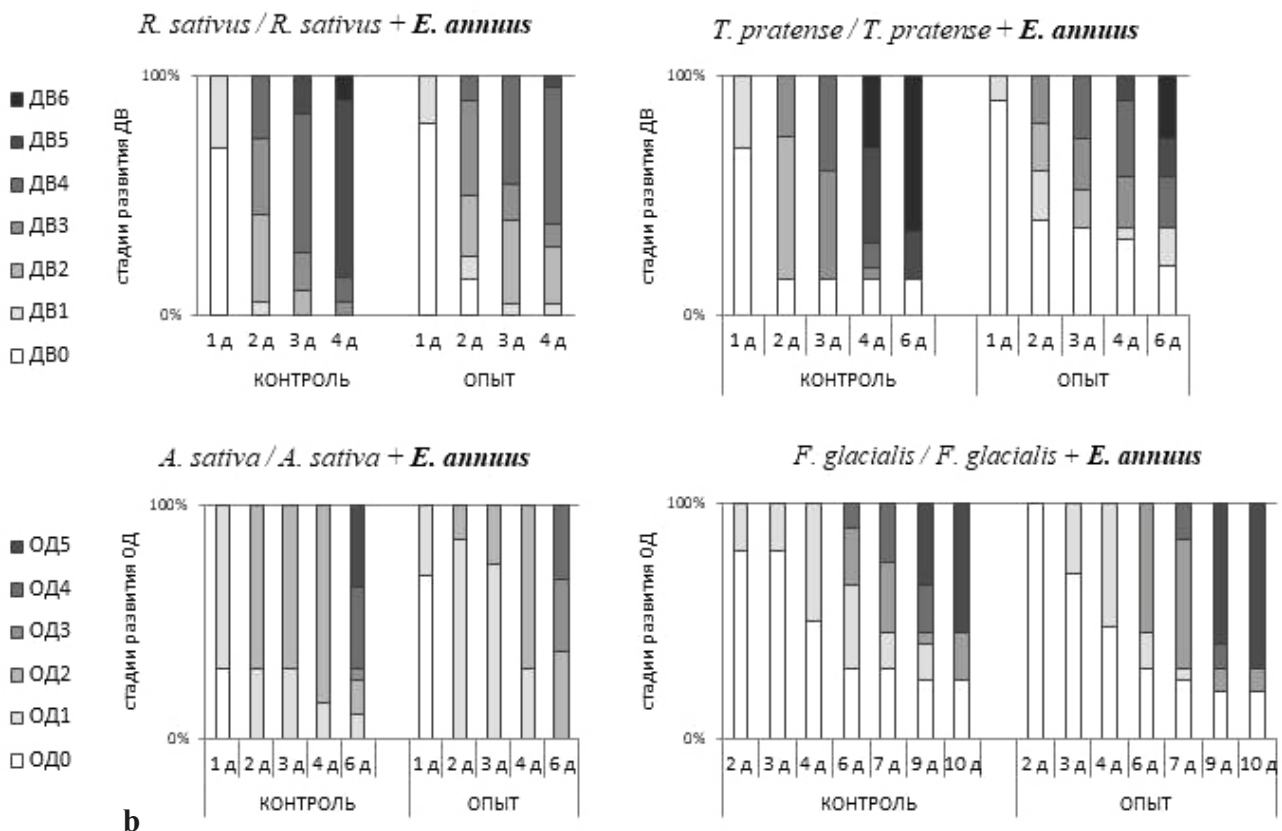
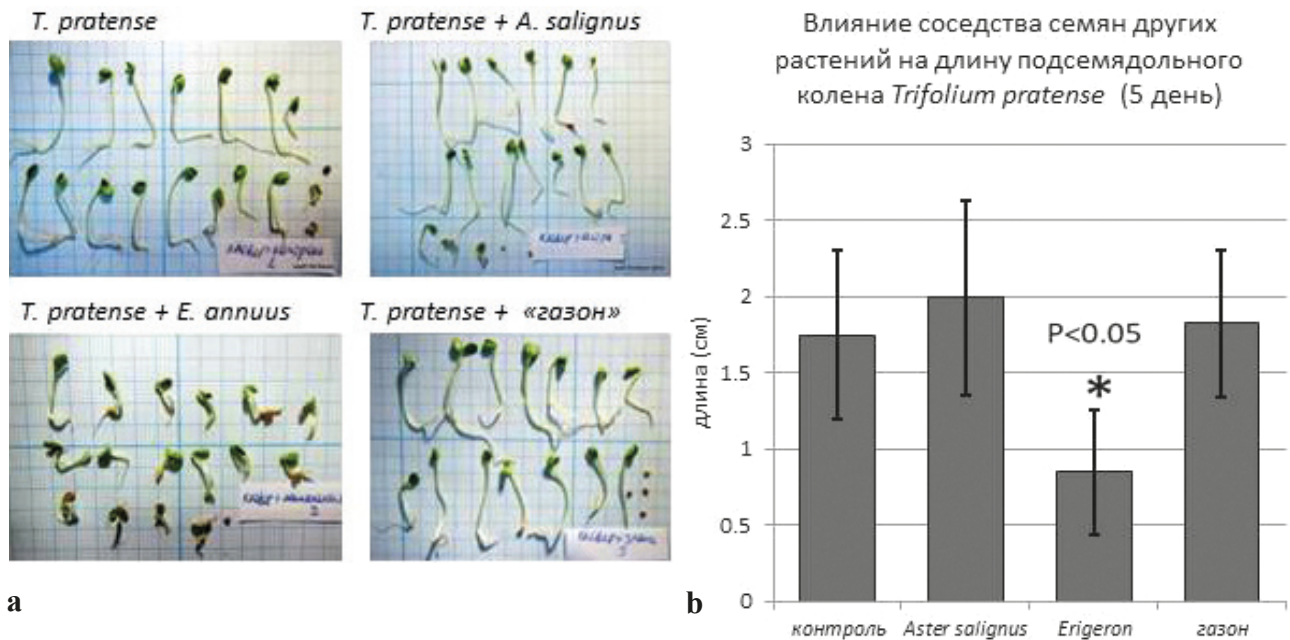


Рис. 3. Выявление влияния семян *Erigeron annuus* на прорастание и развитие семян других растений (*Raphanus sativus*, *Trifolium pratense*, *Avena sativa*, *Festuca glacialis*): **a** – проростки данных растений на 6-й день развития с семенами *E. annuus* (Опыт) и без них (Контроль); **b** – процентное соотношение количества проростков данных растений на разных стадиях развития в Опыте (с семенами *E. annuus*) и в Контроле (без семян *E. annuus*) по дням. По вертикальной оси на гистограммах – процент проросших семян, относящихся к данной стадии, по горизонтальной оси – дни измерения. Стадии развития на них обозначены интенсивностью тона.

нами *E. annuus* и в Опыте, и в Контроле (без мелкопестника) он развивался одинаково. Число проростков на одной и той же стадии развития в Опыте и Контроле достоверно не отличалось. Длины подсемядольного колена

у клевера в контейнерах с семенами *E. annuus* и без них также достоверно не отличались (рис. 6 а, в, с). Гипотеза о газообразном ингибиторе, выделяемом семенами *E. annuus*, не подтвердилась.



Скорость развития *Trifolium pratense* в присутствии семян других растений

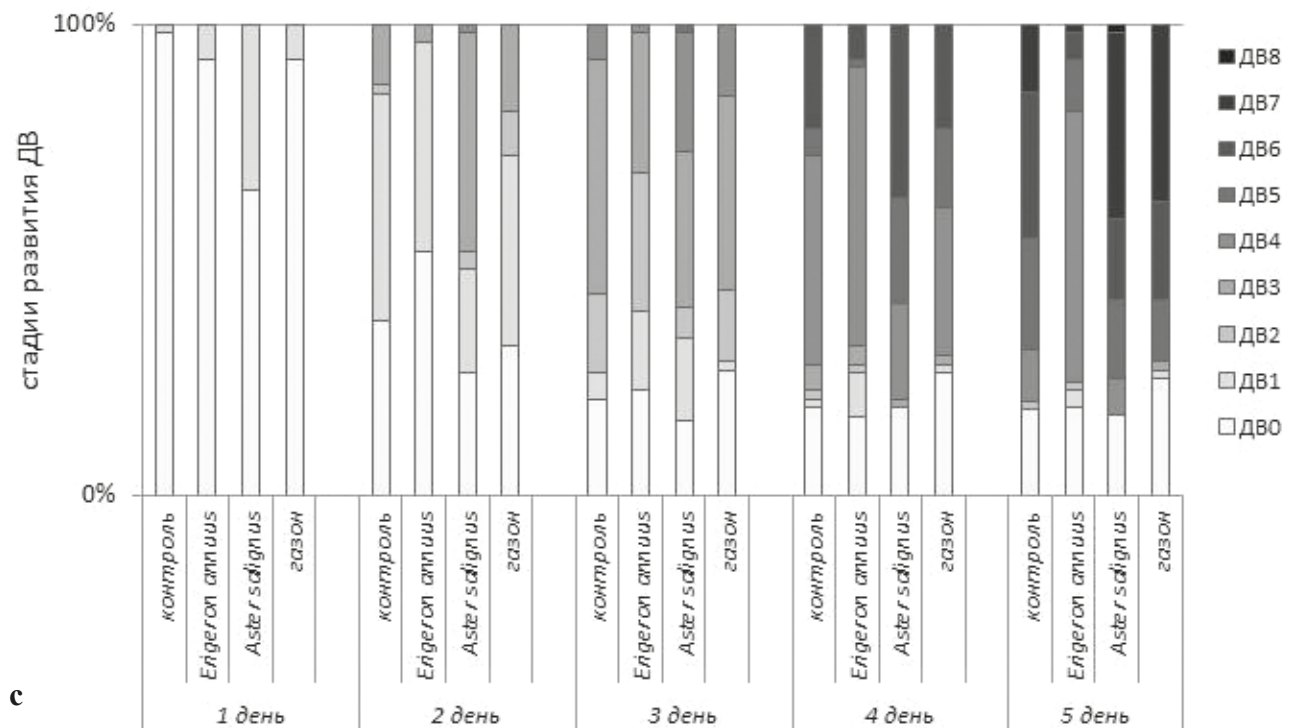


Рис. 4. Влияние семян других растений (*Erigeron annuus*, *Aster salignus*, злаковая газонная смесь – «газон») на развитие проростков *Trifolium pratense*: **а** – фото проростков *T. pratense* на 5-й день развития из Опыта (только семена *T. pratense*) и Контроля (*T. pratense* развивался с семенами других растений); **б** – длина подсемядольного колена *T. pratense* на 5-й день развития в Опыте и в Контроле; **с** – процентное соотношение *T. pratense* на разных стадиях развития в Опыте и в Контроле на 5-й день. Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

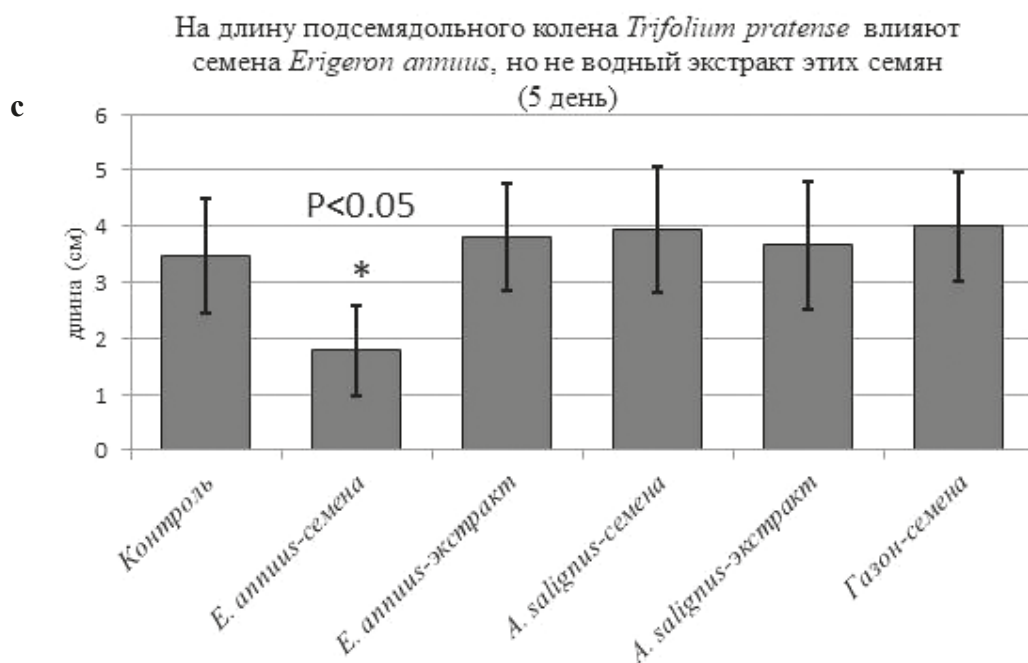
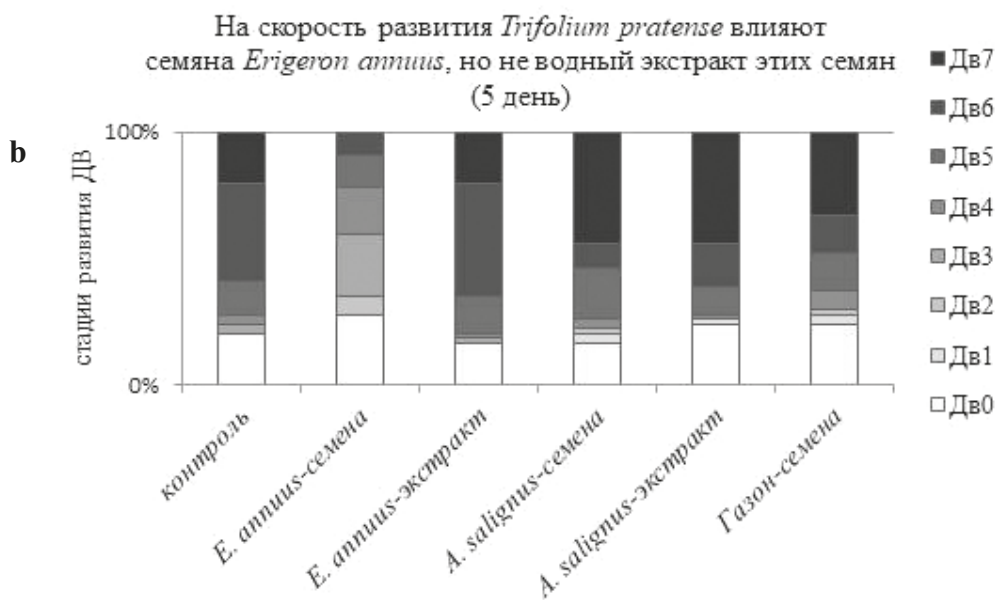
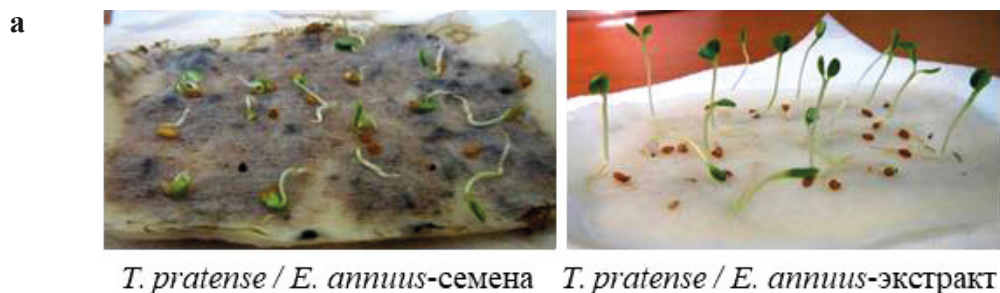


Рис. 5. Семена *Erigeron annuus* влияют на развитие и скорость роста проростков *Trifolium pratense*, а водный экстракт тех же семян – нет: **a** – проростки *T. pratense* с семенами *E. annuus* и проростки *T. pratense*, ежедневно обрабатываемые водным экстрактом семян *E. annuus* (5-й день); **b** – скорость развития *T. pratense* на 5-й день эксперимента с семенами *E. annuus* и с водным экстрактом *E. annuus*, а также с семенами *Aster salignus*, с экстрактом *A. salignus*, с семенами газонной смеси «газон» и в Контроле (без дополнительного добавления семян или экстрактов семян к *T. pratense*); **c** – длина подсемядольного колена проростков *T. pratense* на 5-й день того же эксперимента. Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

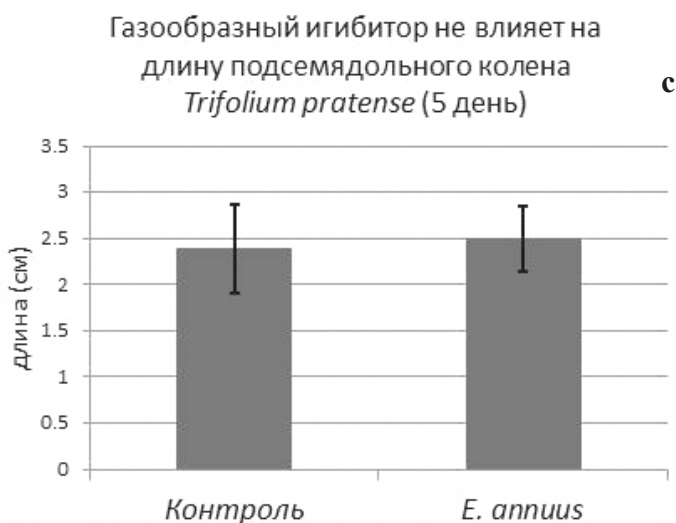
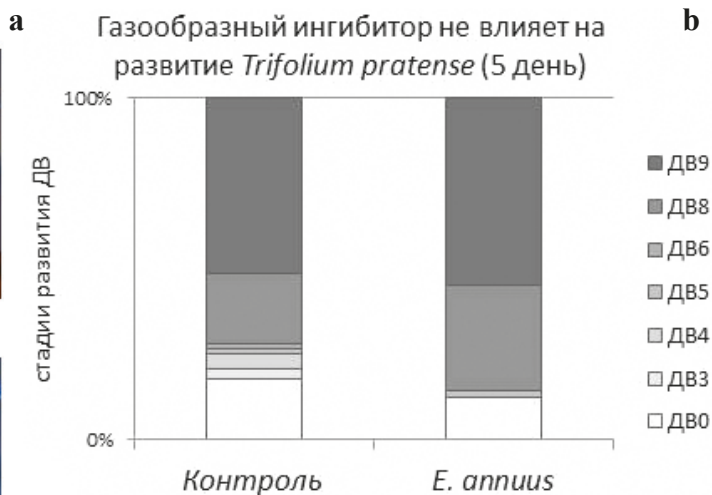
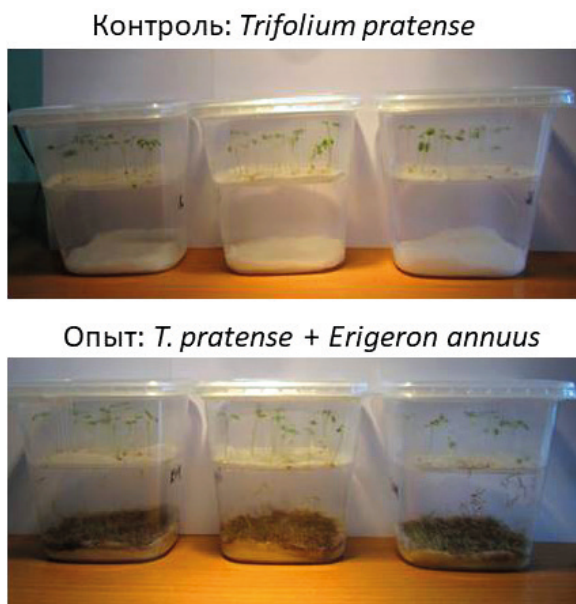


Рис. 6. Выявление гипотетического «газообразного ингибитора», выделяемого семенами *E. annuus*: **a** – Опыт: прорастающие семена *E. annuus* и *T. pratense* помещены в закрытый контейнер, в котором они разделены воздушной прослойкой (*T. pratense* наверху, *E. annuus* внизу). Контроль: только проростки *T. pratense* развиваются в таком же контейнере. **b** – «газообразный ингибитор» не влияет на скорость развития проростков *T. pratense* (процентное соотношение *T. pratense* на разных стадиях развития в опыте и в контроле); **c** – длина подсемядольного колена проростков *T. pratense* в опыте и в контроле. Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

Результат опыта 5. Свежие побеги *E. annuus* (листья, цветки и бутоны) не влияют на развитие проростков *Trifolium pratense* (рис. 7 а, б).

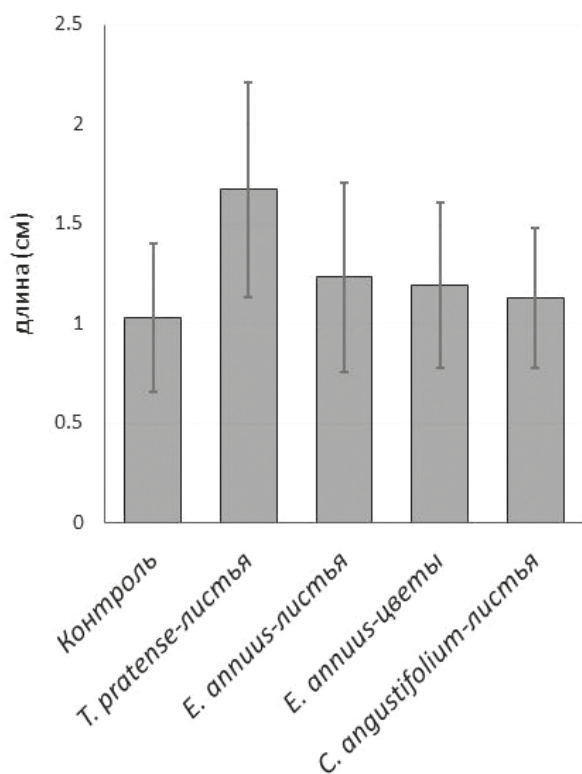
Подсчитано число проростков, достигших определённой стадии развития у *T. pratense* при выращивании вместе со свежими зелёными листьями или цветками *E. annuus*. Их доля достоверно не отличается от таковой в контроле (без *E. annuus*), либо при выращивании со свежими побегами самого клевера, или листьями *Chamaenerion angustifolium*. Длина подсемядольного колена в опыте у проростков клевера в присутствии свежих листьев и цветков *E. annuus* почти не отличается от контроля и от длины подсемядольного колена *T. pratense* в присутствии свежих листьев иван-чая. Примечательно, что достоверным стимулирующим эффектом на рост подсемя-

дольного колена клевера обладали листья самого этого вида.

Результат опыта 6 (рис. 8). Семена *E. annuus* влияют именно на развитие проростков *T. pratense*, но не на прорастание его семян.

В работе Дел Фаббро с соавторами [Del Fabbro et al., 2014] не было обнаружено влияния почвы из-под *E. annuus* на прорастание семян других растений. Мы объединили все данные экспериментов по влиянию семян на *T. pratense* и подсчитали процент непроросших семян относительно всех, участвующих в опыте (использовались данные из опытов первой, второй и третьей серий). При анализе результатов видно, что процент непроросших семян *T. pratense* был примерно одинаковым (15–20%) во всех комбинациях – как в контроле, так и в опыте с *E. annuus*, с *Aster*

а Влияние свежей растительной массы на длину подсемядольного колена *Trifolium pratense* (5 день)



б Влияние свежей растительной массы на скорость развития *Trifolium pratense* (5 день)

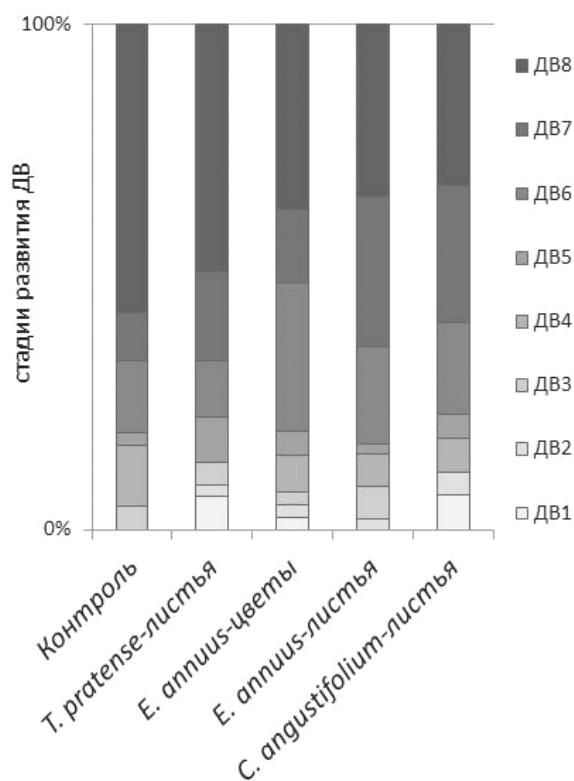


Рис. 7. Свежие листья и цветы *E. annuus* не оказывают подавляющего влияния на рост и развитие проростков *T. pratense*: **а** – скорость роста (длина подсемядольного колена) проростков *T. pratense* на 5-й день; **б** – скорость развития проростков *T. pratense* на 5-й день в том же эксперименте (процентное соотношение проростков *T. pratense* на разных стадиях развития). Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

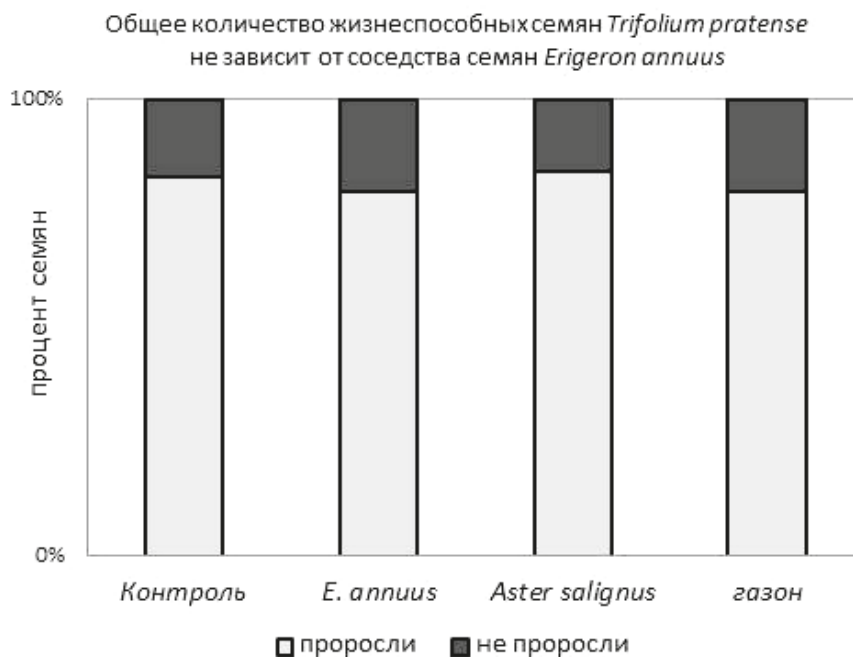


Рис. 8. Семена *Erigeron annuus* не влияют на прорастание семян других растений. На гистограмме – процент проросших и непроросших семян *Trifolium pratense* в Контроле (только *T. pratense*) и в Опыте (с семенами *E. annuus*, с семенами *Aster salignus*, со злаковой газонной смесью «газон»), вычисленный по данным всех экспериментов.

salignus и со злаковой газонной смесью (рис. 8). Всхожесть семян клевера в контейнерах с мелколестником и без него не отличалась, однако через некоторое время он начинал замедлять развитие проростков клевера.

Обсуждение причин репродуктивного успеха *Erigeron annuus*

Будучи однолетником, *E. annuus* тем не менее эффективно видоизменяет сообщества, поэтому механизм его репродуктивного успеха представляет большой практический интерес.

Мы обнаружили, что семена этого мелколестника тормозят развитие проростков ряда растений. По нашим наблюдениям, его семена обычно облетают не поодиночке, а слипаясь в «пачки». Причём вместе с семенами отваливается и подсохший околоцветник.

Учитывая наши данные, можно предположить следующую стратегию распространения данного чужеродного растения: «пачки» семян и околоцветника падают недалеко от материнского растения (которое как однолетник на следующий год уже не вырастает). Некоторые из семян в «пачке» прорастают на следующий год и замещают материнское растение, но большая часть семян и околоцветник создают микросреду, которая тормозит развитие семян других видов, но, видимо, не влияет на развитие самого *E. annuus*. Растительные остатки материнского растения тоже, возможно, содержат аллелопатические вещества, тормозящие рост других видов. В наших опытах свежие растения не оказали влияния на развитие *Trifolium pratense*, однако при использовании экстракта сухих стеблей и листьев мелколестника другие авторы получили данные о подавлении им роста других видов (см. Введение). Этот механизм помогает однолетнему растению закрепиться на захваченной территории, трансформируя растительные сообщества, где оно растёт обильно. Другая часть семян, возможно, менее многочисленная, разлетается или распространяется с помощью животных и имеет шанс внедриться в новое место. Таким образом, *E. annuus* постоянно расширяет свой ареал и осваивает новые местообитания.

Мелколестник однолетний производит очень много семян в течение почти всего лета. Все семена у него – генетические клоны, произошедшие в результате апомиксиса по механизму мейотических диплоспор [Stratton, 1991] и обладающие одинаковыми свойствами. Видимо, в условиях активной инвазии этого вида идёт постоянный отбор на наиболее химически «вооружённые» варианты. На это прямо указывает последняя работа литовских исследователей [Tunaitienė et al., 2017], где показано, что наибольшей аллелопатической активностью обладают семена *E. annuus* с нарушенных местообитаний.

Водный экстракт из прорастающих семян мелколестника не обладал теми же ингибирующими свойствами, что и его семена. Таким образом, вопрос о действующем веществе остаётся открытым. Кроме того, необходимо точно выявить, насколько чувствительны к воздействию *E. annuus* другие виды-эдикаторы растительных сообществ, в первую очередь деревья. Предварительные наблюдения в природе свидетельствуют о том, что залежи, где обильно данный чужеродный вид, меньше зарастают сосной и берёзой.

Выводы

1. *Erigeron annuus* – агрессивный инвазивный вид, широко распространившийся по Средней России. Например, в настоящее время в Калужской обл. он является наиболее часто встречающимся среди всех чужеродных видов, зарегистрированных в регионе.

2. Расселению вида способствуют:

а) эвритопность (способность расти в различных экологических условиях), полиморфизм;

б) способность давать большое количество семян, длительные сроки вегетации и плодоношения (значительно превышающие сроки вегетации и плодоношения близких видов – ранее расселившегося *E. canadensis* и аборигенного *E. acris*);

в) возможность распространения семян как анемохорно (ветром), так и зоохорно (с помощью животных).

3. Сохранению вида в естественных растительных сообществах способствует то,

что он способен аллелопатически влиять на окружающие виды растений с помощью собственных семян, которые производит в большом количестве:

а) смесь семян и околоцветника *E. annuus* подавляет развитие ряда однодольных и двудольных растений: обнаружено, что проростки *Trifolium pratense*, а также культурных *Raphanus sativus* и *Avena sativa* достоверно медленнее развиваются в присутствии семян *E. annuus*. Для *T. pratense* это подтверждено несколькими опытами. Влияния семян мелколепестника однолетнего на развитие чужеродной *Festuca glacialis* обнаружено не было;

б) на развитие семян *T. pratense* и др. влияет именно *E. annuus*. В таких же опытах изученные нами семена злаков и семена *Aster salignus* (Asteraceae) подавляющим действием не обладали;

в) семена *E. annuus* оказывают ингибирующее влияние на развитие проростков других растений, но не на прорастание их семян, что показано на *T. pratense*;

г) вещество, выделяемое семенами *E. annuus*, не сохраняется в экстракте, полученном из прорастающих семян, и не является газообразным. Таким образом, вопрос о действующем веществе остаётся открытым. Возможно, оно очень короткоживущее, или же ингибирование вообще идёт по другому механизму;

д) свежие листья и цветки *E. annuus* не оказывают ингибирующего влияния.

Благодарности

Благодарим сотрудников заповедников «Калужские засеки», «Белогорье» и национального парка «Угра», где мы проводили полевые исследования мелколепестника, а также учеников биокласса школы № 179 г. Москвы, занимавшихся изучением его биологии: Е.М. Гунько, А.В. Демиденко, Р.А. Емельянова, Н.А. Лапину, М.С. Панкина, М.С. Плыкину. Глубоко признательны сотруднику ГБС РАН Ю.К. Виноградовой, обсуждавшей с нами результаты исследований.

Финансирование работы

Работа была выполнена в рамках школьной летней биологической практики школы № 179 г. Москвы. Полевые исследования рас-

пространения мелколепестника однолетнего в Средней России и обсуждение результатов, полученных школьниками, проведены Н.М. Решетниковой в рамках госзадания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№ 19-119080590035-9).

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

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: СПХВА, 2000. 781 с.
- Шовкун М.М., Яницкая Т.О. Сосудистые растения заповедника «Калужские засеки»: Аннотированный список видов / Флора и фауна заповедников. Вып. 77. М., 1999. 52 с.
- Balicevic R., Ravlic M., Kleflin J., Tomic M. Allelopathic activity of plant species from Asteraceae and Polygonaceae family on Lettuce // *Herbologia*. 2016. Vol. 16. No. 1. P. 23–30.
- Becker T., Dietz H., Billeter R., Buschmann H., Edwards P. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps // *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2005. Vol. 7. No. 3. P. 173–183.
- Cai A.-M., He X., Yan R., Xu L., Wang Y.-J., Song Y.-G., Shabbir A., Yan H., He W., Zhang Z.-W. Individual and group-based interspecific competition between alien invasive plant *Erigeron annuus* and two co-existing herbs // *The Journal of Animal & Plant Sciences*. 2017. Vol. 27. No. 5. P. 1629–1636.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Front Ecol. Environ.* 2004. Vol. 2: P. 436–443.
- Chen B.-M., Liao H., Chen W.-B., Hui-Jie W., Shao-Lin P. Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants // *Allelopathy Journal*. 2017. Vol. 41. P. 155–166.
- Del Fabbro C., Güsewell S., Prati D. Allelopathic Effects of Three Plant Invaders on Germination of Native Species: A Field Study // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16. No. 5. P. 1035–1042.
- Edwards P., Frey D., Bailer H., Baltisberger M. Genetic variation in native and invasive populations of *Erigeron*

- annuus* as assessed by RAPD markers // International Journal of Plant Sciences. 2006. Vol. 167. No. 1. P. 93–101.
- Jurova J., Matouskova M., Wajs-Bonikowska A., Danuta K., Renco M., Sedlak V., Gogalova Z., Poracova J., Salamun P., Grulova D.. Potential Phytotoxic Effect of Essential Oil of Non-Native Species *Impatiens parviflora* DC // Plants. 2019. Vol. 8. P. 241. 10.3390/plants8070241.
- Kobayashi A., Morimoto S., Shibata Y., Yamashita K., Numata M. C10-polyacetylenes as allelopathic substances in dominants in early stages of secondary succession // Journal of Chemical Ecology. 1980. Vol. 6. No. 1. P. 119–131.
- Liu J., Peng S., Faivreuillin B., Xu Z., Zhang D., Zhou G. *Erigeron annuus* (L.) Pers., as a green manure for ameliorating soil exposed to acid rain in Southern China // Journal of Soils and Sediments. 2008. Vol. 8. No. 6. P. 452–460.
- Marinas I., Dinu M., Ancuceanu R., Hovaneţ M., Oprea E., Geana I., Lazar V. The phenols content and phytotoxic capacity of various invasive plants // Romanian Biotechnological Letters. 2019. Vol. 23. P. 13887–13899.
- Matouskova M., Jurova J., Grulova D., Wajs-Bonikowska A., Renco M., Sedlak Vi., Poracova J., Gogalova Z., Danuta K. Phytotoxic Effect of Invasive *Heracleum mantegazzianum* Essential Oil on Dicot and Monocot Species // Molecules. 2019. Vol. 24(3). P. 425. doi: 10.3390/molecules24030425.
- Ni G., Zhao P., Huang Q., Hou Y.-P., Zhou C., Cao Q., Peng S. Exploring the Novel Weapons Hypothesis with invasive plant species in China // Allelopathy Journal. 2012. Vol. 29. No. 2. P. 199–214.
- Novak N., Novak M., Baric K., Scepanovic M., Ivic D. Allelopathic potential of segetal and ruderal invasive alien plants // Journal of Central European Agriculture. 2018. Vol. 19. No. 2. P. 408–422.
- Oh H., Lee S., Lee H.-S., Lee D.-H., Lee S.-Y., Chung H.-T., Kim T.-S., Kwon T.-O. Germination inhibitory constituents from *Erigeron annuus* // Phytochemistry. 2002. Vol. 61. No. 2. P. 175–179.
- Park K.A., Shim K.C., Kil J.H., Yea S.H. Allelopathic effects of aqueous extracts from *Eupatorium rugosum* Houtt. and *Erigeron annuus* L. on radicles growth of *Lactuca sativa* and *Raphanus raphanistroides* // Allelopathy Journal. 2011. Vol. 27. No. 1. P. 65–73.
- Prabhat Kumar Rai. What makes the plant invasion possible? Paradigm of invasion mechanisms, theories and attributes // Environmental Skeptics and Critics. 2015. 4(2). P. 36–66.
- Scharfy D., Funk A., Olde Venterink H., Güsewell S. Invasive forbs differ functionally from native graminoids, but are similar to native forbs // New Phytologist. 2011. Vol. 189. No. 3. P. 818–828.
- Stratton D.A. Life history variation within populations of an asexual plant, *Erigeron annuus* (Asteraceae) // American Journal of Botany. 1991. Vol. 78. No. 5. P. 723–728.
- Thiebaut G., Tarayre M., Rodríguez-Pérez H. Allelopathic Effects of Native Versus Invasive Plants on One Major Invader // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 10. P. 854. doi: 10.3389/fpls.2019.00854.
- Tunaitiene V., Patamsyte J., Cesniene T., Kleizaite V., Naugzemys D., Rancelis V., Zvingila D. Genotypic diversity and clonal structure of *Erigeron annuus* (Asteraceae) in Lithuania // Julius-Kühn-Archiv. 2014. No. 443. P. 200–207.
- Tunaitiene V., Patamsyte J., Naugzemys D., Kleizaite V., Cesniene T., Rancelis V., Zvingila D. Genetic and allelopathic differences between populations of daisy fleabane *Erigeron annuus* (L.) Pers. (Asteraceae) from disturbed and stable habitats // Biochemical Systematics and Ecology. 2017. Vol. 70. P. 294–303.

THE SETTLEMENT OF *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. AND ANALYSIS OF THE REASONS FOR REPRODUCTIVE SUCCESS

© 2020 Kudryavtseva E.I.^{a,*}, Vinogradova Yu.Kir.^a, Viting K.B.^a,
Kozyreva A.M.^a, Nefedova A.D.^a, Petrash E.G.^a, Stukalov A.S.^a,
Sheynova A.D.^a, Reshetnikova N.M.^{b,**}

^aThe school № 179 Moscow, 125009; Russia

^bTsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276; Russia

e-mail: *elena.kudr@gmail.com; **n.m.reshet@yandex.ru

The article discusses the reasons for the broad distribution of *Erigeron annuus* in Central Russia: its biology (habitat, seed productivity, seed distribution) and its ability to allelopathic influence. In the experiments, the following indicators were used to assess the effect of *Erigeron annuus* seeds on other species: seed germination, development rate, and length of the sub-cotyledon knee. *Erigeron annuus* seeds have been found to have an inhibitory effect on the development of seedlings in a number of species (*Trifolium pratense*, *Raphanus sativus*, and *Avena sativa*). Most of the experiments clarifying the effect of *Erigeron annuus* were performed on *Trifolium pratense*.

Keywords: *Erigeron annuus*, alien plants, invasive plants, seed development, allelopathic influence.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ КОНХОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖИВОРОДКИ ОБЫКНОВЕННОЙ *VIVIPARUS VIVIPARUS* (L., 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA) В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2020 Кузменкин Д.В.^{а,*}, Яныгина Л.В.^{б,**}

^а Государственный природный заповедник «Тигирекский», 656043, Барнаул, Россия

^б Институт водных и экологических проблем СО РАН, 656038, Барнаул, Россия

e-mail: *kuzmenckin@yandex.ru, **yan_lv@mail.ru

Поступила в редакцию 06.06.2019. После доработки 10.04.2020. Принята к публикации 09.05.2020.

В статье приведены результаты исследования конхологической изменчивости обыкновенной живородки (*Viviparus viviparus* (L., 1758)) – чужеродного для Западной Сибири вида в условиях Новосибирского водохранилища. Выявлено, что на различных участках водохранилища формируются обособленные популяции обыкновенной живородки, различающиеся по пропорциям раковин. Отмечена статистически значимая связь пространственной дифференциации формы раковин живородок и глубины местообитания. Ведущую роль в возникновении морфологических различий могут играть различия температурного режима и обеспеченности пищей на прибрежных и относительно глубоководных участках водохранилища. Отмеченные морфологические изменения у обыкновенной живородки, возникшие за непродолжительное с момента вселения время, свидетельствуют о способности к быстрой адаптации и высоком инвазионном потенциале вида.

Ключевые слова: *Viviparus viviparus*, раковина, морфология, экологические факторы, Новосибирское водохранилище, инвазии.

Введение

Многие виды брюхоногих моллюсков характеризуются высокой генетической изменчивостью и фенотипической пластичностью, что отражается, в том числе, и на высокой изменчивости морфометрических характеристик их раковин. Анализу конхологической изменчивости моллюсков традиционно уделяется особое внимание, что связано, прежде всего, с использованием особенностей строения раковин при таксономической идентификации особей. Значительная внутривидовая изменчивость конхологических признаков создаёт большие проблемы в таксономии моллюсков, приводит к многочисленным ревизиям. Среди пресноводных брюхоногих моллюсков уже проведено значительное число таких ревизий, особенно в отношении представителей семейства Lymnaeidae, для которого только за последние 20 лет предложено несколько различных вариантов системы [Glöer, 2002; Старобогатов и др., 2004; Хохуткин и др., 2009; Aksenova et al., 2018].

Среди факторов, влияющих на морфометрические особенности раковин моллюсков, выделяют генетические, географические и экологические [Vinarski, 2014; Cazenave, Zanatta, 2016]. Выявление особенностей географической изменчивости и определение экологических факторов, влияющих на форму и размер раковин, позволяет повысить точность таксономической идентификации особей. Однако для нативных популяций моллюсков эти факторы сложно разграничить. Обитание чужеродных видов моллюсков в сравнительно небольших по площади водоёмах позволяет пренебречь их географической изменчивостью, а вселение сравнительно небольшого числа особей в изолированный от нативного ареала водоём способствует формированию популяции с небольшим генным пулом. Соответственно, исследование популяций чужеродных моллюсков создаёт предпосылки для оценки роли экологических факторов в проявлении фенотипической изменчивости.

Высокая фенотипическая пластичность признаков строения раковины рассматривается также как один из путей обеспечения приспособляемости к различным условиям, способствующий широкому распространению вида [Paolucci et al., 2014]. В связи с этим изучение изменчивости конхологических характеристик чужеродных видов моллюсков в различных экологических условиях может дать материал для оценки риска дальнейшего распространения таких видов, поскольку помогает выявить уровень их экологической пластичности.

В Западной Сибири одним из чужеродных видов брюхоногих моллюсков является обыкновенная, или речная, живородка *Viviparus viviparus* (L., 1758), вселившаяся в конце 1990-х гг. в Новосибирское вдхр. [Селезнёва, 2005]. За два десятилетия она заселила практически всё водохранилище, за исключением самого верхнего плёса [Yanygina, Vizer, 2020]. Относительная изолированность Обского бассейна, отсутствие общих судоходных каналов с бассейнами других рек, неразвитость межбассейнового транспортного сообщения, а также задокументированные наблюдения за особенностями расселения живородки в Новосибирском вдхр., осуществляемые с 2002 г., позволяют говорить об однократном попадании небольшого числа особей в данный водоём. Значительная площадь распространения этого вида в настоящее время, а также существенные различия условий формирования зооценозов на многих участках делают Новосибирское вдхр. удобным модельным объектом для оценки влияния некоторых экологических факторов на формирование раковин моллюсков.

Материалы и методы

В работе использована коллекция моллюсков, собранная сотрудниками Института водных и экологических проблем СО РАН, а также дополнительные сборы авторов. Отбор проб осуществляли по общепринятым гидробиологическим методикам с использованием дночерпателя Петерсена с площадью захвата 1/40 м² [Методика..., 1975]. При отборе проб в каждой точке измеряли глубину, темпера-

туру воды, прозрачность, а также оценивали характер грунта.

Промеры раковин выполняли по стандартной схеме (высота раковины, ширина раковины, высота завитка, высота последнего оборота, высота устья, ширина устья) [Старобогатов и др., 2004] с помощью штангенциркуля (крупные особи) или окуляр-микрометра на микроскопе МБС-10 (мелкие особи) с точностью до 0.1 мм. Возраст моллюсков определяли по линиям зимних остановок роста на раковине и крышечке [Бёрезкина, Аракелова, 2010]. Общий объем материала составил 1035 экземпляров живородки, отобранных с 10 станций в период с 2010 по 2014 г. (рис. 1).

Пробы зообентоса отбирали ежегодно на одних и тех же станциях, которые имели следующие географические координаты:

№ 1	54°08'42.7" N	81°36'37.7" E
№ 2	54°08'40.1" N	81°36'56.1" E
№ 3	54°08'46.4" N	81°37'32.7" E
№ 4	54°19'48.9" N	81°56'11.5" E
№ 5	54°20'38.2" N	81°55'53.5" E
№ 6	54°21'08.9" N	81°55'16.7" E
№ 7	54°33'44.5" N	82°33'17.5" E
№ 8	54°47'16.5" N	83°04'22.9" E
№ 9	54°33'41.44" N	82°20'59.06" E
№ 10	54°50'06.38" N	83°02'55.48" E



Рис. 1. Расположение и номера станций отбора проб макрозообентоса в пределах Новосибирского водохранилища.

Таблица 1. Объём выборок живородки с разных станций, разных лет сбора и участков с разными условиями*

Группирующий показатель		Количество экземпляров по размерным группам					Всего
		≤ 10.0 мм	10.1–15.0 мм	15.1–20.0 мм	20.1–25.0 мм	>25.0 мм	
Станция	1	4	34	14	–	–	52
	2	–	2	1	2	3	8
	3	7	15	23	20	74	139
	4	7	3	44	14	4	72
	5	5	13	111	13	–	142
	6	6	16	78	28	5	133
	7	–	2	13	4	4	23
	8	7	30	63	3	2	105
	9	–	1	12	15	23	51
	10	147	25	23	33	82	310
Год отбора	2010	7	18	86	30	35	176
	2011	169	72	112	58	106	517
	2012	–	7	38	27	32	104
	2013	7	43	126	9	10	195
	2014	–	2	17	8	16	43
Глубина, м	<1	151	60	49	48	105	413
	1–3	7	33	98	13	36	187
	3–5	5	16	125	26	13	185
	5–7	14	16	43	23	42	138
	7–11	6	15	69	18	2	110
Прозрачность, м	<0.5	7	16	34	28	79	164
	0.5–1.0	22	95	276	61	34	488
	1.1–1.5	154	27	40	38	83	342
	>1.5	–	2	34	1	2	39
Тип грунта	ил	26	65	256	60	73	480
	песч.-ил.	6	15	70	25	8	124
	песок	147	26	44	43	116	376
	камни	4	34	14	–	1	53

* Заливкой обозначены выборки, не включённые в анализ по соответствующему показателю в связи с сильными различиями в количестве экземпляров.

На основе промеров для каждой особи были рассчитаны морфометрические индексы раковины, традиционно используемые при изучении морфологии брюхоногих моллюсков: отношения ширины раковины к высоте раковины (ШР/ВР), высоты завитка к высоте раковины (ВЗ/ВР), высоты устья к вы-

соте раковины (ВУ/ВР), высоты последнего оборота к высоте раковины (ВПО/ВР), ширины устья к высоте устья (ШУ/ВУ).

Обработка данных выполнена в программе Statistica 8 с применением методик однофакторного дисперсионного (ANOVA) и канонического анализа. Перед выполнением

многомерного анализа исходные значения промеров и морфометрических индексов для получения независимых переменных обрабатывали методом главных компонент.

Поскольку для живородки характерен аллометрический рост раковины, для объективной оценки межпопуляционных морфологических различий необходимо сравнивать особей из разных биотопов, принадлежащих одной размерной группе. Для этой цели весь материал был разбит на размерные группы с высотой раковины: ≤ 10.0 мм; 10.1–15.0; 15.1–20.0; 20.1–25.0; >25.0 мм. Анализ проводили отдельно по каждой размерной группе моллюсков, сравнивая между собой выборки, различающиеся по расположению станции отбора проб, годам отбора, глубине, прозрачности, характеру грунта (табл. 1).

Результаты

В течение периода исследования в популяциях живородки отмечены особи с высотой раковины от 4.9 до 40.8 мм и числом оборотов от 2.8 до 5.8. Это соответствует известным из литературы [Жадин, 1952; Анистратенко, Анистратенко, 2001; Берёзкина, Араkelова, 2010] минимальным (при отрождении) и максимальным размерам раковины. В большинстве случаев численно преобладали особи размером около 20 мм (что примерно соответствует возрастной группе 1+). Моллюски с высотой раковины более 30 мм на большинстве станций были представлены единичными экземплярами.

Наибольшая численность живородки (до 1676 экз./м²) отмечена на среднем (станции 1, 6) и нижнем (станция 10) участках водохранилища в годы со средним уровнем водности (2011, 2015, 2016). В экстремально маловодный 2012 и экстремально многоводный 2014 гг. численность живородки была низка на всех станциях, что может быть связано как с гибелью моллюсков на обсыхающих мелководьях, так и с их сносом при передислокации грунтов.

Глубины, на которых были отобраны живородки, составляли от 0.3 до 11 м. Наибольшее количество материала отобрано с глубин около 1 м. Прозрачность воды в местах отбо-

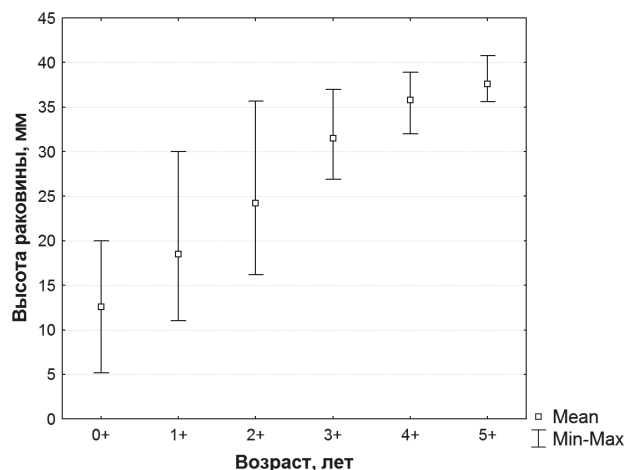


Рис. 2. Высота раковины у разных возрастных групп живородки (вся выборка, n=1035 экз.).

ра проб изменялась от 0.35 до 2.2 м. Наиболее характерной была прозрачность от 0.5 до 1 м. Живородки были отмечены на всех типах грунтов (чаще всего они встречались на илистых грунтах, реже всего – на каменистых).

На рисунке 2 представлен размерно-возрастной спектр изученной нами обобщенной выборки *V. viviparus* из Новосибирского вдхр. Возрастные группы от 0+ до 2+ имеют большой разброс значений размеров раковины, связанный с растянутыми сроками появления молоди (с мая по сентябрь, по нашим наблюдениям). При этом максимальные темпы роста отмечены у моллюсков первого и второго года жизни (0+ и 1+).

В результате классификации промеров и морфометрических индексов были выделены две главные компоненты (ГК), которые для разных размерных групп охватывали 70–90% общей дисперсии. ГК1 включала параметры, характеризующие размеры моллюсков, и морфометрические индексы, рассчитанные с использованием высоты раковины. В ГК2 вошёл только один показатель – отношение ширины устья к высоте устья, характеризующий форму оборота (табл. 2).

Далее для канонического анализа были использованы значения выделенных двух главных компонент для каждого наблюдения. Результаты анализа показывают обособленность выборок с прибрежных и глубоководных участков водохранилища, особенно заметную на молодых экземплярах.

Таблица 2. Значения факторных нагрузок для первых трёх главных компонент (ГК) при анализе всей изученной выборки раковин живородки методом главных компонент

Параметры	ГК 1	ГК 2	ГК 3
Высота раковины, мм	0.986942	0.121313	0.082676
Ширина раковины, мм	0.956858	0.190322	0.193057
Высота завитка, мм	0.985332	0.088897	0.028797
Высота последнего оборота, мм	0.972333	0.159645	0.146919
Высота устья, мм	0.950473	0.262717	0.138011
Ширина устья, мм	0.969554	0.072826	0.210878
ШР/ВР	-0.839680	0.212554	0.362762
ВЗ/ВР	0.911761	-0.042625	-0.153875
ВПО/ВР	-0.810609	0.190008	0.340944
ВУ/ВР	-0.860121	0.407398	0.124111
ШУ/ВУ	0.155824	-0.918985	0.351924

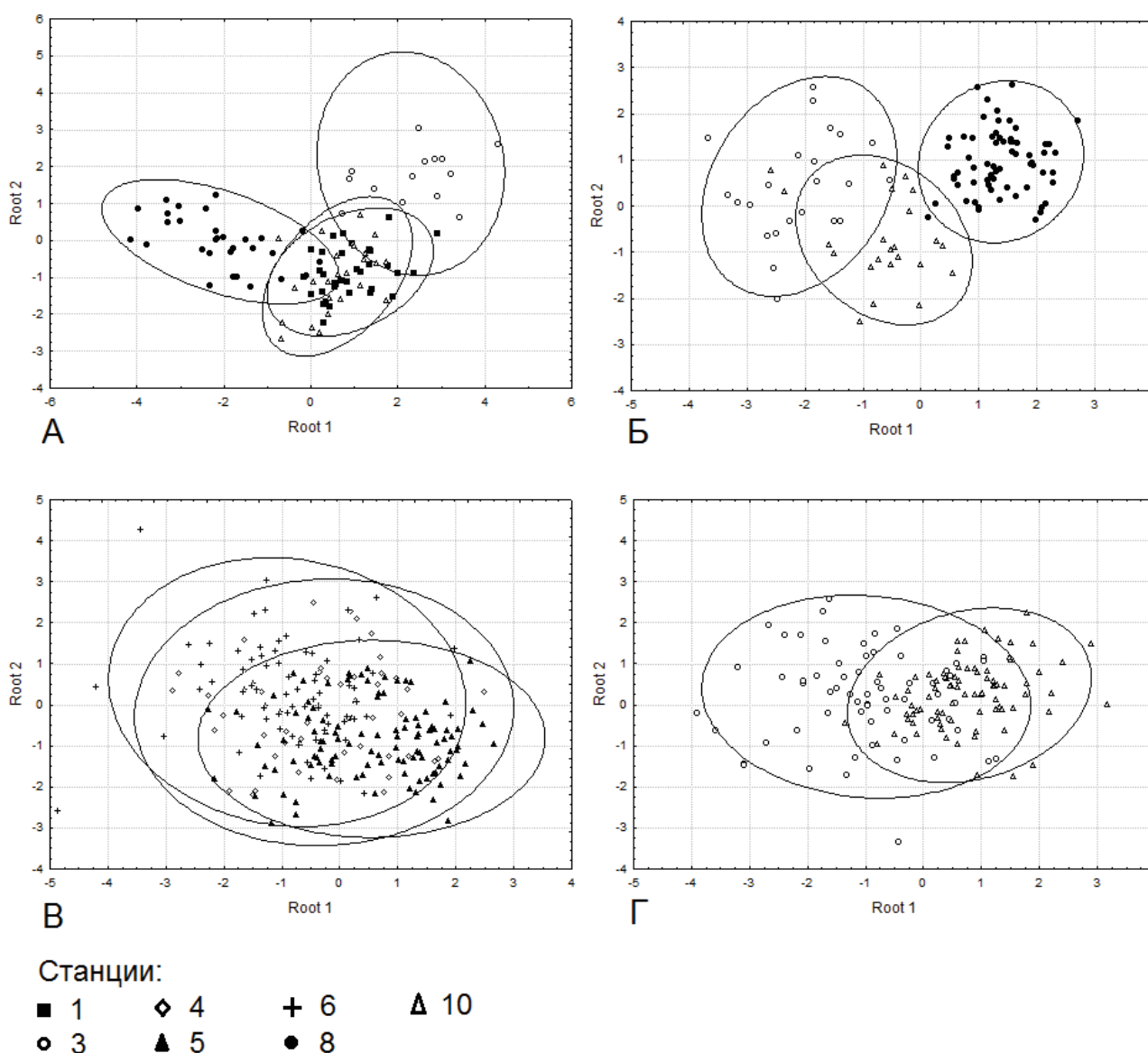


Рис. 3. Диаграммы рассеяния канонических значений в пространстве главных дискриминирующих корней при анализе морфометрических характеристик раковин живородки на различных участках Новосибирского водохранилища. А – группа с ВР 10.1–15.0 мм (станции 1, 3, 8, 10); Б – группа с ВР 15.1–20.0 мм (станции 3, 8, 10); В – группа с ВР 15.1–20.0 мм (станции 4, 5, 6); Г – группа с ВР >25.0 мм (станции 3, 10).

На рисунке 3 в качестве примеров представлены результаты канонического анализа пространственной (между разными участками водохранилища) изменчивости по некоторым наиболее крупным выборкам. Раковины живородок, отобранных на участках со сходными условиями (станции 1 и 10 – зарастающая литораль; станции 4, 5 и 6 – русловая часть водохранилища со средними глубинами), практически не отличаются между собой по пропорциям (рис. 3 А, В). В то же время при сравнении выборок с участков с различными условиями (например, станция 3 – самая глубоководная и станции 8, 10 – мелководья) обнаруживаются заметные различия, которые можно проследить на нескольких размерных группах (рис. 3 А, Б, Г). Среди моллюсков, отобранных на мелководных участках, достаточно сильно обособлена выборка со станции 8 в Бердском заливе в нижней части водохранилища (рис. 3 А, Б.). По гидрохимическим данным [Многолетняя динамика..., 2014] Бердский залив – наиболее загрязнённый участок водохранилища, характеризующийся повышенным по сравнению с другими зонами водоёма содержанием органических и биогенных веществ, что, по-видимому, влияет на рост раковины моллюсков.

Анализ межгодовых различий морфометрических характеристик раковин был выполнен для станции 3, для которой удалось сформировать наиболее представительную выборку, собранную в разные годы (группа с высотой раковины более 25.0 мм). Значительный временной охват (2010–2014 гг.) исключает формирование выборки из особей одной генерации. По результатам канонического анализа выявлено, что межгодовые различия незначительны и недостоверны (рис. 4). Стабильность конхологических характеристик во времени была отмечена и при исследовании живородок, собранных в разные годы в одних и тех же биотопах в водоёмах в пределах естественного ареала [Жадин, 1928; Хлус, Хлус, 2015].

Для выявления экологических факторов, влияющих на пропорции раковин живородки, дополнительно были сформированы выборки, различающиеся по глубине, прозрачности и характеру грунта в точке отбора. Среди исследованных факторов статистически значимые различия морфометрических индексов раковин отмечены только для выборок, отобранных на разных глубинах. Обнаружено, что раковины живородки из местообитаний с большей глубиной, как правило, более низкие

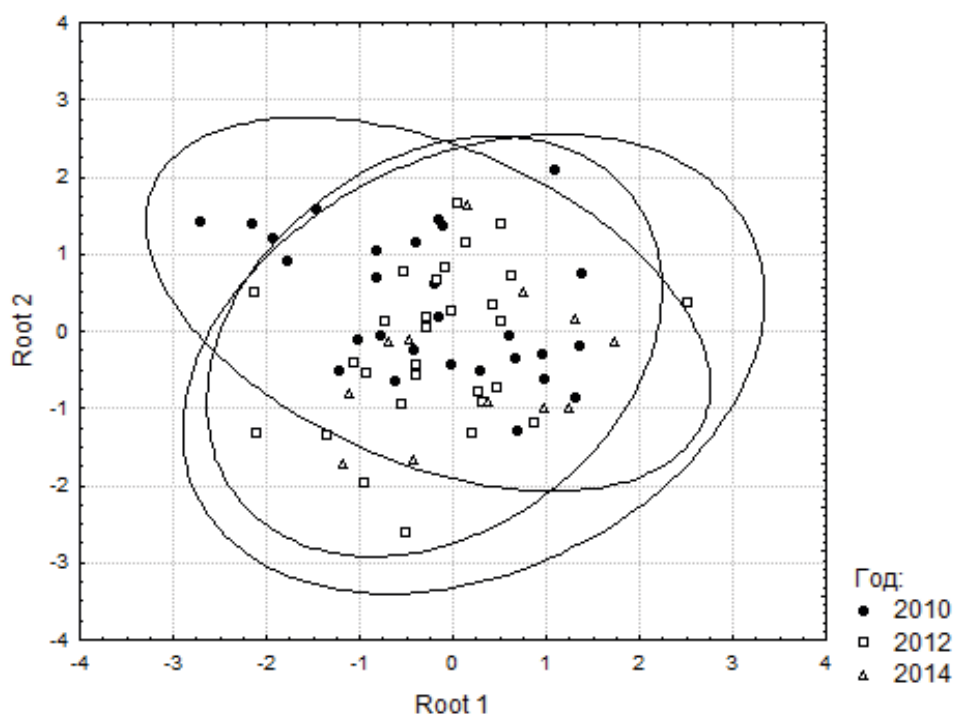


Рис. 4. Диаграмма рассеяния канонических значений в пространстве главных дискриминирующих корней при анализе морфометрических характеристик раковин живородки разных лет сбора (группа с ВР > 25.0 мм, станция 3).

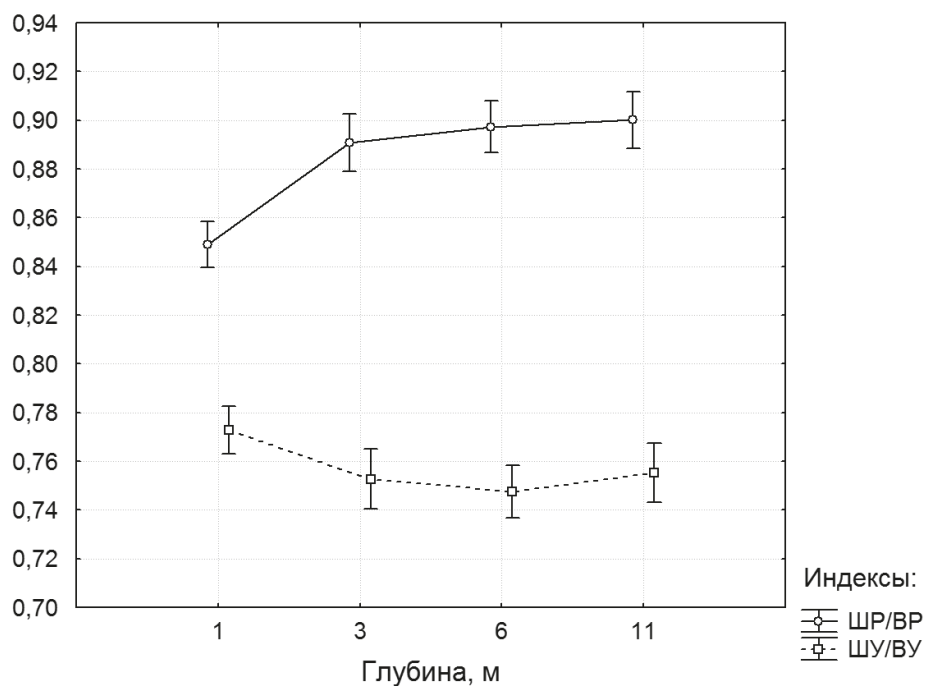


Рис. 5. Связь некоторых морфометрических индексов раковины живородки обыкновенной с глубиной местообитания (группа с ВР 15.1–20 мм).

и широкие, чем на прибрежных участках. В качестве примера на рисунке 5 показана связь пропорций раковины с глубиной местообитания у размерной группы 15.1–20.0 мм (для этой группы имелись наиболее крупные и сравнимые по объёму выборки с различных глубин). Статистически значимо с глубиной местообитания связаны индексы: ШР/ВР ($F = 22.4$; $p < 0.001$) и ШУ/ВУ ($F = 4.5$; $p = 0.004$).

Обсуждение

Влиянию различных экологических факторов на морфометрические особенности раковин моллюсков посвящено значительное число исследований, выполненных как на пресноводных, так и на морских видах, как на двустворчатых, так и различных семействах брюхоногих моллюсков. Среди факторов, влияющих на форму раковины, называют тип водоёма (река, озеро, пруд), тип субстрата, скорость течения, температуру воды, гидрохимические характеристики и трофические условия в водоёме [Chiu et al., 2002; Caill-Milly et al., 2012; Paolucci et al., 2014; Cazenave, Zanatta, 2016].

У обыкновенной живородки в естественном ареале отмечено наличие нескольких

морфологических вариаций, населяющих различные биотопы в системе: река – затон – пойменное озеро. Так, в бассейне Оки живородки речной морфы отличаются меньшими размерами по сравнению с обитающими в пойменных озёрах, при этом они имеют наиболее стройную раковину [Жадин, 1928]. Для бассейна Днепра было продемонстрировано [Мирошниченко, 1958], что речная и озёрная морфы *Viviparus viviparus* разнокачественны также и биологически: плодовитость обитающих в реке выше, чем у тех, которые обитают в пойменных озёрах.

Ю.С. Рябцевой [2013, 2014] установлены различия в размерах и пропорциях раковины *V. viviparus* для разных водоёмов в пределах Украины. Живородки из малой реки Буча (Киевская обл.) характеризовались меньшими размерами при одинаковом количестве оборотов, чем моллюски того же вида из крупной реки Южный Буг (Николаевская обл.). Однако морфометрические характеристики эмбриональной раковины моллюсков из этих популяций не отличались. Это может косвенно свидетельствовать о ведущей роли условий конкретного местообитания в появлении морфологических различий.

Увеличению морфологической пластичности моллюсков способствует обитание в водоёмах с высоким пространственно-временным разнообразием условий среды обитания [Solas et al., 2013]. Новосибирское водохранилище – крупный и разнообразный по условиям среды обитания водоём. Основными факторами, имеющими наибольшую пространственную неоднородность в пределах водохранилища, являются глубина, температурный режим, гидрологические особенности, обилие макрофитов.

Одним из факторов морфологической дифференциации раковин живородок в Новосибирском вдхр. является глубина обитания моллюсков. На более глубоких участках водохранилища раковины *V. viviparus* шире и ниже, чем на прибрежных участках. Менее вытянутые раковины формируются у вивипарид с более низкой скоростью роста [Chiu et al., 2002]. Основной причиной снижения скорости роста являются неблагоприятные условия обитания моллюсков, в том числе недостаток трофических ресурсов, низкая температура воды, низкая концентрация кальция в воде. Формирование менее вытянутых раковин при неблагоприятных условиях среды ранее было отмечено как у пресноводных моллюсков, например, вивипарид *Cipangopaludina chinensis* [Chiu et al., 2002], так и у морских, например, *Ruditapes philippinarum* [Caill-Milly et al., 2012].

Наибольшая глубина, на которой отмечены живородки, составляет 11 м. На такой глубине температурный режим уже заметно отличается от такового на мелководьях. Например, в период отбора проб (в июле) температура воды на мелководьях в заливах водохранилища достигала 25 °С, а в те же даты на глубинах более 5 м она составляла 18.8–20.4 °С. Различия температурного режима важны для пойкилотермных организмов, к которым относятся брюхоногие моллюски, и могут приводить к различиям в скорости роста, что уже и было отмечено у живородок Новосибирского вдхр. [Кузменкин, 2014].

Другой возможный фактор возникновения межпопуляционных различий морфометрических показателей у живородок Новосибирского вдхр. – различия в обеспеченности

пищей. Показано, что содержание изотопов ^{13}C и ^{15}N в мышцах этого моллюска существенно отличается на отдельных участках водохранилища, что может косвенно свидетельствовать о различиях ассимилированной моллюсками пищи [Яныгина, Волгина, 2019]. Основным видом пищи для обыкновенной живородки служит детрит (бактериальный и водорослевый) [Цихон-Луканина, 1987]. Его наличие в достаточном количестве считается условием развития популяций данного вида. В работе по живородкам бассейна Днепра [Мирошниченко, 1958] различия в пропорциях раковины и плодовитости речной и озёрной морф связываются именно с различием условий питания моллюсков – в р. Днепр, по наблюдениям автора, обеспеченность бактериальным детритом выше, чем в пойменных озёрах.

Для среднего участка Новосибирского вдхр., характеризующегося наиболее высокими значениями численности и биомассы *V. viviparus*, характерны минимальные значения уровня развития фитопланктона (по содержанию хлорофилла а), что связано с перестройкой речного фитопланктонного комплекса видов на озёрный [Котовщиков, Яныгина, 2018]. Возможно, в условиях литорали в данной части водохранилища живородки интенсивнее потребляют остатки макрофитов.

Ещё одним фактором, способствующим формированию более коротких и широких раковин, являются илистые грунты. Считается, что широким раковинам проще удержаться на поверхности рыхлых донных отложений [Caill-Milly et al., 2012]. Однако для живородок, обитающих в Новосибирском вдхр., нами не отмечено статистически значимых различий формы раковины на разнообразных грунтах.

Гидрохимический режим разных участков Новосибирского вдхр., вероятнее всего, не является ведущим фактором наблюдаемых различий формы раковин живородок. Особенности гидрохимического режима в водохранилище определяются преимущественно динамикой поступления веществ с притоком р. Обь. Различные участки водохранилища характеризуются значительной сезонной изменчивостью гидрохимических показателей

при слабо выраженных межгодовых и пространственных (между участками) различиях [Многолетняя динамика..., 2014]. Лишь воды Бердского залива отличаются несколько повышенной концентрацией биогенов. Учитывая длительные (4–5 лет) жизненные циклы *V. viviparus*, можно предположить, что моллюски обитают в широком диапазоне гидрохимических условий. При этом значения гидрохимических показателей, как правило, не выходят за границы оптимального для данного вида уровня [Яныгина, 2011].

Формированию на разных участках Новосибирского вдхр. популяций живородок, различающихся по форме раковины, способствует невысокая подвижность моллюсков. В естественных условиях вивипариды передвигаются со скоростью не выше 1 км в год [Karpes, Naase, 2012], что в сочетании с высокой плодовитостью (до 85 эмбрионов на одну самку по данным В.И. Жадина [1928]) приводит к формированию больших агрегаций моллюсков. Отмеченные нами конхологические различия между многими участками Новосибирского вдхр. при их межгодовом сходстве на одном и том же участке могут свидетельствовать о формировании довольно обособленных популяций моллюсков в удалённых друг от друга частях водохранилища, а также о существенной неоднородности условий обитания моллюсков в пределах водохранилища, что отражается в различиях темпов роста и, соответственно, характеристик раковин.

Заключение

Таким образом, на разных участках Новосибирского вдхр. формируются сравнительно обособленные популяции обыкновенной живородки, различающиеся по некоторым параметрам формы раковины. Отмечена статистически значимая связь пространственной дифференциации формы раковин и глубины местообитания. На больших глубинах раковины живородок шире и короче, чем на прибрежных участках. Наблюдаемая морфологическая дифференциация популяций вида на различающихся по глубине участках Новосибирского вдхр. может быть обусловлена несколькими причинами, среди которых

ведущую роль могут иметь различия температурного режима и уровня обеспеченности пищей. Отмеченные различия формы раковины *V. viviparus* могут свидетельствовать о способности этого вида к быстрой адаптации к новым условиям обитания, что является одной из вероятных причин успешного освоения обыкновенной живородкой водоёмов за пределами её естественного ареала.

Финансирование работы

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-01001.

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

- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю. Фауна Украины. Т. 29: Моллюски. Вып. 1. Кн. 1: Класс Панцирные, или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia, Pectinibranchia (часть). Киев: Велес, 2001. 240 с.
- Берёзкина Г.В., Аракелова Е.С. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоёмах Европейской части России // Труды Зоологического института РАН. 2010. Т. 314. № 1. С. 80–92.
- Жадин В.И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Mull. Саратов, 1928. 94 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Котовщиков А.В., Яныгина Л.В. Пространственное распределение содержания хлорофилла а в Новосибирском водохранилище // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. 2018. № 3. С. 46–52.
- Кузменкин Д.В. Морфометрическая характеристика и некоторые особенности роста живородки обыкновенной *Viviparus viviparus* (L.) в условиях Новосибирского водохранилища // Алтайский зоологический журнал. 2014. № 8. С. 3–10.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.

- Мирошниченко А.З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. № 11. С. 1635–1644.
- Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища / Отв. ред. О.Ф. Васильев; Российская академия наук, Сибирское отделение, Институт водных и экологических проблем. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 391 с.
- Рябцева Ю.С. Брюхоногие моллюски семейства Viviparidae Gray, 1847 Европы (сравнительная морфология и особенности биологии): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2013. 22 с.
- Рябцева Ю.С. Внутривидовая изменчивость брюхоногих моллюсков рода *Viviparus* в водоёмах Украины // Вісник Черкаського університету. Серія «Біологічні науки». 2014. № 2 (295). С. 93–99.
- Селезнёва М.В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообществ макрозообентоса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 21 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб, 2004. Т. 6. С. 9–491.
- Хлус Л.Н., Хлус К.Н. Конхологическая изменчивость *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda: Vivipariformes) из разных частей ареала: корреляционный анализ // Экологический мониторинг и биоразнообразие. 2015. № 3. С. 105–108.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В., Гребенников М.Е. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 1. Екатеринбург: Голицинский, 2009. 156 с.
- Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 1987. 176 с.
- Яныгина Л.В. Роль *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) в формировании сообществ макрозообентоса Новосибирского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 98–107.
- Яныгина Л.В., Волгина Д.Д. Стабильные изотопы углерода и азота в органическом матриксе раковин чужеродных моллюсков *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) Новосибирского водохранилища // Acta Biologica Sibirica. 2019. Т. 5. № 4. С. 60–65. doi: 10.14258/abs.v5.i4.7054.
- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Yu., Kondakov A.V., Vinarski M.V., Bespalaya Yu.V., Kolosova Yu.S., Palatov D.M., Sokolova S.E., Spitsyn V.M., Tomilova A.A., Travina O.V., Vikhrev I.V. Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the radicine pond snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. P. 1–17.
- Caill-Milly N., Bru N., Mahé K., Borie C., D'Amico F. Shell Shape Analysis and Spatial Allometry Patterns of Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in a Mesotidal Coastal Lagoon // Journal of Marine Biology. 2012. Vol. 2012. 11 p. // (<https://www.hindawi.com/journals/jmb/2012/281206>). Проверено 12.04.2019.
- Cazenave K., Zanatta D.T. Environmental drivers of shell shape in a freshwater gastropod from small and large lakes // Freshwater science. 2016. Vol. 35. No. 3. P. 948–957.
- Chiu Y.-W., Chen H.-Ch., Lee S.-Ch., Chaolun A.Ch. Morphometric Analysis of Shell and Operculum Variations in the Viviparid Snail, *Cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan // Zoological studies. 2002. Vol. 41. No. 3. P. 321–331.
- Glöer P. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks, 2002. 327 s.
- Kappes H., Haase P. Slow, but steady: dispersal of freshwater mollusks // Aquatic Sciences. 2012. Vol. 74. No. 1. P. 1–14.
- Paolucci E., Sardina P., Sylvester F., Perepelizin P.V., Zhan A., Ghabooli S., Cristescu M.E., Oliveira M.D., MacIsaac H.J. Morphological and genetic variability in an alien invasive mussel across an environmental gradient in South America // Limnology and Oceanography. 2013. Vol. 59. No. 2. P. 400–412.
- Solas M.R., Sepúlveda R.D., Brante A. Genetic variation of the shell morphology in *Acanthina monodon* (Gastropoda) in habitats with different wave exposure conditions // Aquatic Biology. 2013. Vol. 18. P. 253–260.
- Vinarski M.V. A comparative study of shell variation in two morphotypes of *Lymnaea stagnalis* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) // Zoological Studies. 2014. Vol. 53 (69). 16 p. // (<http://www.zoologicalstudies.com/content/53/1/69>). Проверено 12.04.2019.
- Yanygina L.V., Vizer A.M. Long-term dynamics and current distribution of the River snail (*Viviparus viviparus*) in the Novosibirsk reservoir // Tomsk State University Journal of Biology. 2020. No. 49. P. 149–165. doi: 10.17223/19988591/49/8.

ENVIRONMENTAL FACTORS OF CONCHOLOGICAL VARIABILITY OF THE RIVER SNAIL *VIVIPARUS VIVIPARUS* (L., 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA) IN NOVOSIBIRSK RESERVOIR

© 2020 Kuzmenkin D.V.^{a, *}, Yanygina L.V.^{b, **}

^a Tigirek State Nature Reserve, Barnaul, 656043, Russia

^b Institute for Water and Environmental Problems of Siberian Branch of the RAS, Barnaul, 656038, Russia

e-mail: *kuzmenckin@yandex.ru, **yan_lv@mail.ru

The article contains the results on the study of shell variability of the river snail (*Viviparus viviparus* (L., 1758)), an alien species to Western Siberia, in the conditions of the Novosibirsk Reservoir. The conchological variability of the river snail was investigated using methods of discriminant and dispersion analysis. It has been revealed that in different parts of the reservoir separate populations of river snail are formed, which differ in the proportions of shells. A statistically significant relationship between the spatial differentiation of the shape of shells and the depth of habitat was noted. Differences in temperature and food availability in the coastal and relatively deep-water areas of the reservoir may have a leading role in morphological differentiation. The morphological changes in the river snail, which occurred in a short time since the appearance of this species in the Novosibirsk Reservoir, indicate their ability to adapt quickly and a high invasive potential of the species.

Keywords: *Viviparus viviparus*, shell, morphology, environmental factors, Novosibirsk Reservoir, invasions.

ИЗМЕНЕНИЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНОГО МЕТАБОЛОМА ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *POTAMOGETON PECTINATUS* L. В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ В СРАВНЕНИИ С НАТИВНЫМ АРЕАЛОМ

© 2020 Курашов Е.А.^{a, b, *}, Крылова Ю.В.^b, Русанов А.Г.^a

^a Институт озераедения Российской академии наук, Санкт-Петербург, 196105, Россия

^b Санкт-Петербургский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, 199053, Россия
e-mail: *evgeny_kurashov@mail.ru.

Поступила в редакцию 05.06.2019. После доработки 07.04.2020. Принята к публикации 09.05.2020.

Вопрос формирования компонентного состава низкомолекулярных органических соединений у водных макрофитов, составляющих их низкомолекулярный метаболом, при вселении в новые места обитания практически не изучен. Цель данной работы – провести сравнительное исследование компонентного состава низкомолекулярного метаболома рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) по содержащимся в его эфирном масле низкомолекулярным органическим соединениям из инвазионной популяции в Ладожском озере и популяций из нативного ареала в Астраханской области РФ. Основным методом исследования – газовая хромато-масс-спектрометрия. Показано, что при вселении *P. pectinatus* в Ладожское озеро произошло изменение содержания в эфирном масле различных групп низкомолекулярных органических соединений и смена комплекса мажорных компонентов. В озёрах нативного ареала в составе низкомолекулярного метаболома рдеста преобладали жирные кислоты (29.3–40.0%) и кетоны (14.5–18.5%), у рдеста гребенчатого из Ладожского озера – кетоны (27.4%), альдегиды (18.1%). Примерно треть соединений в составе низкомолекулярного метаболома были специфичны как у инвазионной популяции рдеста гребенчатого в Ладожском озере, так и у популяций рдеста из водоёмов нативного ареала. Пластичность метаболизма *P. pectinatus* позволяет ему адаптироваться к существованию в широком диапазоне абиотических условий и различного биологического окружения и вселяться в новые местообитания, прежде всего, в находящиеся под антропогенным воздействием.

Ключевые слова: *Potamogeton pectinatus*, низкомолекулярные органические соединения, низкомолекулярный метаболом, газовая хромато-масс-спектрометрия, инвазионные растения, Ладожское озеро, пойменные озёра.

Введение

Проблема распространения чужеродных видов растений (включая водные растения) не менее остра, чем проблема чужеродных видов – представителей других групп организмов [Дгебуадзе, 2013, 2014]. Эколого-биохимические последствия функционирования популяций чужеродных видов растений связаны с изменением среды обитания других видов. В настоящее время уже понятно, что низкомолекулярные органические соединения (НОС) (первичные и вторичные метаболиты) водных растений играют весьма значимую роль в формировании и функционировании сообществ гидробионтов в во-

дных экосистемах [Гуревич, 1978; Fink, 2007; Kurashov et al., 2014].

Одним из наиболее значимых механизмов, при помощи которого растения влияют на свое окружение как в наземных, так и в водных экосистемах, является аллелопатия [Gopal, Goel, 1993; Allelopathy..., 2006; Hu, Hong, 2008; Kurashov et al., 2014; Aslam et al., 2017].

Влияние инвазионных видов растений в водных экосистемах на аборигенные растительные ассоциации посредством аллелопатии и других типов взаимодействий ещё плохо изучено. Как пример доказательства важности этого процесса можно привести возможное

влияние инвазионных видов р. *Elodea*, которые обладают значительной конкурентоспособностью и могут вытеснять аборигенные макрофиты в водоёмах Европы и Азии [Базарова, Пронин, 2006; Erhard, 2006].

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. является другим примером водного инвазионного вида, чья успешность в широкомасштабном распространении во многом обусловлена аллелопатией [Rudrappa et al., 2007; Bains et al., 2009; Uddin, Robinson, 2017].

Аллелопатию, осуществляемую посредством метаболитов-аллелохемиков, можно рассматривать как один из механизмов успешного внедрения растительных инвазионных видов в новые места обитания. Наиболее хорошо этот процесс изучен на примере наземных природных и аграрных экосистем [Callaway, Ridenour, 2004; Dorning, Cipollini, 2006; Lara-Núñez et al., 2006; Lorenzo et al., 2010; Flamini, 2012; Kimura et al., 2015; Кондратьев, Ларикова, 2018].

Именно биохимический потенциал инвазионных растений рассматривается как фактор их успеха в конкурентной борьбе с аборигенными видами, а синтезируемые чужеродными видами метаболиты выступают в качестве своеобразного «нового оружия» (novel weapons) против местных растений [Bais et al., 2003].

Ввод в действие данного «нового оружия» должен обеспечить механизм изменения метаболома чужеродного вида растения при его внедрении в новую среду обитания для успешной адаптации к новым абиотическим условиям и биологическому окружению. Однако, проблема изменения низкомолекулярного метаболома (НМ) у водных растений в различных участках ареала, в том числе в местах, для которых данный вид является чужеродным, крайне слабо изучена.

Рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L.) – многолетнее погружённое в воду растение. Его отличительная особенность – сильно разветвлённые стебли и узкие нитевидные листья. Вид может рассматриваться как чужеродный для Ладожского озера, встречаясь в нём с 1970-х гг. [Распопов, 1985]. Он способен существовать в нарушенных экотопах, переносить значительные колебания условий

среды, характерен для вод с повышенным содержанием биогенных веществ [Kantrud, 1990; Sand-Jensen et al., 2000; Александров, 2008]. В этой связи появление вида в Ладожском озере именно в 1970-е может объясняться начавшейся в эти годы сильной антропогенной трансформацией озера в результате эвтрофирования и загрязнения, этапы которой описаны в [Петрова и др., 2005].

По данным И.М. Распопова [1985] в 1970–1980-х гг. рдест гребенчатый отмечался в водных фитоценозах в качестве сопутствующего вида только в северном шхерном геоботаническом районе Ладоги. По результатам исследования, проведённого Институтом озероведения РАН в 2006 г. [Русанов, 2011], *P. pectinatus* был впервые обнаружен в Волховской губе южного мелководного геоботанического района Ладоги. Волховская губа является одной из акваторий Ладоги, где наиболее сильно сказывается антропогенное воздействие, а также характерны самые высокие показатели индексов биологического загрязнения, отражающие наиболее высокую роль чужеродных видов в этом районе Ладоги [Курашов и др., 2018; Трифонова и др., 2018].

Исследования последующих лет (2010, 2014, 2019 гг.) показали, что вид устойчиво вошёл в состав растительных ассоциаций Волховской губы. В настоящее время синтезируемые *P. pectinatus* НОС оказывают влияние на другие компоненты прибрежных сообществ гидробионтов. В свою очередь, в ходе адаптации вида к условиям существования в Ладожском озере неизбежно происходит изменение НМ вида, то есть изменяется компонентный состав и содержание НОС, которые можно определить, анализируя эфирное масло образцов рдеста.

Информация о присутствии в составе НМ *P. pectinatus* некоторых НОС (жирные кислоты, энглабдановые дитерпены, экдистероиды) содержится в публикациях [Chadin et al., 2003; Waridel et al., 2003, 2004], однако сведения о полном составе НОС эфирного масла этого вида, по которому можно судить об изменении НМ, в литературе отсутствуют. Отсутствует также и информация о характере изменений НМ *P. pectinatus* при его вселении в новые места обитания.

В этой связи, целью работы было – провести сравнительное исследование компонентного состава НМ рдеста гребенчатого по содержащимся в его эфирном масле НОС из инвазионной популяции в Ладожском озере и популяций вида из нативного ареала в Астраханской обл. Российской Федерации.

Материалы и методы

Исследованные места обитания

Материалом для сравнительного исследования компонентного состава НМ по содержащимся в его эфирном масле НОС рдеста гребенчатого послужили сборы этого растения, проведённые в активную фазу развития (фаза цветения) из инвазионной популяции в Волховской губе Ладожского озера (48°07.95168'N; 45°19.0296'E) (25 июля 2014 г.) и популяций вида из озёр нативного ареала, а именно из пойменных озёр в Астраханской обл. – Курнистое (48°29.4333'N; 45°35.1513'E) и Обвалованное (48°29.32404'N 45°34.89858'E) (1 июля 2009 г.) (рис. 1). Несмотря на различия

в календарных датах, фазы развития растений совпадали из-за более быстрого прогрева озёр Астраханской обл.

Озёра Курнистое и Обвалованное являются типичными представителями многочисленных озёр Волго-Ахтубинской поймы, часто соединяющихся сетью мелких проток, нередко с обильной водной растительностью и глубинами, которые редко превышают 1.5–2 м [Фитопланктон Нижней Волги..., 2003]. Озёра почти каждый год заливаются паводковыми водами рек Волги и Ахтубы в весеннее половодье, которое в пойме начинается в апреле, достигает максимума в мае и спадает в течение одной-двух недель в середине июня.

Площадь озёр Курнистого и Обвалованного невелика – 8.4 и 1.7 га, преобладающие глубины 1–1.5 м, максимальные – около 2 м. Морфометрические, гидрофизические и гидрохимические особенности литоральных местообитаний в Волховской губе Ладожского озера подробно даны в [Литоральная зона...,

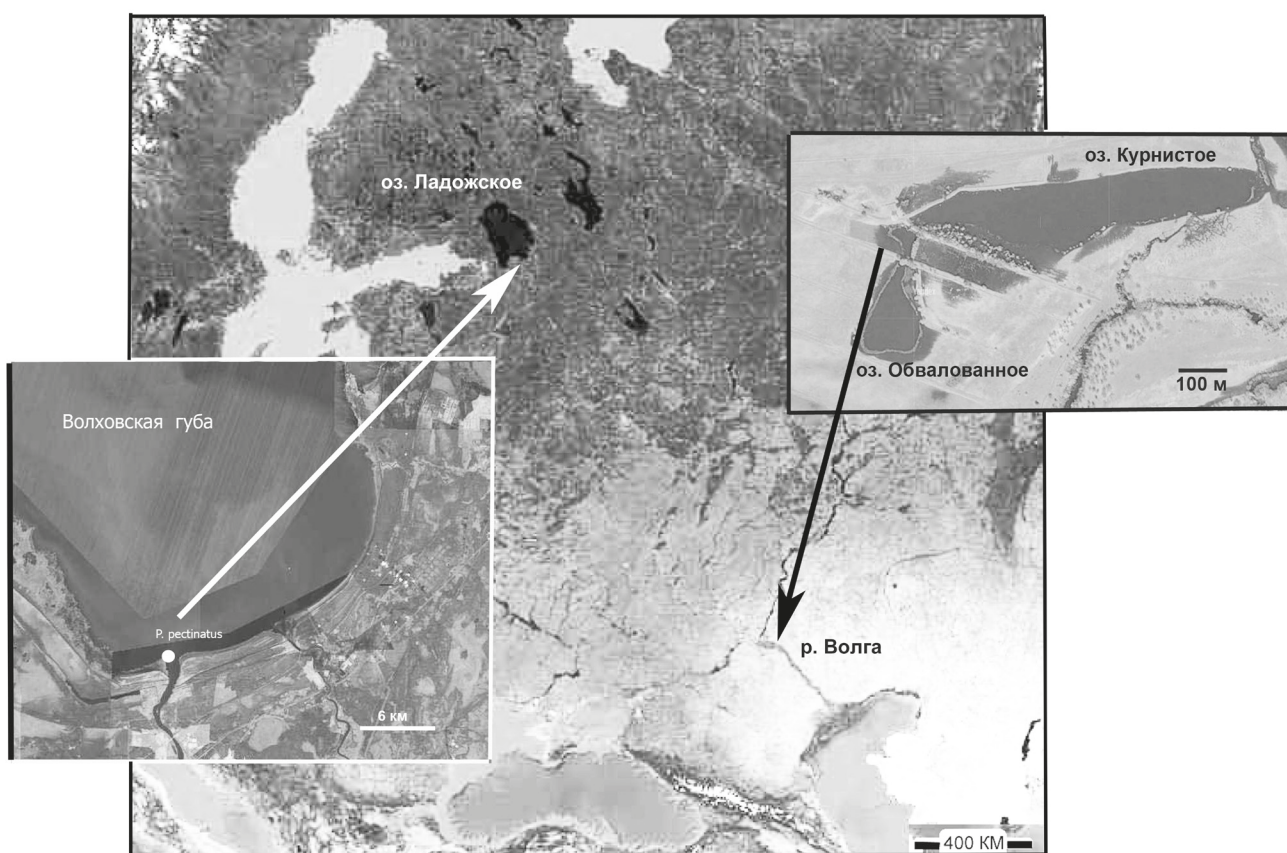


Рис. 1. Местоположение отбора образцов *P. pectinatus* из водоёмов нативного ареала (озёра Курнистое и Обвалованное, Волго-Ахтубинская пойма) и в Волховской губе Ладожского озера (использованы картографические материалы с сайта Яндекс.Карты [2020]).

Таблица 1. Средние значения (медиана) некоторых основных показателей состояния водной среды исследованных водоёмов в период исследований.

Показатели	оз. Курнистое	оз. Обвалованное	оз. Ладога (Волховская губа)
Температура, °С	31.1	27.2	30.1
Электропроводность, мСм/см	0.482	0.472	0.254
Общая минерализация, г/л	0.22	0.295	0.165
Концентрация кислорода, мг/л	9.61	9.55	8.34
pH	8.02	8.60	7.98
Окислительно-восстановительный потенциал, мВ	66	92	118
Концентрация аммонийного азота (NH ₄ ⁺ , мг/л)	0.21	0.54	0.13
Концентрация нитратного азота (NO ₃ ⁻ , мг/л),	2.00	3.70	1.60
Концентрация хлоридов (Cl ⁻ , мг/л)	35.75	24.64	2.17
Концентрация цианобактерий, кл/мл	2156	6413	2426
Концентрация хлорофилла-а, мкг/л	5.2	5.8	8.25
Мутность, NTU	2.85	1.7	1.4

2011]. Основные показатели состояния водной среды водоёмов в период исследований, полученные *in situ* при помощи автоматического многопараметрического зонда YSI 6600D (YSI Incorporated, США), представлены в таблице 1. Местообитания *P. pectinatus* значительно различались по климатическим характеристикам (табл. 2) [Государственный доклад..., 2010; Строительная климатология..., 2015].

Методы исследования

Озёра Курнистое и Обвалованное были, в целом, достаточно близки по своим показателям. Литоральное местообитание, где проводился сбор *P. pectinatus* в Ладожском озере отличалось от пойменных озёр Астраханской обл. прежде всего по существенно более низким показателям электропроводности и минерализации. Намного ниже были значения

Таблица 2. Климатические характеристики в районе расположения обследованных водных объектов в Волховской губе и Астраханской области.

Климатические характеристики	Пункт климатических наблюдений	
	Волховская губа (по м/с Свирица)	Астраханская обл. (Верхний Баскунчак)
Температура воздуха, °С, обеспеченностью 0.95	19.4	30.0
Средняя месячная температура воздуха (июнь/июль), °С	14.7 / 16.6	22.8 / 25.3
Средняя максимальная/абсолютная максимальная температура воздуха наиболее тёплого месяца (июль), °С	21.8 / 34	31.4 / 45
Средняя суточная амплитуда температуры воздуха наиболее тёплого месяца (июль), °С	9.7	13.1
Суммарная солнечная радиация на горизонтальную поверхность при действительных условиях облачности, МДж/м ²	578	731
Средняя месячная относительная влажность воздуха наиболее тёплого месяца (июль), %	64	45
Количество осадков за апрель – октябрь, мм	405	156

содержания аммонийного азота и хлоридов. Все три водоёма могут быть охарактеризованы как мезотрофные согласно [Китаев, 2007], хотя содержание хлорофилла-а в Ладожском озере было выше, чем в южных озёрах.

Побеги *P. pectinatus* отбирали целиком без корневой системы. Собирали такое количество побегов, чтобы в сухом эквиваленте (не менее 100 г) их было достаточно для формирования интегральной пробы для хромато-масс-спектрометрического исследования, то есть пробы, содержащей разные побеги растения, отобранные в данном местообитании. Собранные растения сушили в затемнённом помещении или под навесом без доступа прямых солнечных лучей до воздушно-сухого состояния. Высушенные растения упаковывали в тёмные пакеты и хранили в лаборатории при комнатной температуре в воздушно-сухом состоянии без доступа солнечных лучей.

Эфирное масло, содержащее НОС, из высушенных растений получали методом гидродистилляции с использованием аппарата Клевенджера не ранее, чем через 3 месяца после сбора [ГОСТ 24027.2-80, 1980]. Перед перегонкой высушенный растительный материал, содержащий множество различных побегов, измельчался до порошкообразного состояния в блендере Waring BB-25ES (Waring (США)) для получения интегральной пробы массой не менее 100 г (сухой вес). Из этой интегральной пробы отбирались навески сухого сырья массой 20–35 г. для паровой гидродистилляции. Полученный дистиллят экстрагировали гексаном. Гексановые экстракты до хромато-масс-спектрометрического анализа сохраняли в морозильной камере при температуре $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Метод гидродистилляции с использованием аппарата Клевенджера для извлечения летучих НОС из высушенных растений был выбран, поскольку данный метод является официально рекомендованным методом для цели извлечения эфирного масла из сухого растительного сырья [ГОСТ 24027.2-80, 1980; Государственная Фармакопея СССР..., 1987]. Данный метод актуален и на сегодняшний день. Дата актуализации описания метода: 10.10.2019 [ГОСТ 24027.2-80, 2020].

Кроме того, как указывает А.В. Ткачёв [2008], перегонка эфирномасличного сырья с водяным паром приводит к достаточно полному извлечению эфирных масел в относительно малоизменённом виде; метод даёт наименьшую ошибку опыта, и его используют, когда сырьё содержит не очень много эфирного масла, а поскольку приёмник вынесен за пределы экстракционной колбы, то возможно определение в сырьё содержания термолабильного эфирного масла. В этой связи перегонка с паром является наиболее широко распространённым методом получения эфирных масел [Ткачёв, 2008]. Естественно, не может существовать идеального метода, и метод гидродистилляции с использованием аппарата Клевенджера не является таковым, каждый метод имеет свои недостатки и ограничения. В частности, при гидродистилляции могут образовываться летучие продукты термической деструкции, в водной фазе может оставаться значительная часть важных составляющих НМ с плотностью больше, чем 1.0 г/см^3 или близкой к таковой, а отделяющееся эфирное масло оказывается обеднено этими компонентами, которые необходимо извлекать дополнительными методами [Ткачёв, 2008]. Отчасти этот недостаток может быть нивелирован добавлением в приёмник аппарата Клевенджера органического растворителя [Ткачёв, 2008]. Именно данный способ мы использовали, добавляя в приёмник при перегонке гексан.

Следует отметить, что максимально полное извлечение компонентов НМ рдеста гребенчатого и их изучение не входило в задачи данной работы. Целью исследования было – провести сравнение компонентного состава НМ рдеста по содержащимся в его эфирном масле НОС из инвазионной популяции в Ладожском озере и популяций вида из нативного ареала в Астраханской обл. России. Главное то, что это надо было сделать одним методом для корректности сравнения, и это условие было выполнено.

Состав НОС *P. pectinatus* выявляли в гексановых экстрактах на хромато-масс-спектрометрическом комплексе TRACE DSQ II (Thermo Electron Corporation) с квадрупольным масс-анализатором. Использовали ко-

лонку Thermo TR-5ms SQC 15 м × 0.25 мм с фазой ID 0.25 мкм. Газ-носитель – гелий. Масс-спектры снимали в режиме сканирования по полному диапазону масс (30–580 m/z) в программированном режиме температур (35 ° – 3 мин, 2 °/мин до 60 ° – 3 мин, 2 °/мин до 80 ° – 3 мин, 4 °/мин до 120 ° – 3 мин, 5 °/мин до 150 ° – 3 мин, 15 °/мин до 240 ° – 10 мин) с последующей пошаговой обработкой хроматограмм. Идентификацию выявленных НОС проводили с использованием библиотек масс-спектров «NIST-2014» и «Wiley». Для более точной идентификации применяли индексы удерживания, рассчитанные по методу [Ткачѳв, 2008] с использованием стандартов алканов C_7 – C_{30} . Количественный анализ выполняли с использованием декафторбензофенона и бензофенона в качестве внутренних стандартов. Поскольку газовый хромато-масс-спектрометрический анализ относится к высокоточным методам анализа (хотя и очень трудоѳмким на этапе расшифровки до химической формулы детектированных соединений), и анализировались гексановые экстракты из интегральных проб растений, каждое хромато-масс-спектрометрическое исследование проводилось в одной повторности. Проведение дополнительных хромато-масс-спектрометрических исследований для обеспечения так называемой статистической достоверности было излишне, поскольку данный высокоточный анализ одного и того же гексанового экстракта даёт идентичные хромато-масс-спектрограммы. Выполнение дополнительных повторностей неоправданно усложнило и удорожило бы работу.

Для выявления сходства образцов эфирного масла по составу НОС применялись коэффициенты сходства Жаккара (J) [Jaccard, 1901] и Съеренсена – Чекановски (Q_s) [Czekanowski, 1922; Sørensen, 1948], рассчитанные по следующим формулам:

$$J = \frac{c}{a+b-c}, Q_s = \frac{2c}{a+b},$$

где c – число общих НОС для образцов А и В; a – НОС, присутствующие в А; b – НОС, присутствующие в В.

Для оценки сходства образцов по количественным данным (по содержанию отдельных

соединений и групп соединений) использовали индекс Мориситы (Мориситы – Хорна) [Morisita, 1959]:

$$C_{mh} = \frac{2 \sum_i (a_{ni} \cdot b_{ni})}{(da + db) \cdot aN \cdot bN},$$

где a_{ni} – содержание i -го соединения (группы соединений) в образце А; b_{ni} – то же для образца В; aN – суммарное содержание НОС в образце А; bN – то же для образца В; $da = \sum(a_{ni}^2)/aN^2$, $db = \sum(b_{ni}^2)/bN^2$.

Результаты и обсуждение

Рдест гребенчатый в Ладожском озере

Как было указано выше, в литоральных биотопах Ладожского озера рдест гребенчатый впервые был отмечен в северном шхерном геоботаническом районе Ладоги, где встречался в 1970–1980-х гг. в водных фитоценозах в качестве сопутствующего вида [Распопов, 1985]. В остальных районах Ладоги он не отмечался. В южном мелководном геоботаническом районе Ладоги он был впервые обнаружен в Волховской губе в 2006 г. [Русанов, 2011]. В Волховской губе вид был представлен монодоминантными пятнами небольшой площади на литорали в приустьевой части р. Волхов и у дер. Дубно.

Подробные исследования, проведѳнные в последующие годы в озере в приустьевой зоне р. Волхов, показали, что на распространение *P. pectinatus* в пределах его нового инвазионного ареала сильное влияние оказывает уровненный режим Ладоги.

В 2009–2010 гг. в период подъѳма уровня воды в Ладоге рдест гребенчатый в исследованных местообитаниях в приустьевой зоне р. Волхов в Волховской губе не отмечался (табл. 3). Высокотравные гелофиты были представлены практически чистыми зарослями тростника южного (*Phragmites australis*), образующими широкую прибрежную полосу. В просветах тростниковых зарослей часто встречались чистые обособленные ценозы тростянки овсяничной (*Scolochloa festucacea*), а также отдельные растения камыша озѳрного (*Scirpus lacustris*) и рогоза узколистного (*Typha angustifolia*). Тростниковые

Таблица 3. Список видов макрофитов в различные по водности годы в Волховской губе (приустьевая зона р. Волхов).

Вид	Высокий уровень		Низкий уровень	
	2009	2010	2011	2012
Воздушно-водные растения				
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+++	+++	+++	+++
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	++	+	–	–
<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	++	++
<i>Scirpus lacustris</i> L.	+	+	+	++
<i>Butomus umbellatus</i> L.	–	–	–	++
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	–	–	–	+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	+++	++	+	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	++	++	+++
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	–	–	+	+++
Погружённые растения				
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	–	–	++	++
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	+++	+++	+++	+++
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	–	–	–	+
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	–	–	++	++
<i>Lemna trisulca</i> L.	–	–	+	++
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	–	–	+	+++
Плавающие растения				
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	+	+	++	+++
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	–	–	–	+
<i>Stratiotes aloides</i> L.	–	–	+	++
<i>Lemna minor</i> L.	+	+	+	++
<i>Riccia fluitans</i> L.	–	–	–	+

Примечания: «+» – вид присутствует, «++» – широко распространён, «+++» – доминирует, «–» – отсутствует.

заросли обрамляла узкая полоса сильно разреженных зарослей кубышки жёлтой (*Nuphar lutea*). Погружённый ярус растительности был представлен исключительно рдестом пронзённолистным (*Potamogeton perfoliatus*), ценозы которого встречались в просветах тростниковых массивов и в открытой части устья р. Волхов. На мелководном побережье р. Волхов пояс низкотравных гелофитов был сформирован отдельно стоящими куртинами ситняга болотного (*Eleocharis palustris*) и единичными побегами водной формы стреллиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia*) и ежеголовника всплывающего (*Sparganium emersum*).

Значительное изменение в характере зарастания литорали наблюдалось в период снижения уровня в 2011–2012 гг. Существенно увеличилось видовое богатство погру-

жённых и плавающих растений при одновременном расширении площади отдельных фитоценозов. Со снижением уровня рдест гребенчатый становится частым компонентом зарослей погружённой растительности на открытом мелководье Ладоги вблизи впадения р. Волхов. Среди воздушно-водных растений наблюдалось существенное расширение площади, занимаемой фитоценозами рогоза узколистного и камыша озёрного. Этот процесс сопровождался полной элиминацией тростянки овсяничной. Появились отдельно стоящие куртины сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*) и ежеголовника всплывающего. В просветах между зарослями высокотравных гелофитов дно покрывали густые мозаично расположенные группировки рдеста пронзённолистного и роголистника погружённого (*Ceratophyllum demersum*) с примесью пузы-

рчатки обыкновенной (*Utricularia vulgaris*) и ряски трёхдольной (*Lemna trisulca*). Из плавающих растений появились ценозы телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*), водокраса лягушачьего (*Hydrocharis morsus-ranae*) и пятна ряски малой (*Lemna minor*), обрамляющие тростниковые и рогозовые заросли. В прибрежье р. Волхов на мелководье обширную площадь стали занимать низкотравные гелофиты ежеголовник всплывающий и стрелолист обыкновенный. При этом практически исчезли заросли ситняка болотного. С глубиной наибольшее развитие получила группировка кубышки жёлтой с рдестом пронзённолистным в подводном ярусе.

Падение уровня способствует распространению и упрочению в сообществе макрофитов Ладоги видов-вселенцев, таких как рогоз узколистный и рдест гребенчатый. Ценозы рогоза узколистного получили широкое распространение в южном геоботаническом районе озера сравнительно недавно в 1960–1970-х гг. в процессе его эвтрофирования [Распопов, 1985, 2011]. Учитывая, что рогоз узколистный и рдест гребенчатый являются индикаторами эвтрофирования [Sand-Jensen et al., 2000; Penning et al., 2008; Sager, Lachavanne, 2009], распространение этих видов в низководные периоды указывает на то, что снижение уровня способствует антропогенной трансформации водной растительности Ладоги. Естественные колебания уровня режима, зависящие от климатических циклов, прерывают процесс конкурентного вытеснения, позволяя поддерживать в растительном сообществе высокое видовое богатство [Keddy, Reznicek, 1986]. Однако стабилизация уровня воды на низких отметках в период продолжительной засухи на фоне антропогенного эвтрофирования может привести к снижению флористического разнообразия погружённых макрофитов за счёт вытеснения естественных фитоценозов чужеродными видами, такими как рдест гребенчатый.

Изучение пространственного распределения *P. pectinatus* в Волховской губе Ладожского озера в 2014 г. показало, что он вошёл в состав растительных ассоциаций, характерных для южного геоботанического района Лад-

ги. Вид был обнаружен в следующих местобитаниях:

1) Участок озера у дер. Дубно. Открытая мелкопесчаная литораль с разбросанными по ней крупными валунами. Тростниковые заросли на мелководье обрамляют изреженные заросли рдеста травяного (*Potamogeton gramineus*) с редкими включениями рдеста гребенчатого. Внешний пояс зарослей, начинающийся на глубине 0.5 м, образован рдестом пронзённолистным.

2) Озеро в приустьевой зоне р. Волхов. Мелкопесчаная литораль с береговым массивом тростниковых зарослей, к которому местами примешивается рогоз узколистный. Тростниковый массив до глубины 0.1 м обрамляет полоса плотных зарослей частухи подорожниковой. За ней на глубине 0.1–0.3 м следует мозаичный ковёр, сложенный ежеголовником всплывающим, стрелолистом обыкновенным и кубышкой жёлтой. Следующий пояс растительности на глубине 0.3–0.5 м образован густыми мозаичными зарослями рдеста гребенчатого и рдеста пронзённолистного. Среди зарослей рдестов встречаются единично стоящие куртины сусака зонтичного. Начиная с глубины 0.5 м заросли погружённых растений сильно редуют – одиночные куртины рдеста пронзённолистного составляют основу зарастания во внешнем поясе растительности.

3) Участки озера 2 и 4 км западнее устья р. Волхов. Открытая мелкопесчаная литораль с пологим уклоном дна. Из-за сильного падения уровня воды береговые массивы тростника практически полностью оказались на обсушенном грунте. Редкие куртины сусака зонтичного и стрелолиста обыкновенного спорадически разбросаны по обмелевшей литорали. На мелководье постоянным компонентом зарастания являются сильно изреженные заросли рдеста гребенчатого и рдеста пронзённолистного. Последний, начиная с глубины 0.5 м, образует заросли куртинного типа, отстоящие друг от друга на большие расстояния.

В северных шхерах, где *P. pectinatus* обнаруживался в 1970–1980-х гг., в 2014 г. он не был выявлен. Изучение пространственного распределения вида показало, что его произ-

растание на литорали Ладоги приурочено к участкам Волховской губы, подверженным наибольшему антропогенному эвтрофированию. Характер пространственного распределения рдеста гребенчатого в Ладожском озере позволяет отнести его к растительному комплексу видов-индикаторов эвтрофирования, в который также входят рогоз узколистый, ежеголовник всплывающий, сусак зонтичный, частуха подорожниковая, водокрас лягушачий и пузырчатка обыкновенная [Летанская, Русанов, 2013; Русанов, 2013].

Сравнительный анализ НМ рдеста гребенчатого в инвазионном и нативном ареалах.

Результат анализа компонентного состава НОС эфирного масла *P. pectinatus* из Астраханской обл. и Волховской губы Ладожского озера показал наличие большого числа НОС (144), принадлежащих к различным классам химических веществ (табл. 4, 5), из которых

6 соединений остались неидентифицированными.

Инвазионная популяция *P. pectinatus* из Ладожского озера отличается от его популяций из озёр нативного ареала по целому комплексу характеристик НМ.

Для Ладожской популяции в составе НМ выявлено 112 НОС, в то время как у рдеста, произрастающего в озёрах Курнистое и Обвалованное, обнаружено 80 и 94 НОС, соответственно. При этом только 54 соединения были общими. Общее число компонентов НМ может отражать сложность среды обитания для данного вида, которая выше в таком большом водоёме, как Ладога.

Общее содержание НОС в эфирном масле, по-видимому, не связано с географическим фактором. Так, абсолютное суммарное содержание НОС было практически идентичным у ладожской популяции и у рдеста из оз. Курнистого. В оз. Обвалованном суммарное содержание веществ было более чем в 3 раза выше.

Таблица 4. Компонентный состав эфирного масла *Potamogeton pectinatus* из Волховской губы Ладожского озера и озёр нативного ареала (оз. Курнистое и оз. Обвалованное (Волго-Ахтубинская пойма)). (RI – индекс удерживания; % – процентное содержание вещества от суммы всех веществ эфирного масла, С – абсолютное содержание вещества, мкг/г сухой массы растения).

№	Вещество	Формула	RI	Ладога, %	Курнистое, %	Обвалованное, %
1	3-гексанон	$C_6H_{12}O$	801	0.28	0.89	0.64
2	2-гексанон	$C_6H_{12}O$	804	0.31	2.14	0.38
3	гексан-3-ол	$C_6H_{14}O$	808	0.18	0.62	0.00
4	гексаналь	$C_6H_{12}O$	809	4.29	0.92	2.57
5	гексан-2-ол	$C_6H_{14}O$	812	0.00	0.71	0.00
6	(E)-2-метилпент-2-еналь	$C_6H_{10}O$	832	0.00	0.00	0.29
7	1,2-диметилциклогексан	C_8H_{16}	834	0.10	0.00	0.00
8	(E)-гекс-2-ен-1-ол	$C_6H_{12}O$	857	7.71	2.73	3.38
9	гексан-1-ол	$C_6H_{14}O$	881	0.36	0.00	0.00
10	гептан-2-он	$C_7H_{14}O$	904	0.81	0.10	0.30
11	(Z)-гепт-4-еналь	$C_7H_{12}O$	910	0.52	0.09	0.17
12	гептаналь	$C_7H_{14}O$	912	3.10	0.10	0.84
13	(2E,4E)-гекса-2,4-диеналь	C_6H_8O	916	0.20	0.00	0.05
14	4-этилфенол	$C_5H_{10}O_2$	922	0.11	0.00	0.06
15	оксолан-2-илметанол	$C_5H_{10}O_2$	923	0.00	0.09	0.15
16	2,7-диметилоксепин	$C_8H_{10}O$	935	0.16	0.00	0.00
17	бензальдегид	C_7H_6O	960	2.27	0.11	1.36
18	окт-1-ен-3-ол	$C_8H_{16}O$	984	0.46	0.03	0.09
19	октан-2,3-дион	$C_8H_{14}O_2$	989	1.30	0.00	0.00

№	Вещество	Формула	RI	Ладога, %	Курнистое, %	Обвало- ванное, %
20	(E)-окт-6-ен-2-он	$C_8H_{14}O$	994	1.28	0.37	0.55
21	6-метилгепт-5-ен-2-он	$C_8H_{14}O$	997	0.99	0.06	0.84
22	2-пентилфуран	$C_9H_{14}O$	998	1.32	0.29	0.53
23	октан-2-он	$C_8H_{16}O$	1001	0.70	0.07	0.24
24	октаналь	$C_8H_{16}O$	1004	0.00	0.00	0.05
25	3-этилциклопент-2-ен-1-он	$C_7H_{10}O$	1007	0.21	0.04	0.14
26	2-[(Z)-пент-2-енил]фуран	$C_9H_{12}O$	1007	0.79	0.15	0.21
27	(2E,4E)-гепта-2,4-диеналь	$C_7H_{10}O$	1017	0.80	0.32	1.07
28	1,3,3-триметил-2-оксабицикло[2.2.2]октан; [эукалитол]	$C_{10}H_{18}O$	1023	0.00	0.00	0.05
29	2,2,6-триметилциклогексан-1-он	$C_9H_{16}O$	1038	0.37	0.11	0.18
30	2-фенилацетальдегид	C_8H_8O	1049	1.68	0.08	0.37
31	3,5,5-триметилциклогекс-2-ен-1-он; [изофорон]	$C_9H_{14}O$	1051	0.07	0.00	0.18
32	2,6,6-триметилциклогекс-2-ен-1-он	$C_9H_{14}O$	1052	0.10	0.00	0.00
33	(E)-окт-2-еналь	$C_8H_{14}O$	1056	0.60	0.00	0.15
34	4-метилбензальдегид	C_8H_8O	1060	0.72	0.00	0.12
35	2-(5-этинил-5-метилоксолан-2-ил)пропан-2-ол	$C_{10}H_{18}O_2$	1068	0.14	0.00	0.00
36	(3E,5E)-окта-3,5-диен-2-он	$C_8H_{12}O$	1072	0.43	0.18	1.19
37	2,3,4-триметилциклогекс-2-ен-1-он	$C_9H_{14}O$	1074	0.34	0.00	0.00
38	2-метил-3-метиленнонан	$C_{11}H_{22}$	1078	0.37	0.00	0.00
39	метил (2E,4E)-гекса-2,4-диеноат	$C_7H_{10}O_2$	1083	0.12	0.00	0.00
40	(3E,5E)-нона-3,5-диен-2-он	$C_9H_{14}O$	1092	0.58	0.30	1.23
41	2-пропан-2-илциклогексан-1-ол	$C_9H_{18}O$	1104	1.85	0.06	0.37
42	2,6-диметилциклогексан-1-ол	$C_8H_{16}O$	1110	0.91	0.37	0.47
43	1,7,7-триметилбицикло[2.2.1]гептан-2-он; [камфора]	$C_{10}H_{16}O$	1130	0.00	0.00	0.63
44	2,6,6-триметилциклогекс-2-ен-1,4-дион; /кетонизофорон/	$C_9H_{12}O_2$	1135	1.87	0.46	0.73
45	(E)-5-этил-6-метилгепт-3-ен-2-он	$C_{10}H_{18}O$	1142	0.57	0.00	0.00
46	4-(5-метилфуран-2-ил)бутан-2-он	$C_9H_{12}O_2$	1148	0.21	0.00	0.00
47	1-фенилпропан-1-он	$C_9H_{10}O$	1158	0.51	0.00	0.31
48	4-этилбензальдегид	$C_9H_{10}O$	1165	0.11	0.00	0.00
49	2,5-диметилбензальдегид	$C_9H_{10}O$	1166	0.00	0.00	0.19
50	4-метил-1-пропан-2-илциклогекс-3-ен-1-ол; [терпинеол]	$C_{10}H_{18}O$	1168	0.00	0.00	0.18
51	4-проп-2-енилфенол	$C_9H_{10}O$	1172	0.08	0.00	0.00
52	6-метил-2,3-дигидротриено[2,3-с]фуран	C_7H_8OS	1182	0.09	0.00	0.00
53	2,6,6-триметилциклогекса-1,3-диен-1-кар- бальдегид; [дегидро-β-циклоцитраль], [сафраналь]	$C_{10}H_{14}O$	1198	0.44	0.12	0.54
54	додекан	$C_{12}H_{26}$	1200	0.02	0.11	0.11
55	деканаль	$C_{10}H_{20}O$	1205	0.19	0.00	0.00
56	2,6,6-триметилциклогексен-1-карбальдегид; [β-циклоцитраль]	$C_{10}H_{16}O$	1210	0.39	0.10	0.33
57	2-циклопентилциклопентан-1-он	$C_{10}H_{16}O$	1218	0.07	0.00	0.00
58	ундеканаль	$C_{11}H_{22}O$	1227	0.10	0.00	0.00

№	Вещество	Формула	RI	Ладога, %	Курнистое, %	Обвало- ванное, %
59	2-изопропил-5-метил-2-циклогексен-1-он	C ₁₀ H ₁₆ O	1238	0.11	0.00	0.00
60	2-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)ацеталь-дегид	C ₁₁ H ₁₈ O	1245	0.16	0.08	0.10
61	2-бутилциклогексан-1-он	C ₁₀ H ₁₈ O	1261	0.15	0.03	0.00
62	(2E)-3,7-диметилокта-2,6-диеналь; [цитраль]	C ₁₀ H ₁₆ O	1271	0.28	0.00	0.00
63	1H-индол	C ₈ H ₇ N	1289	0.10	0.00	0.00
64	(2R,3R)-2,3-диметил-6-(пропан-2-илиден)циклогексанон	C ₁₁ H ₁₈ O	1294	0.13	0.00	0.00
65	5-метил-2-пропан-2-илфенол; [тимол]	C ₁₀ H ₁₄ O	1300	0.31	0.00	0.00
66	неидентифицированное m/z 150 [M+], 135 (100)	—	1309	0.64	0.00	0.00
67	1,1,6-триметил-2H-нафталин	C ₁₃ H ₁₆	1342	0.04	0.08	0.00
68	(E)-1-(2,6,6-триметилциклогекса-1,3-диен-1-ил)бут-2-ен-1-он; [β-дамасценон]	C ₁₃ H ₁₈ O	1379	0.26	0.08	0.00
69	4-(2,2-диметил-7-оксабицикло[4.1.0]гептан-1-ил)бут-3-ин-2-он	C ₁₂ H ₁₆ O ₂	1385	0.19	0.00	0.00
70	2-трет-бутилциклогекса-2,5-диен-1,4-дион	C ₁₀ H ₁₂ O ₂	1395	0.13	0.04	0.00
71	тетрадекан	C ₁₄ H ₃₀	1400	0.12	0.18	0.12
72	6,10 -диметилундекан-2-он	C₁₃H₂₆O	1405	1.86	0.07	0.05
73	(E)-4-(2,6,6-триметилциклогекс-2-ен-1-ил)бут-3-ен-2-он; [α-ионон]	C ₁₃ H ₂₀ O	1419	0.84	0.04	0.07
74	неидентифицированное m/z 192 [M+], 127 (100)	—	1419	0.84	0.00	0.00
75	1-(4-трет-бутилфенил)пропан-2-он	C ₁₃ H ₁₈ O	1435	0.05	0.04	0.06
76	6-метил-6-(5-метилфуран-2-ил)гептан-2-он	C ₁₃ H ₂₀ O ₂	1454	0.20	0.03	0.10
77	(5E)-6,10-диметилундека-5,9-диен-2-он	C ₁₃ H ₂₂ O	1469	0.92	0.45	0.89
78	(E)-4-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)бут-3-ен-2-он; [β-ионон]	C₁₃H₂₀O	1478	0.00	2.35	3.11
79	(E)-4-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)бут-3-ен-2-ол; [β-ионол]	C₁₃H₂₂O	1478	4.68	0.00	0.00
80	тридекан-2-он	C ₁₃ H ₂₆ O	1497	0.04	0.00	0.00
81	пентадекан	C ₁₅ H ₃₂	1500	0.17	0.28	0.29
82	тридеканаль	C ₁₃ H ₂₆ O	1507	0.18	0.00	0.00
83	4,4,7а-триметил-6,7-дигидро-5H-1-бензофуран-2-он	C ₁₁ H ₁₆ O ₂	1508	0.16	0.16	0.33
84	4-(2-метил-3-оксоциклогексил)бутаналь	C ₁₁ H ₁₈ O ₂	1511	0.42	0.19	0.44
85	8а-метил-3,4,4а,5,6,7-гексагидро-2H-нафталин-1,8-дион	C ₁₁ H ₁₆ O ₂	1515	0.53	0.25	0.36
86	2,4,4-триметил-3-(3-метилбутил)циклогекс-2-ен-1-он	C ₁₄ H ₂₄ O	1522	0.00	0.00	0.04
87	4а,7,7-триметил-3,4,5,6,8,8а-гексагидро-1H-нафталин-2-он	C ₁₃ H ₂₂ O	1523	0.20	0.00	0.11
88	неидентифицированное m/z ? [M+], 69 (100)	—	1542	0.18	0.00	0.00
89	2-гидрокси-4-метокси-3-метилбензальдегид	C ₉ H ₁₀ O ₃	1548	0.12	0.00	0.00
90	(6E)-3,7,11-триметилдодека-1,6,10-триен-3-ол	C ₁₅ H ₂₆ O	1556	0.00	0.00	0.07
91	3,7,11-триметилдодекан-1-ол	C ₁₅ H ₃₂ O	1560	0.54	0.19	0.00

№	Вещество	Формула	RI	Ладога, %	Курнистое, %	Обвало- ванное, %
92	додекановая кислота	$C_{12}H_{24}O_2$	1575	0.00	0.00	0.39
93	(3E,5E)-6,10-диметилундека-3,5,9-триен-2-он	$C_{13}H_{20}O$	1581	0.36	0.00	0.10
94	2,2,7,7-тетраметилтрицикло[6.2.1.01,6]ундец-5-ен-4-он	$C_{15}H_{22}O$	1582	0.00	0.19	0.13
95	2,4,4-триметил-1-(2-метилпропаноилокси)пентан-3-ил] 2-метилпропаноат	$C_{16}H_{30}O_4$	1587	0.17	0.27	0.14
96	гексадекан	$C_{16}H_{34}$	1600	0.16	0.56	0.20
97	гептадец-1-ен	$C_{17}H_{34}$	1650	0.69	0.00	0.52
98	4-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)бутановая кислота	$C_{13}H_{22}O_2$	1668	0.08	0.08	0.00
99	неидентифицированное m/z 196 [M+], 57 (100)	—	1674	0.34	0.00	0.00
100	(E)-гептадец-8-ен	$C_{17}H_{34}$	1678	0.82	0.34	0.68
101	4,8,12,12-тетраметил-3-оксатрицикло[5.5.0.02,4]додец-7-ен	$C_{15}H_{24}O$	1680	0.00	0.23	0.00
102	тетрадекан-1-ол	$C_{14}H_{30}O$	1685	0.64	0.00	0.00
103	[(2E)-3,7-диметил окта-2,6-диенил] 3-метилбутаноат	$C_{15}H_{26}O_2$	1691	0.00	0.01	0.08
104	2-(2,5-диметилфенил)-1,4-диметибензен	$C_{16}H_{18}$	1695	0.00	0.07	0.12
105	гептадекан	$C_{17}H_{36}$	1700	2.14	1.14	2.82
106	неидентифицированное m/z 218 [M+], 97 (100)	—	1709	0.23	0.00	0.00
107	4-нонилфенол	$C_{15}H_{24}O$	1710	0.00	0.95	0.94
108	пентадеканаль	$C_{15}H_{30}O$	1712	1.62	0.00	0.00
109	нонилфенол (изомер 1)	$C_{15}H_{24}O$	1734	0.00	0.28	0.18
110	4-(2,2,3,3-тетраметилбутил)фенол	$C_{14}H_{22}O$	1745	0.00	0.27	0.15
111	фенантрен	$C_{14}H_{10}$	1745	0.40	0.20	0.17
112	нонилфенол (изомер 2)	$C_{15}H_{24}O$	1757	0.00	0.51	0.07
113	тетрадекановая кислота	$C_{14}H_{28}O_2$	1782	6.52	14.55	11.01
114	гексадеканаль	$C_{16}H_{32}O$	1815	0.18	0.09	0.19
115	6,10,14 -триметилпентадекан-2-он	$C_{18}H_{36}O$	1848	9.09	3.12	4.21
116	пентадекановая кислота	$C_{15}H_{30}O_2$	1876	0.00	0.00	0.16
117	(7Z,10Z,13Z)-гексадека-7,10,13-триеналь	$C_{16}H_{26}O$	1890	0.00	0.00	0.18
118	гексадекан-1-ол	$C_{16}H_{34}O$	1890	1.61	1.21	0.00
119	5-(4,8-диметилнонил)-5-метилоксолан-2-он	$C_{16}H_{30}O_2$	1897	1.28	0.00	0.07
120	нонадекан	$C_{19}H_{40}$	1900	0.57	0.66	0.11
121	7,9-дитрет-бутил-1-оксаспиро[4.5]дека-6,9-диен-2,8-дион	$C_{17}H_{24}O_3$	1912	0.17	0.25	0.20
122	(5E,9E)-6,10,14-триметилпентадека-5,9,13-триен-2-он	$C_{18}H_{30}O$	1917	0.86	1.30	1.08
123	(E)-6-метил-8-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)окт-5-ен-2-он	$C_{18}H_{30}O$	1938	0.00	0.00	0.58
124	<i>II</i> -гексадеценная кислота.	$C_{16}H_{30}O_2$	1977	0.00	1.44	2.51
125	гексадекановая кислота	$C_{16}H_{32}O_2$	2002	3.34	23.92	15.20
126	(6E,10E)-3,7,11,15-тетраметилгексадека-1,6,10,14-тетраен-3-ол	$C_{20}H_{34}O$	2026	0.00	7.14	6.63
127	(3R)-5-[(1S,4aS,8aS)-5,5,8a-триметил-2-метилиден-3,4,4a,6,7,8-гексагидро-1H-нафтален-1-ил]-3-метилпент-1-ен-3-ол; [манол]	$C_{20}H_{34}O$	2045	0.00	0.00	4.13

№	Вещество	Формула	RI	Ладога, %	Курнистое, %	Обвалованное, %
128	хлор-циклогексил-(1,7,7-триметил-2-бицикло[2.2.1]гептанил) фосфан	$C_{16}H_{28}ClP$	2064	0.00	0.00	0.71
129	(8Z)-1-оксациклогептадец-8-ен-2-он	$C_{16}H_{28}O_2$	2072	0.96	0.00	0.00
130	генэйкозан	$C_{21}H_{44}$	2100	3.18	3.54	0.73
131	3,7,11,15-тетраметил-2-гексадец-1-ол; [фитол]	$C_{20}H_{40}O$	2118	3.33	3.66	2.10
132	метилоктадеканол	$C_{19}H_{38}O_2$	2126	0.00	4.54	1.78
133	1,2-бис(аллилокси)гексадекан	$C_{20}H_{38}O_2$	2143	0.62	0.00	0.00
134	нонадека-1,18-диен-7,10-дион	$C_{19}H_{32}O_2$	2175	0.96	1.81	0.00
135	докозан	$C_{22}H_{46}$	2200	0.16	0.42	0.00
136	(5R,8R,9S,10S,13S,14S,17S)-17-ацетил-10,13-диметил-1,2,3,4,5,6,7,8,9,11,14,15,16,17-тетрадекагидроцикло-пента[а]фенантрен-он	$C_{21}H_{32}O_2$	2285	0.00	0.19	7.35
137	трикозан	$C_{23}H_{48}$	2300	2.31	7.83	2.15
138	метил(1S,5S,8aS)-5-(2-фуран-3-илэтил)-1,4а-диметил-6-метилен-3,4,5,7,8,8а-гексагидро-2Н-нафталин-1-карбоксилат	$C_{21}H_{30}O_3$	2319	0.00	0.00	1.41
139	5-метил-5-(4,8,12-триметилтридецил) оксолан-2-он	$C_{21}H_{40}O_2$	2354	0.48	0.00	0.00
140	тетракозан	$C_{24}H_{50}$	2400	0.02	0.27	0.00
141	5b,9bH,10a-лабда-8(20),13(16),14-триен-18-оикацид, 15,16-эпокси-, метиловый эфир(8CI)	$C_{22}H_{34}O_2$	2409	0.00	0.00	2.10
142	пентакозан	$C_{25}H_{52}$	2500	0.77	2.26	0.96
143	неидентифицированное m/z 328 [M+], 121 (100)	—	2530	0.00	0.00	0.05
144	гептакозан	$C_{27}H_{56}$	2700	0.17	0.43	0.32
	ВСЕГО, %			100.00	100.00	100.00
	Всего соединений/общих			112/54	80/54	94/54
	Всего мажорных соединений/общих			22/7	17/7	21/7
	Мажорные соединения, %			67.65	84.67	78.39
	Доля общих мажорных соединений, %			34.45	56.94	40.86
	Мажорные соединения, мкг/г сух. м.			59.46	74.32	159.24
	ВСЕГО: С, мкг/г сух. м.			87.89	87.77	203.14

Примечание: Для некоторых соединений в квадратных скобках указаны тривиальные или наиболее часто употребляемые наименования; полужирным курсивом выделены мажорные соединения, доля которых превышала 1%.

Сравнивая содержание основных групп соединений в образцах исследуемого растения из разных частей ареала (табл. 5), можно отметить, что среди НОС *P. pectinatus*, произрастающего на юге России, двумя наиболее обильными группами были жирные кислоты (29.3 – 40.0%) и кетоны (14.5 – 18.5%), а у рдеста из Ладожского озера – кетоны (27.4%), альдегиды (18.1%). Сравнительное содержание спиртов в НМ, занимающих 3-е место, было примерно одинаково во всех популя-

циях (17.6% – в Ладоге, 16.7–17.4% – в пойменных озёрах). Интересно, что содержание полифункциональных соединений (прежде всего фитостероидов) было особенно велико у рдеста из оз. Обвалованного. Азотсодержащие и серосодержащие соединения были обнаружены только у рдеста, обитающего в Волховской губе.

Оценка сходства компонентного состава эфирных масел образцов *P. pectinatus*, собранных в Астраханской обл. и в Ладожском озе-

Таблица 5. Сравнительное содержание (% по отношению к цельному эфирному маслу) и концентрация (С, мкг/г сухой массы растения) основных групп соединений в образцах *P. pectinatus* из Ладожского озера и озёр Курнистое и Обвалованное (Волго-Ахтубинская пойма)

Группа соединений	Ладога		Курнистое		Обвалованное	
	%	С	%	С	%	С
Кетоны	27.37	24.05	14.51	12.73	18.46	37.49
Альдегиды	18.08	15.89	2.01	1.76	8.57	17.41
Спирты	17.59	15.46	16.71	14.67	17.42	35.38
Углеводороды	11.80	10.38	18.03	15.83	9.01	18.29
Жирные кислоты	9.93	8.73	40.00	35.11	29.28	59.47
Эфиры	5.88	5.17	5.38	4.72	3.05	6.20
Фенолы	5.17	4.55	2.02	1.78	1.39	2.82
Неизвестные соединения	2.24	1.97	0.00	0.00	0.05	0.11
Полифункциональные соединения	1.29	1.13	0.99	0.87	12.49	25.38
Ароматические углеводороды	0.44	0.39	0.35	0.31	0.29	0.58
Азотсодержащие соединения	0.10	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00
Серосодержащие соединения	0.09	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
ВСЕГО	100.00	87.89	100.00	87.77	100.00	203.14

ре показала, что наиболее сходным оказался состав НОС рдеста, произрастающего в двух озёрах Волго-Ахтубинской поймы (табл. 6). Наиболее высокие оценки сходства двух популяций (и для групп соединений, и для всех соединений) были получены при использовании индекса Мориситы –Хорна, который позволяет учесть не только состав НОС сравниваемых эфирных масел, но и содержание отдельных компонентов. НМ рдеста из инвазионной популяции наиболее сильно отличался от НМ популяций рдеста из нативного ареала. Эти различия были подтверждены как при анализе по всем выявленным НОС, так и по мажорным НОС, и по группам соединений (табл. 6).

В эфирном масле рдеста из оз. Ладожского мажорными, с содержанием свыше 1%, были 22 соединения, что больше, чем число мажорных соединений у рдеста гребенчатого из пойменных озёр (табл. 4, 7). Всего же 36 НОС были отнесены к мажорным компонентам. При этом, только 7 мажорных НОС были общими для всех популяций: 6,10,14-триметилпентадекан-2-он; (Е)-гекс-2-ен-1-ол; тетрадекановая кислота, гексадекановая кислота; фитол, трикозан и гептадекан.

У растения-вселенца в Волховской губе наиболее обильными мажорными компонентами были: 6,10,14-триметилпентадекан-2-он (9.09% суммарного содержания НОС), (Е)-гекс-2-ен-1-ол (7.71%) и тетрадекановая кислота (6.52%). В нативном же ареале в оз. Курнистом наиболее значимыми мажорными компонентами были: гексадекановая кислота (23.92%), тетрадекановая кислота (14.55%) и трикозан (7.83%), а в оз. Обвалованном – гексадекановая кислота (15.2%), тетрадекановая кислота (11.01%) и (5R,8R,9S,10S,13S,14S,17S)-17-ацетил-10,13-диметил-1,2,3,4,5,6,7,8,9,11,14,15,16,17-тетрадекагидроциклопента[а]фенантрен-он (7.35%).

Показано, в том числе для *Ceratophyllum demersum* L. из пойменных озёр Волго-Ахтубинской поймы, что многие жирные кислоты являются активными аллелохемиками в отношении планктонных водорослей (включая цианобактерии) [Nakai et al., 2005; Hu, Hong, 2008; Zuo et al., 2016; Sun et al., 2016; Kurashov et al., 2018]. По-видимому, и у *P. pectinatus* они выполняют ту же функцию, которая более актуальна для популяций рдеста из южных озёр, где макрофиты находятся в прямой конкуренции с планктонными цианобактериями [Kurashov et al., 2018].

Таблица 6. Сходство НМ *P. pectinatus* из разных озёр по индексам сходства Жаккара (J_1 – по всем соединениям, J_2 – по мажорным соединениям), Съеренсена – Чекановски (Ks_1 – по всем соединениям, Ks_2 – по мажорным соединениям) и по индексу Мориситы – Хорна (Cmh_1 – для групп соединений, Cmh_2 – для всех соединений).

	J_1	J_2	Ks_1	Ks_2	Cmh_1	Cmh_2
Ладога – Курнистое	0.51	0.30	0.68	0.46	0.67	0.43
Ладога – Обвалованное	0.39	0.26	0.56	0.42	0.80	0.53
Курнистое – Обвалованное	0.58	0.46	0.74	0.63	0.91	0.84

Преобладающий в Ладожской популяции рдеста 6,10,14-триметилпентадекан-2-он является производным высшей жирной кислоты (14-метилпентадекановая кислота) и, возможно, его экологические функции также лежат в области обеспечения конкурентоспособности вида среди других растений. О наличии аллелопатических свойств данного соединения сообщается в [Villaflores et al., 2019].

Также 6,10,14- триметилпентадекан-2-он обладает фагостимулирующей активностью [Mohamed et al., 1992], что усиливает защитные функции растения.

В целом, по всем 36 мажорным компонентам были выявлены отличия с оценкой различия по содержанию более 20% между НМ

рдеста гребенчатого из инвазионной популяции и какой-либо популяцией вида из озёр нативного ареала (табл. 7).

Можно предположить, что такие существенные различия в преобладании тех или иных мажорных компонентов обусловлены тем, что рдест гребенчатый обитает в условиях различного гидробиологического окружения и находится в различных абиотических (климатических) (табл. 2) условиях вегетации, из которых наиболее важными, по-видимому, являются температура и солнечная инсоляция.

Известно, что в литоральной зоне озера температура воды в большей степени следует за температурой воздуха [Литоральная зона..., 2011]. Как видно из таблицы 2, сред-

Таблица 7. Расположенные в порядке убывания содержания (%) мажорные компоненты эфирного масла *P. pectinatus* из Ладожского озера (оз. Л) в сравнении с их содержанием у *P. pectinatus* из озёр Курнистое (оз. К) и Обвалованное (оз. О), а также оценки преобладания в одном из местообитаний со значением различия более 20% по содержанию.

№	Вещество	оз. Л, %	оз. К, %	оз. О, %	Преобладание в		Преобладание	
					Ладоге	в Астраханских озёрах		
					Различие >20% между оз. Л и оз. К	Различие >20% между оз. Л и оз. О	Различие >20% между оз. К и оз. Л	Различие >20% между оз. О и оз. Л
1	6,10,14-триметилпентадекан-2-он	9.09	3.12	4.21	65.7	53.7	0.0	0.0
2	(Е)-гекс-2-ен-1-ол	7.71	2.73	3.38	64.6	56.2	0.0	0.0
3	тетрадекановая кислота	6.52	14.55	11.01	0.0	0.0	55.2	40.8
4	(Е)-4-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)бут-3-ен-2-ол; [β -ионол]	4.68	0	0	100.0	100.0	0.0	0.0
5	гексаналь	4.29	0.92	2.57	78.6	40.1	0.0	0.0
6	гексадекановая кислота	3.34	23.92	15.2	0.0	0.0	86.0	78.0
7	3,7,11,15-тетраметил-2-гексадецен-1-ол; [фитол]	3.33	3.66	2.1	0.0	36.9	0.0	0.0

№	Вещество	оз. Л, %	оз. К, %	оз. О, %	Преобладание в Ладоге		Преобладание в Астраханских озёрах	
					Различие >20% между оз. Л и оз. К	Различие >20% между оз. Л и оз. О	Различие >20% между оз. К и оз. Л	Различие >20% между оз. О и оз. Л
8	<i>генэйкозан</i>	3.18	3.54	0.73	0.0	77.0	0.0	0.0
9	<i>гептаналь</i>	3.1	0.1	0.84	96.8	72.9	0.0	0.0
10	<i>трикозан</i>	2.31	7.83	2.15	0.0	0.0	70.5	0.0
11	<i>бензальдегид</i>	2.27	0.11	1.36	95.2	40.1	0.0	0.0
12	<i>гептадекан</i>	2.14	1.14	2.82	46.7	0.0	0.0	24.1
13	2,6,6-триметилциклогекс-2-ен-1,4-дион; [кетоиизофорон]	1.87	0.46	0.73	75.4	61.0	0.0	0.0
14	6,10-диметилундекан-2-он	1.86	0.07	0.05	96.2	97.3	0.0	0.0
15	2-пропан-2-илциклогексан-1-ол	1.85	0.06	0.37	96.8	80.0	0.0	0.0
16	2-фенилацетальдегид	1.68	0.08	0.37	95.2	78.0	0.0	0.0
17	<i>пентадеканаль</i>	1.62	0	0	100.0	100.0	0.0	0.0
18	<i>гексадекан-1-ол</i>	1.61	1.21	0	24.8	100.0	0.0	0.0
19	2-пентилфуран	1.32	0.29	0.53	78.0	59.8	0.0	0.0
20	<i>октан-2,3-дион</i>	1.3	0	0	100.0	100.0	0.0	0.0
21	5-(4,8-диметилнонил)-5-метилоксолан-2-он	1.28	0	0.07	100.0	94.5	0.0	0.0
22	(Е)-окт-6-ен-2-он	1.28	0.37	0.55	71.1	57.0	0.0	0.0
23	<i>нонадека-1,18-диен-7,10-дион</i>	0.96	1.81	0	0.0	100.0	47.0	0.0
24	(5Е,9Е)-6,10,14-триметилпентадека-5,9,13-триен-2-он	0.86	1.3	1.08	0.0	0.0	33.8	20.4
25	(2Е,4Е)-гепта-2,4-диеналь	0.8	0.32	1.07	60.0	0.0	0.0	25.2
26	<i>пентакозан</i>	0.77	2.26	0.96	0.0	0.0	65.9	0.0
27	(3Е,5Е)-нона-3,5-диен-2-он	0.58	0.3	1.23	48.3	0.0	0.0	52.8
28	2-гексанон	0.31	2.14	0.38	0.0	0.0	85.5	0.0
29	5b,9bH,10a-лабда-8(20),13(16),14-триен-18-оикацид, 15,16-эпокси-, метиловый эфир(8CI)	0	0	2.1	0.0	0.0	0.0	100.0
30	<i>метил(1S,5S,8aS)-5-(2-фуран-3-илэтил)-1,4a-диметил-6-метилен-3,4,5,7,8,8a-гексагидро-2H-нафталин-1-карбоксилат</i>	0	0	1.41	0.0	0.0	0.0	100.0
31	(5R,8R,9S,10S,13S,14S,17S)-17-ацетил-10,13-диметил-1,2,3,4,5,6,7,8,9,11,14,15,16,17-тетрадекагидроциклопента[а]фенантрен-он	0	0.19	7.35	0.0	0.0	100.0	100.0
32	<i>метилоктадеканаот</i>	0	4.54	1.78	0.0	0.0	100.0	100.0

№	Вещество	оз. Л, %	оз. К, %	оз. О, %	Преобладание в Ладоге		Преобладание в Астраханских озёрах	
					Различие >20% между оз. Л и оз. К	Различие >20% между оз. Л и оз. О	Различие >20% между оз. К и оз. Л	Различие >20% между оз. О и оз. Л
33	(3R)-5-[(1S,4aS,8aS)-5,5,8a-триметил-2-метилиден-3,4,4a,6,7,8-гексагидро-1H-нафтален-1-ил]-3-метилпент-1-ен-3-ол; [<i>маноол</i>]	0	0	4.13	0.0	0.0	0.0	100.0
34	(6E,10E)-3,7,11,15-тетраметилгексадека-1,6,10,14-тетраен-3-ол	0	7.14	6.63	0.0	0.0	100.0	100.0
35	11-гексадеценовая кислота.	0	1.44	2.51	0.0	0.0	100.0	100.0
36	(E)-4-(2,6,6-триметилциклогексен-1-ил)бут-3-ен-2-он; [<i>β-ионон</i>]	0	2.35	3.11	0.0	0.0	100.0	100.0

Примечание: полужирным шрифтом выделены общие мажорные компоненты для трёх популяций *P. pectinatus*.

няя месячная температура воздуха в июне-июле в Волховской губе и Астраханской обл. различается на 8–9 °С, а суммарная солнечная радиация в южной части ареала (нативного) выше в 1.3 раза, чем в инвазионном местообитании в Ладожском озере.

Известно, что функция β -иона, являющегося одним из мажорных компонентов НМ у *P. pectinatus* из Астраханских озёр, наряду с другими ионами – защищать растения от избыточной солнечной радиации (в том числе, ультрафиолетовой) [Lamikanra, Richard, 2002], которая значительно выше в южном местообитании рдеста. Ионон токсичен для цианобактерий, поскольку нарушает работу их фотосинтетической системы, например, у *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing [Shao et al., 2011]. В этой связи, β -ионон наряду с жирными кислотами, возможно, входит в состав аллелохимического комплекса НОС, используемого рдестом в конкурентной борьбе с цианобактериями. В озёрах Волго-Ахтубинской поймы исход данной борьбы может приводить к резкому изменению трофического типа озера в каждый конкретный сезон [Kurashov et al., 2018].

В НМ инвазионной популяции рдеста гребенчатого в Ладожском озере произошло замещение β -иона на β -ионол (рис. 2).

Ионол обладает выраженной антиоксидантной активностью и выступает как протектор против патологических изменений в биохимических процессах [Degterev, Zaikov, 1985]. Показано, что ионол вызывает большие структурные изменения в организации всех клеточных органелл (ядро, митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи, эндоцитоплазматический ретикулум) и образование новых необычных мембранных структур в цитоплазме. Он предотвращает появление у растений специфических особенностей старения и апоптоза [Bakeeva et al., 2001]. Поэтому, замещение β -иона в НМ у инвазионной популяции рдеста на β -ионол, вероятно, можно рассматривать как элемент адаптации к существованию в условиях Ладожского озера.

Кроме β -иона целый ряд НОС (соединения №№ 29–35 из таблицы 7), входящих в состав мажорных компонентов у рдеста из водоёмов нативного ареала также вообще не присутствовали в составе НМ *P. pectinatus* из Волховской губы Ладожского озера.

Кроме β -ионола в составе НМ популяций из водоёмов нативного ареала не были обнаружены пентадеканаль и октан-2,3-дион, входящие в состав мажорных компонентов НМ вида-вселенца в Ладожском озере.

В целом, в составе НМ у инвазионной популяции рдеста гребенчатого в Волховской губе Ладожского озера не были обнаружены 31 НОС, выявленные в компонентном составе НМ популяций рдеста из нативного ареала. В

то же время, в составе НМ рдеста из озёр Волго-Ахтубинской поймы не были обнаружены 37 соединений, присутствующих у рдеста из Ладожского озера (табл. 4). Данный факт свидетельствует об исключительной пластичности НМ рдеста гребенчатого, позволяющего ему адаптировать свой метаболизм к существованию в широком диапазоне абиотических условий и различного биологического окружения. Данное обстоятельство позволяет виду успеш-

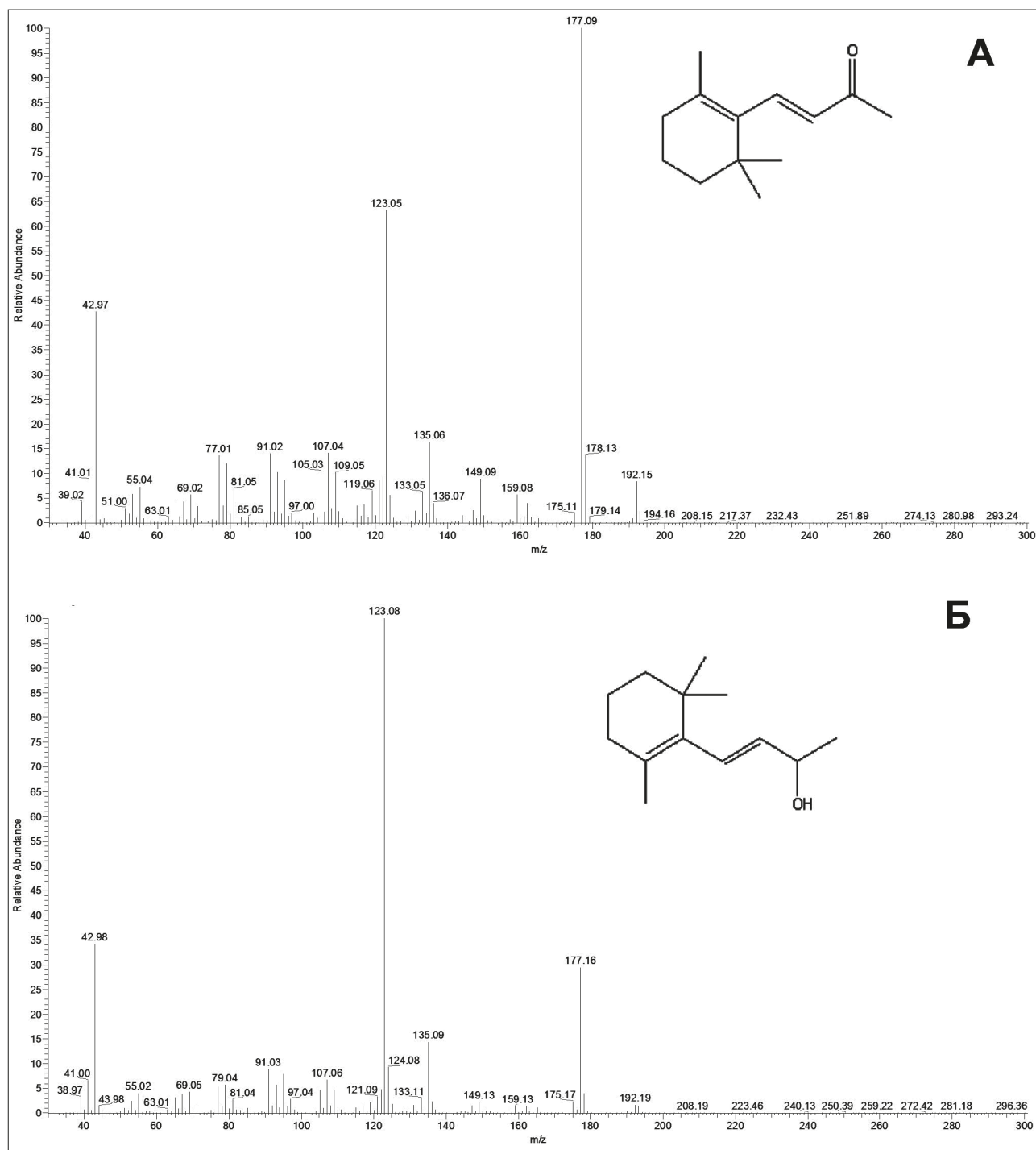


Рис. 2. Масс-спектры β -ионона (А) и заместившего его в НМ инвазионной популяции *P. pectinatus* β -ионона (Б).

но вселяться в новые местообитания, как это и произошло в случае с Ладожским озером.

Заключение

Таким образом, при инвазии рдеста гребенчатого в Ладожское озеро произошло существенное изменение его НМ. Если в озёрах нативного ареала в составе НМ преобладали жирные кислоты (29.3 – 40.0%) и кетоны (14.5 – 18.5%), то у рдеста из Ладожского озера – кетоны (27.4%), альдегиды (18.1%). Примерно треть соединений в составе НМ были специфичны как у инвазионной популяции рдеста гребенчатого в Ладожском озере, так и у популяций рдеста из водоёмов нативного ареала. Также произошла серьёзная перестройка в составе мажорных компонентов НМ растения при вселении вида в Ладожское озеро. При этом общий уровень продуцирования НОС (суммарное содержание) в составе эфирного масла у растения-вселенца был в тех же пределах, что и у рдеста из водоёмов нативного ареала.

Следует отметить, что, несмотря на предпринятую нами попытку исследования всего НМ *P. pectinatus*, на полноту этого исследования повлияли ограничения, накладываемые использованными методами паровой гидродистилляции и газовой хромато-масс-спектрометрии. Например, остались неисследованными нерастворимые в гексане НОС (а таковые, по нашему мнению, имеются). Необходимы дальнейшие исследования, которые позволят более полно изучить НМ *P. pectinatus*, например, с использованием таких методов как CO_2 -экстракция и жидкостная хромато-масс-спектрометрия.

Способность рдеста гребенчатого в большой степени изменять свой метаболизм путём синтеза совокупности метаболитов, обеспечивающих его биохимическую и экологическую адаптацию, является одним из механизмов, способствующих данному виду осваивать новые местообитания, прежде всего те, которые связаны с антропогенным эвтрофированием, подобно Волховской губе Ладожского озера. В этой связи очень интересен вопрос о степени полиморфизма у *P. pectinatus*. Насколько сходны геномы рдеста в исследованных популяциях, и за счёт чего реализуется зафиксиро-

ванный нами биохимический полиморфизм, проявляющийся в разном составе НМ у инвазионной популяции рдеста гребенчатого в Ладожском озере и у популяций рдеста из водоёмов нативного ареала?

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по темам № 0154-2019-0001 и № 0154-2019-0002.

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

- Александров В.В. Жизненное состояние особей и ценопопуляций *Potamogeton pectinatus* L. в монодоминантных и смешанных фитоценозах // В сб.: Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: Материалы III Международной конференции, 10–11 октября 2007 г., Керчь, ЮгНИРО. Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 2008. С. 52–60.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Элодея канадская в Чивыркуйском заливе озера Байкал // География и природные ресурсы. 2006. № 1. С. 59–62.
- ГОСТ 24027.2-80. Сырьё лекарственное растительное. Методы определения влажности, содержания золы, экстрактивных и дубильных веществ, эфирного масла. М.: Изд-во стандартов, 1980. 31 с.
- ГОСТ 24027.2-80. Сырьё лекарственное растительное. Методы определения влажности, содержания золы, экстрактивных и дубильных веществ, эфирного масла. (Электронный документ) // (<https://meganorm.ru/Index/30/30604.htm>). Проверено 11.02.2020.
- Государственная Фармакопея СССР. Издание 11. Выпуск 1. 1987. 335 с.
- Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и охране окружающей среды Астраханской области за 2009 год. Астрахань, 2010. 326 с.
- Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов во внутренних водоёмах // Водные ресурсы. 1978. № 2. С. 133–142.
- Дгебуадзе Ю. Чужеродные виды: экологическая угроза // Наука в России. 2013. № 6. С. 95–102.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 1. С. 2–8.

- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Кондратьев М.Н., Ларилова Ю.С. Роль аллелопатии в инвазии растительных видов (обзор) // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2018. № 2. С. 48–61.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Капустина Л.Л., Митрукова Г.Г., Русанов А.Г., Алешина Д.Г., Иофина И.В., Протопопова Е.В., Родионова Н.В., Трифонова М.С. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции её изменения в конце XX – начале XXI в. // Биосфера. 2018. Т. 10. № 2. С. 65–121. DOI: <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v10i2.439>
- Летанская Г.И., Русанов А.Г. Оценка трофического статуса Ладожского озера // В кн.: Ладога. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 341–347.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Петрова Н.А., Иофина И.В., Капустина Л.Л., Кулиш Т.П., Петрова Т.Н., Расплетина Г.Ф. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004 гг.) // Экологическая химия. 2005. Т. 14. № 4. С. 209–234.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озёр Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.
- Распопов И.М. Видовое и ценогическое разнообразие высших водных и прибрежно-водных растений в литоральной зоне Ладожского озера // В кн.: Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 52–64.
- Русанов А.Г. Пространственное распределение высшей водной растительности Ладожского озера в зависимости от природных и антропогенных факторов // В кн.: Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 68–101.
- Русанов А.Г. Пространственная структура сообщества макрофитов Ладожского озера и факторы, её регулирующие // В кн.: Ладога. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 253–259.
- Строительная климатология. Актуализированная редакция. СНИП 23-02-99. Минстрой России. М., 2015. 124 с.
- Ткачёв А.В. Исследование летучих веществ растений. Новосибирск: Издательско-полиграфическое предприятие «Офсет», 2008. 969 с.
- Трифорова М.С., Курашов Е.А., Барбашова М.А. Биологическое загрязнение донных сообществ литоральной зоны Ладожского озера // Российский журнал прикладной экологии. 2018. № 4(16). С. 37–41.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки / Под ред. И.С. Трифонова. СПб.: Наука, 2003. 232
- Яндекс.Карты // (<https://yandex.ru/maps/>). Проверено 11.02.2020.
- Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications / Eds Manuel J. Reigosa, Nuria Pedrol, and Luís González. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2006. 637 pp.
- Aslam F., Khaliq A., Matloob A., Tanveer A., Hussain S., Zahir Z.A. Allelopathy in agro-ecosystems: a critical review of wheat allelopathy-concepts and implications // *Chemoecology*. 2017. Vol. 27. P. 1–24. DOI 10.1007/s00049-016-0225-x
- Bains G., Kumar A.S., Rudrappa T., Alff E., Hanson T.E., Bais H.P. Native plant and microbial contributions to a negative plant – plant interaction // *Plant. Physiol.* 2009. Vol. 151. P. 2145–2151.
- Bais H.P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R.M., Vivanco J.M. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions // *Science*. 2003. Vol. 301. P. 1377–1380.
- Bakeeva L.E., Zamyatnina V.A., Shorning B.Yu., Aleksandrushkina N.I., Vanyushin B.F. Effect of the antioxidant ionol (BHT) on growth and development of etiolated wheat seedlings: control of apoptosis, cell division, organelle ultrastructure, and plastid differentiation // *Biochemistry (Moscow)*. 2001. Т. 66. No. 8. С. 850–859.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Front. Ecol. Environ.* 2004. Vol. 2. P. 436–443.
- Chadin I., Volodin V., Whiting P., Shirshova T., Kolegova N., Dinan L. Ecdysteroid content and distribution in plants of genus *Potamogeton* // *Biochemical Systematics and Ecology*. 2003. Vol. 31. No. 4. P. 407–415. Doi:10.1016/s0305-1978(02)00172-2
- Czekanowski J. Coefficient of racial likeness and durchschnittliche Differenz // *Anthropol. Anz.* 1922. Vol. 9. P. 227–249.
- Degterev I.A., Zaikov G.E. Ionol [BHT]. Distribution in the organism, metabolism, and biological effect. II. Biological effects of ionol (survey) // *Pharmaceutical Chemistry Journal*. 1985. Vol. 19. No. 10. P. 653–661.
- Dorning M., Cipollini D. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects // *Plant. Ecol.* 2006. Vol. 184. P. 287–296.
- Erhard D. Allelopathy in aquatic environments // *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. / Eds Manuel J. Reigosa, Nuria Pedrol, and Luís González. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2006. P. 433–450.
- Fink P. Ecological functions of volatile organic compounds in aquatic systems // *Marine and freshwater behaviour and physiology*. 2007. Vol. 40. No. 3. P. 155–168.
- Flamini G. Natural Herbicides as a Safer and More Environmentally Friendly Approach to Weed Control: A Review of the Literature Since 2000 // *Studies in Natural Products Chemistry*. 2012. Vol. 38. P. 353–396.
- Gopal B., Goel U. Competition and Allelopathy in Aquatic Plant Communities // *The Botanical Review*. 1993. Vol. 59. No. 3. P. 155–210.
- Hu H., Hong Y. Algal-bloom control by allelopathy of aquatic macrophytes – A review // *Front. Environ. Sci. Engin. China*. 2008. Vol. 2, No. 4. P. 421–438.
- Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // *Bull. Soc. Vaudoise sci. Natur.* 1901. Vol. 37. Bd. 140. P. 241–272.

- Kantrud H.A. Sago pondweed (*Potamogeton pectinatus* L.): A literature review // Resource Publication. Washington, DC: U.S. – Fish and Wildlife Service, Fish and Wildlife. 1990. No. 176. 89 p.
- Keddy P., Reznicek A.A. Great Lakes vegetation dynamics: the role of fluctuating water levels and buried seeds. // Journal of Great Lakes Research. 1986. Vol. 12. P. 25–36.
- Kimura F., Sato M., Kato-Noguchi H. Allelopathy of pine litter: delivery of allelopathic substances into forest floor // J. Plant. Biol. 2015. Vol. 58. P. 61–67.
- Kurashov E.A., Krylova J.V., Mitrukova G.G., Chernova A.M. Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7. No. 4. P. 433–448. <https://doi.org/10.1134/S1995425514040064>
- Kurashov E.A., Mitrukova G.G., Krylova Yu.V. Interannual Variability of Low-Molecular Metabolite Composition in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) from a Floodplain Lake with a Changeable Trophic Status // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 179–194. <https://doi.org/10.1134/S1995425518020063>
- Lamakanra O., Richard O.A. Effect of storage on some volatile aroma compounds in fresh-cut cantaloupe melon // J. Agric. Food Chem. 2002. Vol. 50. P. 4043–4047.
- Lara-Núñez A., Romero-Romero T., Ventura J.L., Blancas V., Anaya A.L., Cruz-Ortega R. Allelochemical stress causes inhibition of growth and oxidative damage in *Lycopersicon esculentum* // Mill. Plant Cell Environ. 2006. Vol. 29. P. 2009–2016.
- Lorenzo P., Pazos-Malvido E., Reigosa M.J., González L. Differential responses to allelopathic compounds released by the invasive *Acacia dealbata* Link (Mimosaceae) indicate stimulation of its own seed // Aust. J. Bot. 2010. Vol. 58. P. 546–553.
- Mohamed A.M., Quisenberry S.S., Moellenbeck D.J. 6,10,14-trimethylpentadecan-2-one: a Bermuda grass phagostimulant to fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) // Journal of Chemical Ecology. 1992. Vol. 18. P. 673–682. <https://doi.org/10.1007/BF00987827>
- Morisita M. Measuring of interspecific association and similarity between communities // Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biology). 1959. No. 3. P. 65–80.
- Nakai S., Yamada S., Hosomi M. Anti-cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum* // Hydrobiologia. 2005. Vol. 543. P. 71–78.
- Penning W.E., Mjelde M., Dudley B., Hellsten S., Hanganu J., Kolada A., van den Berg M., Poikane S., Phillips G., Willby N.J., Ecke F. Classifying aquatic macrophytes as indicators of eutrophication in European lakes // Aquatic Ecology. 2008. Vol. 42. P. 237–251.
- Rudrappa T., Bonsall J., Gallagher J.L., Seliskar D.M., Bais H.P. Root-secreted allelochemical in the noxious weed *Phragmites australis* deploys a reactive oxygen species response and microtubule assembly disruption to execute rhizotoxicity // J. Chem. Ecol. 2007. Vol. 33. P. 1898–1918.
- Sager L., Lachavanne J.-B. The M-NIP: a macrophyte-based Nutrient Index for Ponds. // Hydrobiologia. 2009. Vol. 634. P. 43–63.
- Sand-Jensen K., Riis T., Vestergaard O., Larsen S.E. Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. // Journal of Ecology. 2000. Vol. 88. P. 1030–1040.
- Shao J., Xu Y., Wang Z., Jiang Y., Yu G., Peng X., Li R. Elucidating the toxicity targets of β -ionone on photosynthetic system of *Microcystis aeruginosa* NIES-843 (Cyanobacteria) // Aquatic Toxicology. 2011. Vol. 104. P. 48–55.
- Sørensen T.A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish com-mons // Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs Biologiske Skrifter. 1948. Vol. 5. P. 1–34.
- Sun X., Jin H., Zhang L., Hu W., Li Y., Xu N. Screening and isolation of the algicidal compounds from marine green alga *Ulva intestinalis* // Chin. J. Ocean. Limnol. 2016. Vol. 34. P. 781–788. DOI: 10.1007/s00343-016-4383-z
- Uddin M.N., Robinson R.W. Allelopathy and resource competition: the effects of *Phragmites australis* invasion in plant communities // Botanical Studies. 2017. Vol. 58:29. 12 p. DOI 10.1186/s40529-017-0183-9
- Villaflores O.B., Ortega K.M.M., Empaynado-Porto A., Lirio S., Yak H.-K., Albano D.R., Corpuz M.J.-A.T. Anti-angiogenic activity of *Gracilaria coronopifolia* J.G. Agardh extract by lowering the levels of trace metals (iron, zinc and copper) in duck chorioallantoic membrane and in vitro activation of AMP-kinase // Molecular Biology Reports. 2019. 10 pp. <https://doi.org/10.1007/s11033-019-04864-x>
- Waridel P., Wolfender J.-L., Lachavanne J.-B., Hostettmann K. ent-Labdane diterpenes from the aquatic plant *Potamogeton pectinatus* // Phytochemistry. 2003. Vol. 64. P. 1309–1317.
- Waridel P., Wolfender J.-L., Lachavanne J.-B., Hostettmann K. ent-Labdane glycosides from the aquatic plant *Potamogeton lucens* and analytical evaluation of the lipophilic extract constituents of various *Potamogeton* species // Phytochemistry. 2004. Vol. 65. P. 945–954.
- Zuo S., Zhou S., Ye L., Ding Y., Jiang X. Antialgal effects of five individual allelochemicals and their mixtures in low level pollution conditions // Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. Vol. 23. P. 15703–15711. DOI: 10.1007/s11356-016-6770-6

CHANGE OF LOW-MOLECULAR-WEIGHT METABOLOME OF ALIEN SPECIES *POTAMOGETON PECTINATUS* L. IN LAKE LADOGA IN COMPARISON WITH NATIVE RANGE

© 2020 Kurashov E.A.^{a, b, *}, Krylova J.V.^b, Rusanov A.G.^a

^a Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 196105, Russia

^b Saint-Petersburg Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution «All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography» («GosNiorch» by L.S. Berg), Saint Petersburg, 199053, Russia
e-mail: *evgeny_kurashov@mail.ru.

The question of the formation of the component composition of low-molecular-weight organic compounds in aquatic macrophytes constituting their low-molecular-weight metabolome, when moving into new habitats, remains to be explored. The aim of this work is to carry out a comparative study of the component composition of the low-molecular-weight metabolome of sago pondweed (*Potamogeton pectinatus* L.) on the low-molecular-weight organic compounds contained in its essential oil from the invasive population in Lake Ladoga and populations from the native range in the Astrakhan Oblast of the Russian Federation. The main method of the research is gas chromatography-mass spectrometry. It is shown that during the invasion of *P. pectinatus* into Lake Ladoga, there was a change in the content of various groups of low-molecular-weight organic compounds in the essential oil and a change in the complex of major components. Fatty acids (29.3–40.0%) and ketones (14.5–18.5%) prevailed in the low-molecular-weight metabolome of sago pondweed in the lakes of the native area. Ketones (27.4%) and aldehydes (18.1%) were the main groups in this species from Lake Ladoga. About a third of the compounds in the composition of the low-molecular-weight metabolome were specific both to the invasive population of the sago pondweed in Lake Ladoga and to the population of the species from the lakes of the native range. The plasticity of the metabolism of *P. pectinatus* allows it to adapt to a wide spectrum of abiotic conditions and different biological environments and to move into new habitats, especially in those which are under the anthropogenic impact.

Keywords: *Potamogeton pectinatus*, low molecular weight organic compounds, low molecular weight metabolome, gas chromatography mass spectrometry, invasive plants, Lake Ladoga, floodplain lakes.

***ATTAGENUS GOBICOLA* FRIVALDSZKY, 1892 И *ANTHRENUS PICTURATUS* SOLSKIJ, 1876 (COLEOPTERA: DERMESTIDAE) – НОВЫЕ ИНВАЗИВНЫЕ ВИДЫ ЖУКОВ- КОЖЕЕДОВ В ФАУНЕ БЕЛАРУСИ**

© 2020 Островский А.М.

Учреждение образования «Гомельский государственный медицинский университет»,
Гомель, 246000, Республика Беларусь
e-mail: Arti301989@mail.ru

Поступила в редакцию 15.10.2019. После доработки 06.05.2020. Принята к публикации 18.05.2020

Для Беларуси впервые приводится фактический материал, собранный на территории города Гомеля, по новому для фауны республики чужеродному восточнопалеарктическому виду жуков-кожеедов *Attagenus gobicola* Frivaldszky, 1892 (Coleoptera: Dermestidae) – опасному вредителю кератинсодержащих материалов, зоологических коллекций и зерновых продуктов, естественный ареал которого включает засушливые и предгорные районы центральной и восточной частей Средней Азии. Дана информация о его современном распространении, а также особенностях биологии и экологии. Упомянутая в статье находка *Anthrenus picturatus* Solskij, 1876 также является первой для Беларуси.

Ключевые слова: Coleoptera, Dermestidae, *Attagenus gobicola*, *Anthrenus picturatus*, кожееды, Беларусь, виды-вселенцы.

Введение

Жуки-кожееды (Coleoptera: Dermestidae) – одна из важнейших в практическом отношении групп синантропных насекомых. Их ареалы расширяются порой столь стремительно, что за экспансией того или иного представителя этого семейства, постепенно становящегося космополитом, бывает трудно уследить. Кожееды могут причинять вред самым разным продуктам и предметам. Существует множество видов кожеедов, вредящих запасам животного происхождения; есть виды, приводящие в негодность преимущественно растительные продукты (зерно, какао-бобы, копру и др.). Ряд кожеедов перешёл к жизни в жилищах человека, где повреждает одежду из натуральных (шерстяных или шёлковых) тканей, ковры и иные предметы обихода. Наличие видов Dermestidae в грузах и складах часто является признаком заражённости материалов другими вредителями, которыми, в свою очередь, питаются личинки кожеедов [Мордкович, Соколов, 1999]. Наконец, кроме вреда, связанного с непосредственной порчей тех

или иных объектов или продукции, необходимо упомянуть и о таком важном аспекте, как влияние на здоровье человека. К сожалению, по сей день актуальны слова Р.Д. Жантиева [1976] о недостаточной изученности эпидемиологического значения Dermestidae в качестве переносчиков болезней животных и человека. Многие жуки-кожееды, обитающие в жилых помещениях, могут при этом развиваться на различной падали (например, на трупиках синантропных грызунов), в гнёздах и на останках птиц, в мусорных кучах и т. д. Некоторые синантропные виды семейства Dermestidae имеют важное аллергологическое значение [Panzani, Ariano, 2001].

Настоящее сообщение посвящено *Attagenus gobicola* Frivaldszky, 1892 (Coleoptera: Dermestidae) – восточнопалеарктическому виду жуков-кожеедов, впервые отмеченному на территории Беларуси. По данным Р.Д. Жантиева, на момент публикации его известной монографии, посвящённой жукам-кожеедам СССР [1976], *A. gobicola*, считавшийся на тот момент подвидом *A. augustatus* Ballion, 1870, был широко распро-

странён в Восточном Казахстане, Тянь-Шане, Забайкалье, Памиро-Алае, Монголии, Северном и Западном Китае (Синьцзян, Цинхай, Ганьсу и Внутренняя Монголия). По современным данным, в Палеарктике *A. gobicola* распространён на территории России (Транс-Байкальский регион), в Монголии, Индии, Северном и Западном Китае, Восточном Казахстане, Киргизии, Таджикистане, Афганистане, Туркменистане [Veer, Rao, 1995; Veer, 2011; Háva, 2015; Feroz et al., 2016]. На территории Европы впервые был обнаружен в Швеции [Åkerlund, 1995]. В последнее время отмечен и в Европейской части России на территории Воронежской [Негробова, Негробов, 2002] и Курской [Коваленко, 2019] областей, что может свидетельствовать о его активной экспансии в западном направлении за пределами исходного ареала.

Материал

На территории Беларуси *A. gobicola* впервые был обнаружен весной 2017 г. в

городе Гомеле. Материал собран автором 07–08.04.2017 г. на подоконнике 3-го этажа Гомельской областной клинической поликлиники (52°25'48"N, 31°0'53"E). В 2018–2020 гг. существование данной популяции в том же местообитании подтвердилось новыми находками. Всего за период исследований было собрано и определено 10 экземпляров (8♂♂ и 2♀♀). Весь собранный материал находится в коллекции автора.

Систематические замечания

От обычного и широко распространённого на территории города Гомеля близкого вида – кожеда Смирнова *A. smirnovi* Zhantiev, 1973 – помимо различий в строении гениталий, *A. gobicola* отличается более крупными размерами тела (4–6 мм), верх которого покрыт одноцветными жёлтыми волосками, бурой окраской надкрылий, а также последним члеником усиков самцов, не менее, чем в 6 раз превышающим длину двух предыдущих члеников вместе взятых (рис.).



Рис. Комплекс отличительных признаков *Attagenus gobicola* Frivaldszky, 1892 (верхний ряд) и *A. smirnovi* Zhantiev, 1973 (нижний ряд): А – самец, В – самка, С – усик самца.

Особенности биологии и экологии вида

В пределах естественного ареала *A. gobicola* обитает в горных лесах, где поднимается до верхней границы арчовников. Жуки иногда питаются на цветущих растениях рода *Ferula*, *Atraphaxis*, *Malus* и др. Личинки развиваются в дуплах, под корой и в сухой почве у стволов деревьев, питаются трупами членистоногих. Кроме того, они часто концентрируются в гнёздах птиц (особенно в населённых пунктах), где питаются кератинсодержащими веществами и остатками пищи пернатых. В безлесных районах *A. gobicola* развивается в гнёздах птиц и в скоплениях сухих насекомых в трещинах скал и под камнями. В Узбекистане на высоте 2200 м лёта жуков начинается в середине мая, а в Таджикистане на высоте 1100 м первые жуки были найдены в начале апреля. Развитие продолжается 2 года. Первая зимовка протекает в фазе личинки, второй раз зимуют жуки, приступающие к размножению весной следующего года. При благоприятных условиях, особенно в южной части естественного ареала, развитие может сокращаться до 1 года. В этом случае зимуют только жуки [Жантиев, 1976]. Кроме того, личинки часто встречаются на складах и в жилых помещениях, где повреждают кератинсодержащие материалы и зернопродукты [Косолапова, 1968; Соколов, 1972].

Обсуждение

Следует отметить, что описываемая популяция *A. gobicola* из города Гомеля является единственной известной на сегодняшний день находкой вида в Беларуси. В то же время, данное обстоятельство не вызывает особого удивления на фоне наблюдающихся в последние годы интенсивных миграционных процессов. Вероятно, миграция населения, сопровождаемая ввозом в Беларусь различных предметов домашнего обихода, одежды и пр., может способствовать завозу на территорию нашей страны многих чужеродных синантропных насекомых, в том числе и жуков-кожеедов. Подтверждением тому также служит находка самки ещё одного инвазивного вида жуков-кожеедов – *Anthrenus picturatus* Solskij, 1876 – на подоконнике 2-го этажа зала

ожидания железнодорожного вокзала «Гомель» 30.04.2019 г.

Выводы

Таким образом, обнаружение *A. gobicola* и *A. picturatus* в областном центре на юго-востоке Беларуси представляет особый интерес в связи с их продолжающейся активной экспансией в Европейской части Евразийского континента. В связи с этим следует уделять особое внимание правильной диагностике вредителей кератинсодержащих материалов, зоологических коллекций и зернопродуктов, включив *A. gobicola* и *A. picturatus* в ключи для определения кожеедов Беларуси. В то же время, накопление сведений о распространении и биологии этих видов позволит дать ценную информацию, необходимую для совершенствования мероприятий по борьбе с ними.

Финансирование работы

Работа выполнена за счёт собственных средств и по личной инициативе автора.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах.

Литература

- Жантиев Р.Д. Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР. М.: Изд-во МГУ, 1976. 182 с.
- Коваленко Я.Н. *Attagenus gobicola* J. Frivaldszky, 1892 // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Сост. М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. С. 279–280.
- Косолапова Г.Д. Видовой состав складских клещей и насекомых, распространённых вне зернохранилищ // Тр. Казахск. НИИ защиты растений. 1968. Т. 10.
- Мордкович Я.Б., Соколов Е.В. Справочник-определитель карантинных и других опасных вредителей сырья, продуктов запаса и посевного материала / Под ред. В.В. Поповича. М.: Колос, 1999. 384 с.
- Негробова Е.А., Негробов С.О. Жуки-кожееды (Coleoptera, Dermestidae) Воронежской области // Приспособления организмов к действию экстремальных экологических факторов. Мат. VII Международной

- научно-практической экологической конференции, г. Белгород, 5–6 ноября 2002 г. Белгород, 2002. С. 60–61.
- Соколов Е.А. Материалы к фауне и экологии кожеедов (Coleoptera: Dermestidae) Казахстана // Тр. Казахск. НИИ защиты растений. 1972. Т. 11.
- Åkerlund M. Ängern *Attagenus augustatus gobicola* (Coleoptera, Dermestidae) – ett nytt skadedjur eller bara en tillfällig gäst? // Entomologisk Tidskrift. 1995. Vol. 116 (1–2). S. 68.
- Feroz M., Tara J.S., Háva J., Azam M., Ramamurthy V.V. New faunastic records of Dermestidae (Coleoptera) from Kargil, India // Munis Entomology & Zoology. 2016. Vol. 11. No. 1. P. 160–164.
- Háva J. World Catalogue of Insects: Dermestidae (Coleoptera). Leiden; Boston: Brill, 2015. Vol. 26. 419 pp.
- Panzani R.C, Ariano R. Arthropods and invertebrates allergy (with the exclusion of mites): the concept of panallergy // Allergy. 2001. Vol. 56. P. 1–22.
- Veer V. Diversity of dermestid beetles (Coleoptera: Dermestidae) from India, with identification key to adults of Indian genera and description of a new subspecies // Entomology: Ecology & Biodiversity. Scientific Publishers (India). 2011. P. 495–522.
- Veer V., Rao R.M. Taxonomic and biological notes on three *Attagenus* spp. (Coleoptera: Dermestidae) not previously recorded as pests of stored woollen fabrics in India // Journal of Stored Products Research. 1995. Vol. 31. No. 3. P. 211–219.

***ATTAGENUS GOBICOLA* FRIVALDSZKY, 1892
AND *ANTHRENUS PICTURATUS* SOLSKIJ, 1876 (COLEOPTERA:
DERMESTIDAE) – THE NEW INVASIVE SPECIES OF CARPET
BEETLES IN THE FAUNA OF BELARUS**

© 2020 Ostrovsky A.M.

Educational establishment «Gomel State Medical University»,
Gomel, 246000, Republic of Belarus
e-mail: Arti301989@mail.ru

For the first time the actual material collected in the territory of the city of Gomel is given for a new to the fauna of the Republic of Belarus alien east-palaearctic species of carpet beetles *Attagenus gobicola* Frivaldszky, 1892 (Coleoptera: Dermestidae). This species is a dangerous pest of keratin-containing materials, zoological collections and grain products, the natural range of which includes arid and foothill areas of the central and eastern parts of Central Asia. Information on current species distribution, as well as the features of biology and ecology is given. The find of *Anthrenus picturatus* Solskij, 1876 mentioned in the article is also the first one for Belarus.

Keywords: Coleoptera, Dermestidae, *Attagenus gobicola*, *Anthrenus picturatus*, carpet beetles, Belarus, invader species.

***THLADIANTHA DUBIA* BUNGE В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ, БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ**

© 2020 Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н.

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

Поступила в редакцию 05.12.2019. После доработки 19.04.2020. Принята к публикации 11.05.2020.

Thladiantha dubia Bunge – восточноазиатский вид, многолетняя травянистая лазящая лиана, которая в естественных условиях произрастает на Дальнем Востоке России, в Северо-Восточном Китае и на Корейском полуострове. В Центральной Европе, в Северной Америке, Южной Америке (Эквадор) и Японии является чужеродным видом. В большинстве стран Европы не относится к инвазионным растениям. В европейской части России разводится как декоративное растение и встречается по разнообразным нарушенным местообитаниям. В некоторых регионах России имеет инвазионный статус.

Выполнена оценка распространения *Thladiantha dubia* Bunge в Брянской области методом сеточного картографирования. Вид отмечен в 69 из 223 обследованных квадратов (30.94%). Встречается на пустырях, у жилья, длительно сохраняется на заброшенных участках. Нами обнаружены и изучены сообщества с доминированием *Th. dubia*. В антропогенных местообитаниях вид формирует монодоминантные устойчивые сообщества. На основании анализа геоботанических описаний сообществ с доминированием данного вида нами установлена ассоциация *Thladianthetum dubiae* ass. nov. Образование монодоминантного сообщества возможно благодаря активному вегетативному размножению *Th. dubia* и затенению местообитаний. Гладианта выделяет колины – ингибиторы роста. Предположительно вектором её инвазии является антропохория. На территории Брянской области это потенциально инвазионный вид. Биомасса растения характеризуется хорошей поглотительной способностью некоторых тяжёлых металлов, и вид может использоваться как ремедиатор почв.

Ключевые слова: *Thladiantha dubia*, Брянская область, распространение, инвазия, сеточное картографирование, растительные сообщества, метод Ж. Браун-Бланке, аллелопатия, тяжёлые металлы.

Введение

Thladiantha dubia Bunge – восточноазиатский вид, многолетняя травянистая лазящая лиана, которая в естественных условиях произрастает на Дальнем Востоке России, в Северо-Восточном Китае и на Корейском полуострове [Пробатова, 1987]. В Центральной Европе, в Северной Америке, Южной Америке (Эквадор) и Японии является чужеродным видом [EuroMed..., 2019; Flora of China..., 2019; Flora of North America..., 2019].

В большинстве стран Европы *Th. dubia* не относится к инвазионным растениям [Pušek et al., 2012; EuroMed..., 2019]. На Украине указывается как колонофит [Protoporova, Shevera, 2014] и как инвазионный вид [Tokaryuk et al., 2012].

В европейской части России разводится как декоративное ампельное и пищевое рас-

тение, «убегает из культуры», осваивая рудеральные, сегетальные местообитания, встречается в парках, заброшенных садах, близ дачных посёлков и около жилья. В некоторых регионах России имеет инвазионный статус [Тремасова и др., 2013; Panasenko, 2014; Виноградова и др., 2015; Абрамова, Голованов, 2016; Мининзон, Тростина, 2018; и др.]. В Калужской обл. гладианта сомнительная – натурализовавшийся вид, который прочно закрепился в местах вселения, успешно размножается (преимущественно вегетативно), часто образует заросли, но пока не распространяется за пределы определённых участков [Калужская флора..., 2010]. В Рязанской [Казакова, 2004] и Тульской [Шереметьева и др., 2008] областях – эфемерофит. В Тверской [Нотов, 2009] и Московской [Адвентивная..., 2012] областях – колонофит. Для пяти обла-

стей Верхневолжского региона (Ярославской, Ивановской, Костромской, Владимирской и Тверской) указан как потенциально инвазионный вид [Тремасова и др., 2013]. Для флоры г. Курска считается эпекофитом [Скляр, 2017], для флоры национального парка «Орловское Полесье» (Орловская обл.) – колонофитом [Абадонова, 2010].

Детальные сведения о распространении *Th. dubia* в Брянской обл. отсутствуют. Обзорные работы по флоре Брянской обл. [Босек, 1975; Харитонцев, 1986; Булохов, Величкин, 1998] были изданы более 20 лет назад и не позволяют объективно оценить роль гладианты в растительном покрове региона. Так как этот вид натурализуется и формирует монодоминантные сообщества, целесообразно представить современную характеристику фитоценозов с его доминированием.

Цель работы – выявить особенности распространения и фитоценологическую приуроченность *Th. dubia* на территории Брянской обл.

Материалы и методы

Оценка распространения *Th. dubia* на территории Брянской обл. (Россия) выполнена методом картографирования на сеточной основе. Территория Брянской обл. разбита на 390 ячеек в соответствии с градусной сеткой; базовая ячейка – 5 градусов по широте и 10 по долготу, площадь ячейки – около 104 км². Исследования проведены на 306 флористических маршрутах в 223 ячейках за период 2011–2019 гг. Находка вида в ячейках отмечена кружками разных цветов, в зависимости от характера местообитаний, где отмечен вид. Для составления карты распространения *Th. dubia*, помимо собственных наблюдений, использованы литературные данные [Харитонцев, 1986] и данные гербариев Брянского и Московского государственных университетов (BRSU, MW).

Геоботанические описания сообществ с доминированием *Th. dubia* выполнены авторами в 2009–2019 гг. на территории Брянской обл. Сообщества описывались на пробной площади 25–100 м² или в пределах естественных границ сообщества. Обилие видов дано по комбинированной шкале обилия-покры-

тия [Braun-Blanquet, 1964]: 5 – проективное покрытие более 75%; 4 – проективное покрытие 50–75%; 3 – проективное покрытие 25–50%; 2 – проективное покрытие 5–25%; 1 – особи вида многочисленны, но покрытие до 5%; «+» – особи вида разрежены, покрытие до 1%; r – очень редко, не более 4 экземпляров на площадке. Класс постоянства (КП) приведён римскими цифрами по пятибалльной шкале: I – вид присутствует менее чем в 20% описаний, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%.

Обработка геоботанического материала проводилась в соответствии с принципами эколого-флористической классификации [Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978]. Названия высших синтаксонов указаны по «Vegetation of Europe...» [Mucina et al., 2016]. Диагностические комбинации видов (Д. в.) высших синтаксонов приводятся по базе EuroVegBrowser – электронного приложения к «Vegetation of Europe...» [Mucina, Dengler, 2017] и по сводке Н.Б. Ермакова [2012]. Наименования синтаксонов соответствуют кодексу фитосоциологической номенклатуры [Weber et al., 2000].

Экологическая оценка местообитаний сообществ (влажность, кислотность почвы, обеспеченность почвы минеральным азотом) выполнена с применением оптимумных шкал [Ellenberg et al., 1992].

Названия сосудистых растений указаны по сводке П. Ф. Маевского [Маевский, 2014].

Для выяснения участия вида в биогенной миграции элементов группы тяжёлых металлов (ТМ) использовался спектрофотометрический метод, определялась валовая концентрация (мг/кг) 12 ТМ в биомассе и почве. Точечные пробы почвы отбирали ножом по методу «диагонали» из одного горизонта (методика прикопок) в слое почвы 0–5 см (для аллелопатических проб), 0–20 см (для экоаналитических работ), затем готовили среднюю пробу. Почвенные пробы и биомассу *Th. dubia* отбирали в д. Добрунь (53°18'31"N, 34°14'32"E) Брянского района Брянской обл. Нож для придания стерильности перед взятием проб три раза погружали в почву. Число точечных проб соответствует ГОСТ 28168-89 и общепринятой процедуре пробоподготов-

ки [ГОСТ 28168-89, 1989; ГОСТ 29269-91, 2005; ГОСТ 17.4.4.02-84, 2008]. Определение валового содержания ТМ в почвенных и растительных образцах выполняли с использованием прибора «Спектроскан Макс» фирмы Spectron. При экспонировании порошковых проб предварительно строили градуировочные графики для стандартных образцов почвы и растительной биомассы согласно методике в разделе градуирование [Методика выполнения..., 2004]. В качестве ориентировочно допустимых концентраций (ОДК) веществ в почве использовали значения, приведённые в ГН 2.1.7.2041-06 [2006–2017] и ГН 2.1.7.2511-09 [2009]. Коэффициенты накопления (Кн) рассчитывали как отношение концентрации элемента в растениях к концентрации элемента в почве.

Для исследования аллелопатических свойств и аллелопатической активности *Th. dubia* использовали общепринятые методики биопроб, методику биотестирования водных вытяжек из почвы (определение фитотоксичности) [Гродзинский, 1965; ГОСТ Р ИСО 22030-2009, 2010]. Среднюю всхожесть семян биотестера (*Raphanus raphanistrum*) выражали в процентах к соответствующей всхожести в контроле, которую принимали за 100%. Определяли число условных кумариновых единиц (УКЕ): процент всхожести семян биотестера пересчитывали в УКЕ по шкале Гродзинского [Гродзинский, 1965], индекс токсичности (J). Опыт проводили в 5-кратной повторности. Из пробы почвы готовили водную вытяжку в соотношении 1:10 и анализировали полученный раствор. Почву для исследования аллелопатических свойств *Th. dubia*, отбирали непосредственно под растениями, на расстоянии 1.45 м и 2.90 м от границы сообщества *Th. dubia*, контроль – почва, отобранная в сообществе без *Th. dubia*, вне зоны аллелопатического влияния (на залежи).

Анализ результатов исследований проводили статистическими методами с использованием пакета MS Excel 2010: при обработке полученной информации применялся одномерный анализ вариационных рядов (средние величины признака и их ошибки ($M \pm m$), точности опыта ($p, \%$)) [Лакин, 1990].

Результаты и их обсуждение

Распространение в регионе

В начале XX в. *Th. dubia* не был отмечен на территории, относящейся к современной Брянской обл. [Хитрово, 1923]. Предположительно, культивирование этого растения в регионе началось в 1960-х гг. Один из первых гербарных сборов сделан П.З. Босеком 29 августа 1974 г. на пустыре у ж. д. станции г. Почепа (MW 05269915). Примечательно, что сбор был определён В.Н. Павловым, то есть для знатока Брянской флоры П.З. Босека это растение тогда было неизвестно. Позднее гладианта сомнительная отмечалась как одичавшее растение из культуры в Брянском, Почепском и Трубчевском районах без указаний точных местонахождений [Босек, 1975]. Б.С. Харитонцев на территории левобережья Десны Брянской обл. привёл два точных местонахождения *Th. dubia* (с. Красный Колодец (Брасовский р-н), пос. Колпа (Дятьковский р-н) с указанием, что вид изредка встречается во всех районах левобережья [Харитонцев, 1986]. Н.Н. Панасенко отмечал наличие *Th. dubia* во флоре г. Севска [Панасенко, 2002], а позднее и во флоре г. Брянска [Панасенко, 2009].

В настоящее время вид зарегистрирован нами в 69 ячейках (рис. 1) из 223 обследованных квадратов, что составляет 30.94%. Он отмечен на территории 21 административного района Брянской обл. (спорадически встречается в большинстве районных центров), и этот показатель значительно выше, чем в соседних регионах Средней России. В Рязанской обл. *Th. dubia* отмечена на территории 5 административных районов [Казакова, Щербаков, 2017], в Тверской – 5 районов [Нотов, 2009], в Тульской – 6 районов [Щербаков и др., 2017], в Московской – 6 районов [Щербаков, Любезнова, 2018], во Владимирской обл. – 6 районов [Серёгин, 2012]. Скорее всего, более высокая встречаемость вида в Брянской обл., по сравнению с соседними регионами, связана с целенаправленным поиском инвазионных растений на территории региона. Как правило, гладианта встречается у жилья, вдоль заборов в секторе малоэтажной (частной) застройки, на пустырях, в балках и оврагах, используемых населением как свалки.

Особенности сообществ, сформированных *Thladiantha dubia*

Во вторичном ареале *Th. dubia*, распространяясь по нарушенным местообитаниям, формирует монодоминантные сообщества, которые длительно удерживаются в местах вселения [Alegro et al., 2010; Панасенко и др., 2013; Kuluev et al., 2019]. В Хорватии сообщество с доминированием этого вида отнесено к союзу *Salicion albae* Soó 1940 [Alegro et al., 2010]. В Брянской обл. сообщества тладианты ранее были отнесены к дериватному сообществу *Thladiantha dubia* класса *Galio-Urticetea* Passarge ex Kopecky 1969 [Панасенко и др., 2013; Поцепай, Анищенко, 2013].

На основании анализа геоботанических описаний нами установлена ассоциация *Thladianthetum dubiae* ass. nov. hoc loco.

Ассоциация *Thladianthetum dubiae* ass. nov. hoc loco (табл. 1; номенклатурный тип (holotypus) – описание 6).

Диагностический (характерный) вид: *Th. dubia* (доминант). Состав и структура. Облик сообщества определяет *Th. dubia*. В период цветения с июля до начала сентября она создаёт яркий зелёно-жёлтый аспект. С высоким постоянством встречаются диагностические виды класса *Epilobietea angustifolii*: *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*, *Chelidonium majus* и *Dactylus glomerata*. В составе ценофлоры отмечены виды классов *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*. Сообщества двухуровневые: первый подъярус создаётся тладиантой сомнительной, второй – разнотравьем: *Urtica dioica*, *Chelidonium majus*, *Lactuca serriola*,

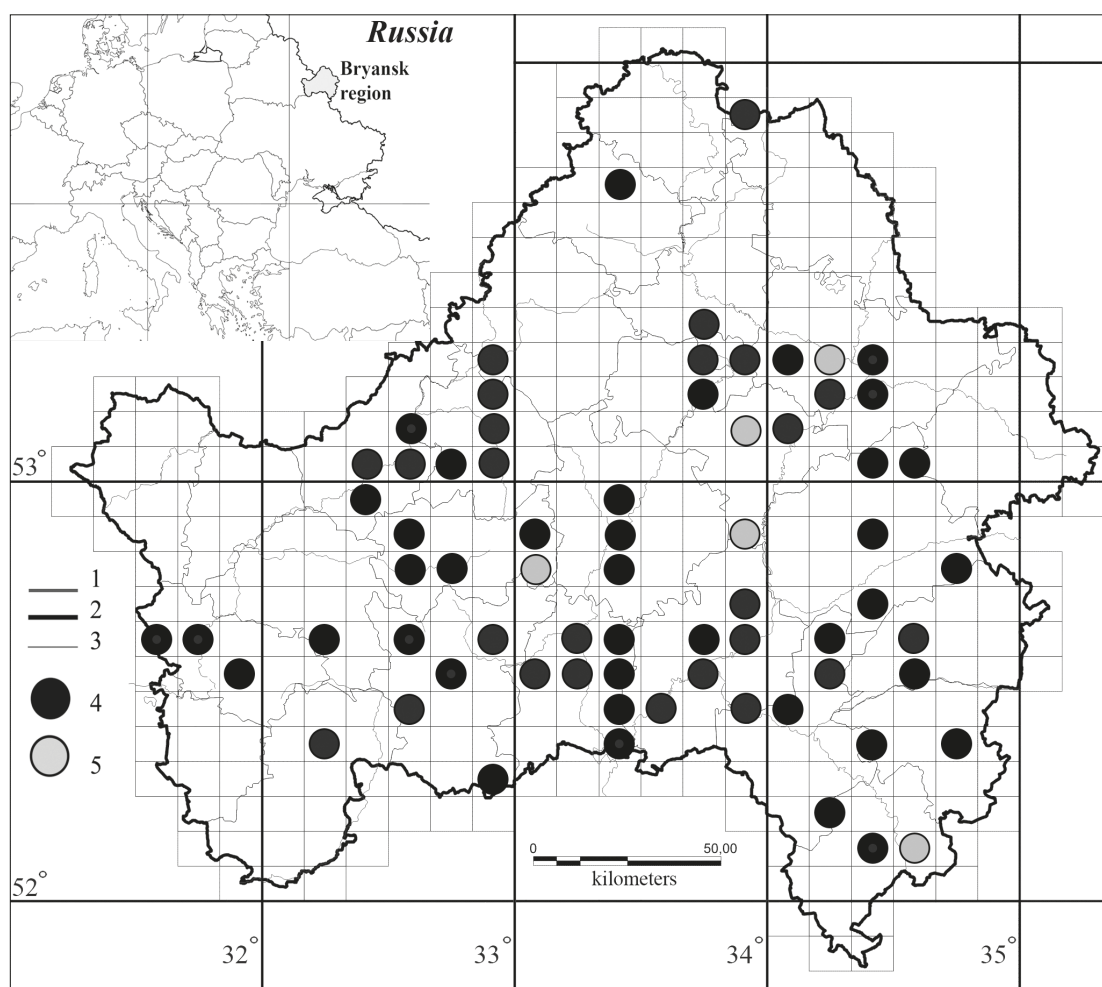


Рис. 1. Картограмма распространения *Thladiantha dubia* на территории Брянской области. Условные обозначения: 1 – речная сеть; 2 – границы области; 3 – границы административных районов; 4 – вид в квадрате обнаружен только в антропогенных местообитаниях; 5 – вид в квадрате обнаружен в полуприродных и естественных местообитаниях.

Таблица 1. Характеризующая таблица сообществ ассоциации *Thladianthetum dubiae* ass. nov. hoc loco

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Площадь описания, м ²	40	15	14	16	16	16	25	25	25	16	16	25	120	50	100	40	25	35	10	20
Число видов	17	15	17	11	9	8	10	10	12	16	11	12	9	13	11	12	12	13	9	12
Проективное покрытие, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Высота травостоя, м	2.9	2.5	1.6	0.7	1.5	1	1	0.5	2.2	1	1	0.4	2.1	1.7	1.9	2.1	1.9	2.3	2.9	2.1
	Экологическая оценка местообитаний																			
F	6.3	6.5	6.1	6.2	5.7	6.4	6.5	6.1	6.3	6.4	6.2	6.5	6.4	6.3	6.2	6.4	6.4	6.4	6.3	6.5
R	7.2	7.2	6.9	7.1	6.6	7.2	6.9	7.2	7.3	6.9	7.3	7.1	7.4	7.2	7.4	7.3	7.4	7.5	7.2	7.3
N	7.3	7.5	7.5	7.3	7.6	7.5	7.5	7.5	7.3	7.4	7.5	7.3	7.4	7.4	7.4	7.4	7.4	7.5	7.4	7.5
<i>Thladiantha dubia</i>	5	5	5	4	4	5	5	4	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	Д. в. ассоциации <i>Thladianthetum dubiae</i>																			
<i>Urtica dioica</i>	1	1	1	2	2	2	2	3	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Glechoma hederacea</i>	+	+	+	.	.	+	.	+	+	.	.	.	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dactylus glomerata</i>	+	+	.	r	.	r	.	.	.	+	r	.	.	+	.	+	.	.	.	+
<i>Chelidonium majus</i>	1	1	.	+	.	+	+	r	r	.	.	+	.	1
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+
<i>Gallium aparine</i>	.	.	+	+	1	.	.	.	+	+
<i>Impatiens noli-tangere</i>	+	+	+
	Д. в. порядка <i>Convulvuletalia sepium</i>																			
<i>Cabystegia sepium</i>	.	.	+	r	.	+	.	.	+
<i>Echinocystis lobata</i>	+	+	.	.	1	+
<i>Humulus lupulus</i>	+	+	.	.
	Д. в. класса <i>Artemisietea vulgaris</i>																			
<i>Leonurus quinquelobatus</i>	+	.	+	1	.	+	r	+	1	r
<i>Arctium lappa</i>	+	+	.	+	2	r	r	.	.	2
<i>Arctium tomentosum</i>	1	1	.	+
<i>Cicorium intubus</i>	+	+	+	+	+	.	.	.
<i>Artemisia vulgaris</i>	r	.	+
<i>Oenothera biennis</i>	+	+	+

Cichorium intybus, *Cirsium arvense*, *Arctium lappa*, *Artemisia vulgaris*. Изредка зарегистрированы лианы: *Humulus lupulus*, *Echinocystis lobata*. Иногда *Th. dubia* ведёт себя как почвенно-покровный вид, такое поведение отмечалось у *Echinocystis lobata* и *Parthenocissus inserta* [Булохов и др., 2018; Панасенко, Анищенко, 2018]. Общее проективное покрытие составляет 100%.

Th. dubia заселяет местообитания при присутствии опоры: старых заборов, ограждений, погибших плодовых деревьев, разрушающихся строений. Среднее число её вертикальных побегов составляет 48.7 ± 3.4 на 1 м^2 .

Сообщества бедны видами, в описаниях отмечено от 8 до 17 видов растений, что связано с доминированием гладианты, которая, как зонтиком, покрывает растения, лишая их светового довольствия. Мониторинговые наблюдения в географически различных точках показали, что состав и структура сообществ мало изменяются, хотя площадь зарослей увеличивается. За период наблюдений (2009–2016 гг.) площадь, занятая *Th. dubia*, увеличилась в 4 раза (д. Оболешево, Клинецовский район, Брянская обл.).

Местоположение и экология. Фитоценозы приурочены к заброшенным участкам, встречаются у жилья по пустырям, единично встречаются в естественных местообитаниях (склоны балок и речных долин). *Гладианта* захватывает склоновые местности, разрастаясь из нарушенных местообитаний.

Фитоценозы приурочены к богатым азотом местообитаниям (7.3–7.6) с умеренно влажными (6.1–6.5) и нейтральными (6.9–7.5) почвами. *Th. dubia* формирует среднюю надземную биомассу: сырую – 2.9 кг/м^2 , сухую – 0.74 кг/м^2 .

Таблица 2. Аллелопатическая активность *Thladiantha dubia*

Показатели биотестера	1	2	3
Прорастание семян биотестера, % к контролю ($M \pm m$)	21.72 ± 1.12	33.41 ± 2.18	46.18 ± 2.05
Прирост корней биотестера, % к контролю ($M \pm m$)	8.33 ± 0.9	22.37 ± 1.22	34.52 ± 1.53
J	28.17	22.59	9.62
УКЕ	197.7	122.5	111.5

Примечание. 1 – почва под растениями, 2 – почва на расстоянии 1.45 м, 3 – почва на расстоянии – 2.90 м от границы сообщества.

Распространение сообщества. Спорадически в центральных и южных районах Брянской обл.

Синтаксономическое положение. Сообщества ассоциации относятся к союзу *Aegopodium podagrariae* Tüxen 1967, порядку *Galio-Alliarietalia* Oberd. in Görs et T. Müller 1969, классу *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951

Биохимические особенности *Thladiantha dubia*

Исследования вытяжек из почвы в сообществах с доминированием *Th. dubia* показали аллелопатическую активность за счёт выделения растением ингибиторов роста (табл. 2).

Образцы почвы, взятые непосредственно под растениями *Th. dubia*, на расстоянии 1.45 м обнаружили токсичность для биотестера ($J = 28.17$ и $J = 22.59$), в третьем варианте почвенные вытяжки имели допустимую степень токсичности ($J = 9.62$). Индекс фитотоксичности почвенной вытяжки сопоставим с фитотоксичностью почвенной вытяжки прорастания семян биотестера доказан для почвенной вытяжки в радиусе 1.45 м от границ сообщества *Th. dubia*.

Наличие аллелопатически активных веществ в почве – водорастворимых колинов – выявлено при определении УКЕ: наивысшая концентрация – непосредственно под растениями в сообществе. Эти данные подтверждаются мнением А.М. Гродзинского, что на почву без подстилки приходится от 66 до 99% суммарной активности колинов [Гродзинский, 1965]. Выделение ингибиторов роста – колинов – сравнимо с аллелопатической активностью древесного вида *Acer negundo*,

Таблица 3. Показатели элементного состава биомассы сообществ из *Thladiantha dubia*

Элемент/ ОДК	<u>Sr</u> –	<u>Pb</u> 32	<u>As</u> 2.0	<u>Zn</u> 55	<u>Cu</u> 33	<u>Ni</u> 20
1	109±11	26±3	1.8±0.9	43±5	41±5	24±4
2	122±10	29±5	1.1±0.2	46±5	43±3	15±1
Кн	0.90	0.91	1.71	0.93	0.96	1.65
Элемент/ ОДК	<u>Co</u> –	<u>Fe</u> –	<u>Mn</u> 1500	<u>Cr</u> –	<u>V</u> 150	<u>Ti</u> –
1	1.4±0.4	45364±49	215±9	63±6	0	0
2	0	31540±25	108±11	39±4	29±3	1985±36
Кн	0	1.44	1.99	1.60	0	0

Примечание. 1 – валовая концентрация в мг/кг ($M \pm m$) ТМ в надземной фитомассе. 2 – валовая концентрация в мг/кг ($M \pm m$) ТМ в почве под сообществами. Кн – коэффициент накопления.

активно расселяющегося в различных местообитаниях [Ерёменко, 2014], а также отмечено для *Vinca minor* и *Parthenocissus vitacea* [Панасенко, Анищенко, 2018].

Аллелопатические вещества в водной вытяжке из почвы под *Th. dubia* оказывают ингибирующее влияние на биотестер, в среднем снижая прорастание семян на 78%. Фитотоксичные вещества, выделяемые *Th. dubia*, распространяются в почве и угнетают прорастание семян на 53–78% в радиусе 1.45–2.90 м от границы её сообщества.

В наших исследованиях установлено содержание тяжёлых металлов в надземной фитомассе тладианты и почве под её сообществами (табл. 3).

Th. dubia участвует в миграции химических элементов, аккумулирует тяжёлые металлы. Биомасса лианы содержит медь в концентрации, превышающей ОДК. В почве под сообществом данного вида зарегистрировано превышение ОДК по железу, стронцию. Наиболее выраженная аккумуляция надземной фитомассой, оцениваемая на основании Кн ($K_n > 1$), наблюдалась для мышьяка, никеля, железа, марганца, хрома (табл. 3).

Th. dubia произрастает в местообитаниях, богатых железом и является видом-индикатором по железу [Микроэлементы..., 1987]. В побеговой массе растений отмечена повышенная аккумуляция железа, которое, как правило, задерживается в подземных органах, поэтому накопление железа выявлено для небольшого числа видов [Поцепай, Анищенко, 2013].

Инвазионный статус *Thladiantha dubia* в Брянской области

На территории Брянской обл. вид натурализовался и проявляет признаки растения-трансформера [Баранова и др., 2018]. Он изменяет облик экосистем, выступает в качестве доминанта, образует значительные по площади одновидовые заросли, препятствует возобновлению аборигенных растений. Локально *Th. dubia*, действительно, производит впечатление растения-трансформера, но достаточно обратиться к карте распространения вида (рис. 1) и мы увидим, что только в 5 ячейках из 69 вид смог освоить естественные местообитания (на территории населённых пунктов!). При проведении 306 флористических маршрутов ни одного случая внедрения в естественные сообщества на значительном удалении от жилья не отмечено! И это при том, что тладианта начала «убегать из культуры» на территории региона еще в 1980-е гг. Результат внедрения её в сообщества отличается от инвазии таких трансформеров, как *Acer negundo*, *Heracleum sosnowskii*, *Solidago canadensis*, *Solidago gigantea* [Панасенко et al., 2012; Панасенко и др., 2014; 2018; Панасенко, 2017], которые способны внедряться в естественные сообщества и существенно изменять их флористический состав и уменьшать разнообразие. Сообщества с доминированием *Th. dubia* формируются на участках с нарушением растительного покрова и при решающей деятельности человека, как распространителя диаспор – клубни лианы вы-

брасываются после прополки вместе с мусором на нарушенные участки вблизи жилья.

Некоторые авторы предполагают, что этот вид обладает достаточно высоким инвазионным потенциалом, а в пойменных местообитаниях может повторить инвазию *Echinocystis lobata* [Токарев, Агеева, 2013; Швец, Кулуев, 2017; Kuluev et al., 2019]. На наш взгляд, без семенного размножения это невозможно, а во вторичном ареале у *Th. dubia* плоды со зрелыми семенами не формируются или эти случаи единичны [Мининзон, Тростина, 2018; Kuluev et al., 2019; Полуянов, устное сообщение, 2019]. На территории Брянской обл. плоды этого растения не наблюдались.

Тладианта сомнительная – колонофит, потенциально инвазионный вид, в связи с тем, что это растение встречается преимущественно в антропогенных местообитаниях и размножается исключительно вегетативно.

Заключение

Th. dubia на территории Брянской обл. отмечена в 69 квадратах из обследованных 223. Это потенциально инвазионный вид.

Спорадически встречается во многих крупных населённых пунктах, расселяется по заброшенным участкам, у жилья. В антропогенных местообитаниях формирует монодоминантные устойчивые сообщества, которые отнесены к ассоциации *Thladianthetum dubiae*. Предположительно вектором инвазии вида является антропохория. Растение использует колины в почве для подавления жизнедеятельности других видов.

Формирование *Th. dubia* монодоминантного сообщества с низким флористическим разнообразием возможно благодаря активному вегетативному размножению в нарушенных местообитаниях, затенению местообитаний и аллелопатическому воздействию. Быстрое развитие лианы препятствует внедрению иных видов в местообитания при создании минимальных условий освещённости.

Сообщества с доминированием тладианты можно рекомендовать к использованию для фиторемедиационных целей путём скашивания биомассы и её дальнейшей утилизации при высушивании.

Необходим контроль над дальнейшим расселением *Th. dubia* на территории Брянской обл., специальные исследования биологии вида и влияния его на состав и структуру растительных сообществ.

Финансирование работы

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 16-54-00036 Бел_a.

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

- Абадонова М.Н. Сосудистые растения национального парка «Орловское Полесье» / Под ред. В.И. Радыгиной. Пос. Жудерский: Изд. нац. парка «Орловское Полесье», 2010. 248 с.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Инвазивные растения Республики Башкортостан: «чёрный список», библиография // Известия Уфимского научн. центра РАН. 2016. № 2. С. 54–61.
- Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2012. 412+120 (цв.) с.
- Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2018. Т. 12. № 4. С. 4–22.
- Босек П.З. Растения Брянской области: Справочное пособие. Брянск: Брянское отделение Приокского книжного изд-ва, 1975. 464 с.
- Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск: Изд-во БГПУ, 1998. 380 с.
- Булохов А. Д., Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н. Нитрофитные травяные сообщества класса *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 в Сожско-Деснинском междуречье // Растительность России. 2018. № 33. С. 19–40.
- Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Владимиров

- Д.Р., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Майоров С.Р., Зыкова Е.Ю. и др. «Чёрная сотня» инвазивных растений России // Совет ботанических садов стран СНГ при Международной ассоциации академий наук: Информационный бюллетень. 2015. № 27. С. 85–89.
- ГН 2.1.7.2041-06. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. Главный государственный санитарный врач Российской Федерации. Постановление от 23 января 2006 года N 1. О введении в действие гигиенических нормативов ГН 2.1.7.2041-06 (с изменениями на 26 июня 2017 года) (Электронный документ) // (<http://docs.cntd.ru/document/901966754>). Проверено 10.11.2019.
- ГН 2.1.7.2511-09. Ориентировочно-допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве: Гигиенические нормативы. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2009. 10 с. // (https://standartgost.ru/g/pkey-14293828439/%D0%93%D0%9D_2.1.7.2511-09). Проверено 29.04.2020.
- ГОСТ 17.4.4.02-84 Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М.: Стандартинформ, 2008. 8 с.
- ГОСТ 28168-89. Почвы. Отбор проб. М.: Стандартинформ, 1989. 7 с.
- ГОСТ 29269-91. Почвы. Общие требования к проведению анализов. М.: Стандартинформ, 2005. 4 с.
- ГОСТ Р ИСО 22030-2009. Качество почвы. Биологические методы. Хроническая фитотоксичность в отношении высших растений. М.: Стандартинформ, 2010. 16 с.
- Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Наук. думка, 1965. 198 с.
- Ермаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 377–483.
- Ерёменко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазивных древесных видов // Российский журнал биологических инвазий. № 2. 2014. С. 39–33.
- Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово, 2004. 388 с.
- Казакова М.В., Щербиков А.В. Флористическая изученность муниципальных районов Рязанской области // Труды Рязанского отделения Русского ботанического общества. Вып. 4: Флористические исследования. Рязань, 2017. С. 84–138.
- Калужская флора: Аннотированный список сосудистых растений Калужской области / Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К. и др. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. 548 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Методика выполнения измерений массовой доли металлов и оксидов металлов в порошкообразных пробах почв методом рентгенофлуоресцентного анализа. М 049-П/04. СПб.: ООО НПО «Спектрон», 2004. 20 с.
- Микроэлементы в растениях: поступление, транспорт и физиологические функции / Под ред. Ю.М. Островской. Киев: Наук. думка, 1987. 181 с.
- Мининзон И.Л., Тростина О.В. Чёрная книга Нижегородской области: чужеродные виды растений, заносные и культивируемые, активно натурализующиеся в условиях Нижегородской области. Седьмая электронная версия. (Электронный ресурс) // (<https://dronr.ru/wp-content/uploads/2018/02/CHernaya-kniga-NNo-VII.pdf>). Проверено 10.11.2019.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Изд. ТвГУ, 2009. 473 с.
- Панасенко Н.Н. Урбанофлора Юго-Западного Нечерноземья России: на примере городов Брянской области: Дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2002. 279 с.
- Панасенко Н.Н. Флора города Брянска. Брянск: Группа компаний «Десяточка», 2009. 134 с.
- Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н. Влияние инвазивных растений *Parthenocissus vitaceae* и *Vinca minor* на показатели биоразнообразия лесных сообществ // Сибирский экологический журнал. 2018. № 6. С. 724–735.
- Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н., Поцепай Ю.Г. Новые сведения о сообществах инвазивных видов в Брянской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, вып. 1. С. 73–80.
- Панасенко Н.Н., Володченко Ю.С., Холенко М.С., Колесникова Ю.В. Особенности распространения и биологии *Solidago canadensis* L. и *Solidago gigantea* Ait. в Брянской области // Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества. 2018. № 4 (16). С. 30–38.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Куликова Е.Я. Сообщества растений-трансформеров: ассоциация *Urtica dioicae-Heracleetum sosnowskyi* // Бюл. Брянского отд. Русского ботанич. общества. 2014. 2 (5). С. 48–53.
- Поцепай Ю.Г., Анищенко Л.Н. Накопление тяжёлых металлов адвентивными растениями синантропных сообществ // Проблемы агрохимии и экологии. 2013. С. 35–40.
- Пробатова Н.С. Семейство Тыквовые – Cucurbitaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л.: Наука, 1987. С. 131–137.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с., 1390 карт.
- Скляр Е.А. Флора города Курска: Дис. ... канд. биол. наук. Курск, 2017. 310 с.
- Токарев Д.В., Агеева А.М. *Thladiantha dubia* Bunge (Cucurbitaceae): из Красной книги СССР в Чёрную книгу флоры (Электронный ресурс) // Огарев-online. 2013. Вып. 11 // (<http://journal.mrsu.ru/wp-content/uploads/2013/12/TOKAREV-D.V.-AGEEVA-A.M.-THLADIANTHA.pdf>). Проверено 10.11.2019.
- Тремасова Н.А., Борисова Е.А., Борисова М.А. Сравнительный анализ инвазивных компонентов флор пяти областей верхневолжского региона // Ярославский педагогический вестник. 2013. Т. 3. № 4. С. 171–177.

- Харитонцев Б.С. Флора левобережья реки Десны в пределах Брянской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 329 с.
- Хитрово В.Н. Конспект флоры Орловской губернии (с приложением карты Орловской губернии, с нанесенными маршрутами исследованных мест по изучению флоры упомянутой губернии). Муратово, 1923. 224 с.
- Швец Д.Ю., Кулуев Б.Р. Тладианта сомнительная: биология, ареал распространения и практическое применение // Доклады Башкирского ун-та. 2017. Т. 2. № 5. С. 725–735.
- Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. Тула: Гриф и К, 2008. 274 с.
- Щербаков А.В., Любезнова Н.В. Список сосудистых растений Московской флоры. М.: ООО Галлея-Принт, 2018. 160 с.
- Щербаков А.В., Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Волкова Е.М. Список флоры Тульской области в пределах бассейна реки Оки // Тр. Рязанского отд. Русского ботанич. общества. Вып. 4: Флористические исследования. Рязань, 2017. С. 139–205.
- Alegro A., Bogdanović S., Rešetnik I., Boršić I. *Thladiantha dubia* Bunge (Cucurbitaceae), new alien species in Croatian flora // *Natura Croatica*. 2010. Vol. 19. P. 281–286.
- Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. Wien; New York: Springer Verlag, 1964. 865 s.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co KG, 1992. 258 s.
- Euro Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. 2019. (Электронный ресурс) // (http://euromed.luomus.fi/euromed_map.php?taxon=353303&size=medium). Date of address: 10.11.2019.
- Flora of China. *Thladiantha dubia* in Flora of China. 2019 (Электронный документ) // (http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200022733). Date of address: 10.11.2019.
- Flora of North America. *Thladiantha dubia* in Flora of North America. 2019. (Электронный документ) // (http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=200022733). Date of address: 10.11.2019.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19 (Suppl. 1). P. 3–264.
- Mucina L., Dengler J. Diagnostic species of classes of the European vegetation (based on Mucina et al. 2016) as easy-to-use Excel file. 2017. // (https://www.researchgate.net/publication/313289046_Diagnostic_species_of_classes_of_the_European_vegetation_based_on_Mucina_et_al_2016_as_easy-to-use_Excel_file) (Date of address: 21.04.2020).
- Kuluev B.R., Shvets D.Y., Golovanov Y.M., Probatova N.S. *Thladiantha dubia* (Cucurbitaceae) in the republic of Bashkortostan as a dangerous weed with high invasive potential // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 160–170.
- Panasenko N.N. Blacklist of flora of Bryansk oblast // *Russian Journ. of Biological Invasions*. 2014. Vol. 5. No. 3. P. 203–205.
- Panasenko N.N. On certain issues of biology and ecology of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden) // *Russian Journ. of Biological Invasions*. 2017. Vol. 8. No. 3. P. 272–281.
- Panasenko N.N., Ivenkova I.M., Eliseenko E.P. Communities of neophytes in Bryansk oblast // *Russian Journ. of Biological Invasions*. 2012. Vol. 3. No. 3. P. 213–219.
- Protopopova V., Shevera M. Ergasiophytes of the Ukrainian flora // *Biodiversity Research and Conservation*. 2014. Vol. 35 (1). P. 31–46.
- Pyšek P., Chytrý M., Pergl J., Sádlo J., Wild J. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats // *Preslia*. 2012. 84. P. 576–630.
- Tokaryuk A.I., Chorney I.I., Korzhan K.V., Budzhak V.V., Velychko M.V., Protopopova V.V., Shevera M.V. The participation of invasive plants in the synanthropic plant communities in the Bukovinian Cis-Carpathian (Ukraine) // *Thaiszia – J. Bot. Košice*, 2012. 22 (2). P. 243–254.
- Weber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. International Code of Phytosociological nomenclature. 3rd additional // *Journal of Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. No. 5. P. 739–768.
- Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // *Classification of plant communities. The Hague*. 1978. P. 287–399.

***THLADIANTHA DUBIA* BUNGE IN THE BRYANSK OBLAST: DISTRIBUTION, ECOLOGY, BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS**

© 2020 Panasenko N.N., Anishchenko L.N.

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

Thladiantha dubia Bunge is an East Asian species, a perennial herbaceous climbing vine, which naturally grows in the Russian Far East, Northeast China and Korean Peninsula. In Central Europe, North America, South America (Ecuador) and Japan it is an alien species. In most European countries *Th. dubia* is not an invasive plant. In the European part of Russia *Th. dubia* is bred as an ornamental plant, and is found in a variety of disturbed habitats. In some regions of Russia it has an invasive status.

The distribution of *Th. dubia* in the Bryansk Oblast was studied using grid mapping. The species was observed in 69 of 223 examined squares (30.94%). *Th. dubia* occurs in disturbed habitats, wastelands, and housing. We have discovered and studied communities dominated by *Th. dubia*. In the anthropogenic habitats the species forms monodominant resistant communities. Based on the analysis of geobotanical descriptions of the communities, we established the association *Thladianthetum dubiae* ass. nov. The formation of a monodominant community is possible due to vegetative propagation and decrease in the illumination of the soil cover. *Th. dubia* secretes colins – growth inhibitors. Presumably, an invasion vector of *Th. dubia* is anthropochoria. In the territory of the Bryansk Oblast *Th. dubia* is a potentially invasive species. Biomass of this plant is characterized by a good absorption capacity of some heavy metals and can be used as a soil remediator.

Keywords: *Thladiantha dubia*, Bryansk Oblast, distribution, invasion, grid mapping, plant communities, Braun-Blanquet approach, allelopathy, heavy metals.

БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ РОДА *CYSTOSEIRA* В АЗОВСКОМ МОРЕ: ВСЕЛЕНИЕ ИЛИ РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА?

© 2020 Степаньян О.В.

Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук,
Ростов-на-Дону, 344006, Россия
e-mail: step@ssc-ras.ru

Поступила в редакцию 10.09.2019. После доработки 21.04.2020. Принята к публикации 11.05.2020.

В настоящее время типичные местообитания *Cystoseira* в Азовском море и Керченском проливе сосредоточены в южной части Таманского залива, на восточной части косы Тузла, в районе мыса Ахиллеон и Керченского п-ова – между мысами Хрони и Казантип. Показано, что *Cystoseira* периодически наблюдается и в юго-западной части Азовского моря, чему способствует компенсационное придонное течение из Чёрного моря, которое при входе в Азовское море из Керченского пролива отклоняется на запад. В исследованиях 2014–2017 гг. обнаружена *Cystoseira barbata* в 2014 г. в районе мыса Зюк (пос. Курортное) и в 2017 г. у мыса Чаганы (пос. Золотое) в Казантипском заливе. В экспедициях 2018 г. в районе собственно мыса Казантип представители *Cystoseira* не обнаружены. Вероятно, их находки у мыса Казантип можно ожидать в ближайшее время, однако дальнейшее продвижение бурых водорослей будет ограничено рыхлыми грунтами. Условия Азовского моря являются для водорослей рода *Cystoseira* экологической границей ареала и для них характерна пульсация его границ. В Азовском море существуют факторы, вызывающие расширение ареала этих водорослей – увеличение солёности, прозрачности и температуры морской воды. Факторы, вызывающие сужение их ареала – уменьшение солёности, прозрачности воды и увеличение количества суровых зим с ледоставом. Водоросли рода *Cystoseira* являются хорошими биологическими индикаторами для многолетних наблюдений за изменениями гидрологического режима моря. Но считать их чужеродными видами в Азовское море вряд ли правомочно.

Ключевые слова: макроводоросли, Чёрное море, Азовское море, *Cystoseira*.

Введение

В Чёрном море отмечается несколько видов бурых водорослей рода *Cystoseira*, максимальное число (5 видов) отмечено для района Босфор – Синоп турецкого побережья [Aysel, Erduğan, 1995; Aysel et al., 1996, 2004, 2008]. Ряд исследователей [Шиганова и др., 2012] однозначно считают инвазией проникновение в Чёрное море средиземноморских видов макроводорослей, в том числе, представителей рода *Cystoseira*. Два вида – *Cystoseira barbata* и *C. crinita* относятся к многолетним водорослям и массовым видам верхней сублиторали Чёрного моря, которые формируют устойчивые сообщества – типичные биотопы, характерные для Чёрного и Средиземного морей [Калугина-Гутник, 1975]. Оба вида обладают широкой экологической пластичностью, однако *C. crinita* предпочитает глубины от 0.5 до 5 м, а *C. barbata* от 2.0 до

25 м. С начала 2000-х гг. отмечена устойчивая тенденция сокращения площадей и исчезновения указанных видов в российском побережье Чёрного моря [Митясева и др., 2003; Ткаченко, 2004; Блинова, 2007; Minicheva et al., 2010; Симакова, 2011; Milchakova, 2011; Громов, 2012; Никитина, Лисовская, 2013; Степаньян, 2014, 2016]. Причины этого явления не ясны, но, по всей видимости, они связаны с многолетним трендом увеличения температуры поверхностного слоя [Кукушкин и др., 2013] и одновременным уменьшением прозрачности в Чёрном море, в том числе из-за развития кокколитофорид [Микаэлян и др., 2011; Kontoyiannis et al., 2012], локально (в портах, бухтах и заливах) – с выемкой твёрдых субстратов и загрязнением морской воды поллютантами, прежде всего, нефтепродуктами [Степаньян, 2018]. Отметим, что в последнее время обитание *C. crinita* в Чёрном море оспаривается, и некоторые авторы счи-

тают этот вид эндемиком Средиземного моря и указывают, что в Чёрном обитает другой вид – *C. bosporica* Sauvageau [Verov et al., 2015]. Тенденция изменений в распределении бурых водорослей в Северном полушарии носит глобальный характер [Merzouka, Johnson, 2011]. В то же время, проблема биологических инвазий, особенно видов, опасных для здоровья человека и экосистем, в том числе морских, стала в последние годы актуальной [Самые опасные..., 2018]

В наиболее подробном чек-листе А.А. Калугиной-Гутник [1975], составленном по данным сборов и литературным данным 1950–1970-х гг., водоросли рода *Cystoseira* для флоры Азовского моря не приведены, но отмечены для Прикерченского флористического района, в который входит и Керченский пролив, однако точных указаний о местонахождении *Cystoseira* нет. В ряде более поздних работ [Воловик и др., 2008; Громов, 2012] виды рода *Cystoseira* приведены для флоры Таманского залива (Керченский пролив) и Азовского моря, без указаний местонахождений водорослей. В.В. Громов [2000] прямо указывает водоросли рода *Cystoseira* как чужеродные виды для Азовского моря. Отметим, что данные водоросли относятся к бореально-тропическому комплексу и нередко встречаются в тропических и субтропических опреснённых эстуариях [Guiry, Guiry, 2019]. Однако, остаётся не ясным – являются ли они постоянными компонентами флоры Азовского моря.

Цель работы – выяснить насколько велико распространение жизнеспособных талломов по морской акватории, как различные факторы водной среды ограничивают распространение указанных водорослей.

Материал и методы

Собственный альгологический материал собран в Азовском и Чёрном (северо-кавказское побережье) морях, в Керченском проливе в летний период в 2005–2018 гг. Для качественной и количественной оценки распределения водорослей использовали стандартные гидробиологические методы [Громов, 1973]: гидробиологические разре-

зы (до глубины 10 м) и пробные площадки (рамка 0.25 м²). Для анализа распределения водорослей использовали опубликованные данные [Волков, 1940; Генералова, 1951; Зиннова, 1967; Калугина-Гутник, 1975; Миничева, Ерёменко, 1993; Aysel, Erduğan, 1995; Aysel et al., 1996, 2004, 2008; Садогурский, 2001, 2006, 2007; Мильчакова, 2003; Ткаченко, 2004; Костенко и др., 2005, 2009; Блинова, 2007; Воловик и др., 2008; Маслов, 2008; Теубова, Мильчакова, 2011а, б; Milchakova, 2011; Никитина, Лисовская, 2013; Minicheva et al., 2014; Миничева и др., 2018; Guiry, Guiry, 2018; Садогурский и др., 2019]. Для установления статуса вселенца использовали шкалу основных признаков вида-вселенца, предложенную А.Ю. Звягинцевым с коллегами [2012] для морей Дальнего Востока, в том числе для прибрежных и эстуарных вод.

Результаты и их обсуждение

Выявлено, что, в настоящее время, типичные местообитания *Cystoseira* в Азовском море и Керченском проливе сосредоточены в южной части Таманского залива, на восточной части косы Тузла, мысе Ахиллеон и Керченском п-ове – между мысами Хрони и Казантип (рис. 1). Отметим, что на Керченском п-ове береговая зона сложена известняками, а в прибрежной зоне Таманского п-ова и в Темрюкском заливе отмечается практически полное отсутствие твёрдых грунтов. Таким образом, расселение *Cystoseira* в основном направлено в юго-западную часть Азовского моря. По всей видимости, способствует их расселению компенсационное придонное течение из Чёрного моря, которое при входе в Азовское море из Керченского пролива отклоняется на запад. «Продвижение» этих водорослей происходит достаточно быстро. Так, в работе С.Е. Садогурского [2014] *Cystoseira barbata* отмечена в 2009 г. в районе пос. Осовины недалеко от мыса Хрони (45°25'25" с. ш., 36°34'35" в. д.), по которому проводится навигационная граница Керченского пролива. В наших исследованиях 2014–2017 гг. мы обнаружили *Cystoseira barbata* в 2014 г. в районе мыса Зюк (пос. Курортное, 45°28'54" с. ш., 36°20'38" в. д.) и в 2017 г. у

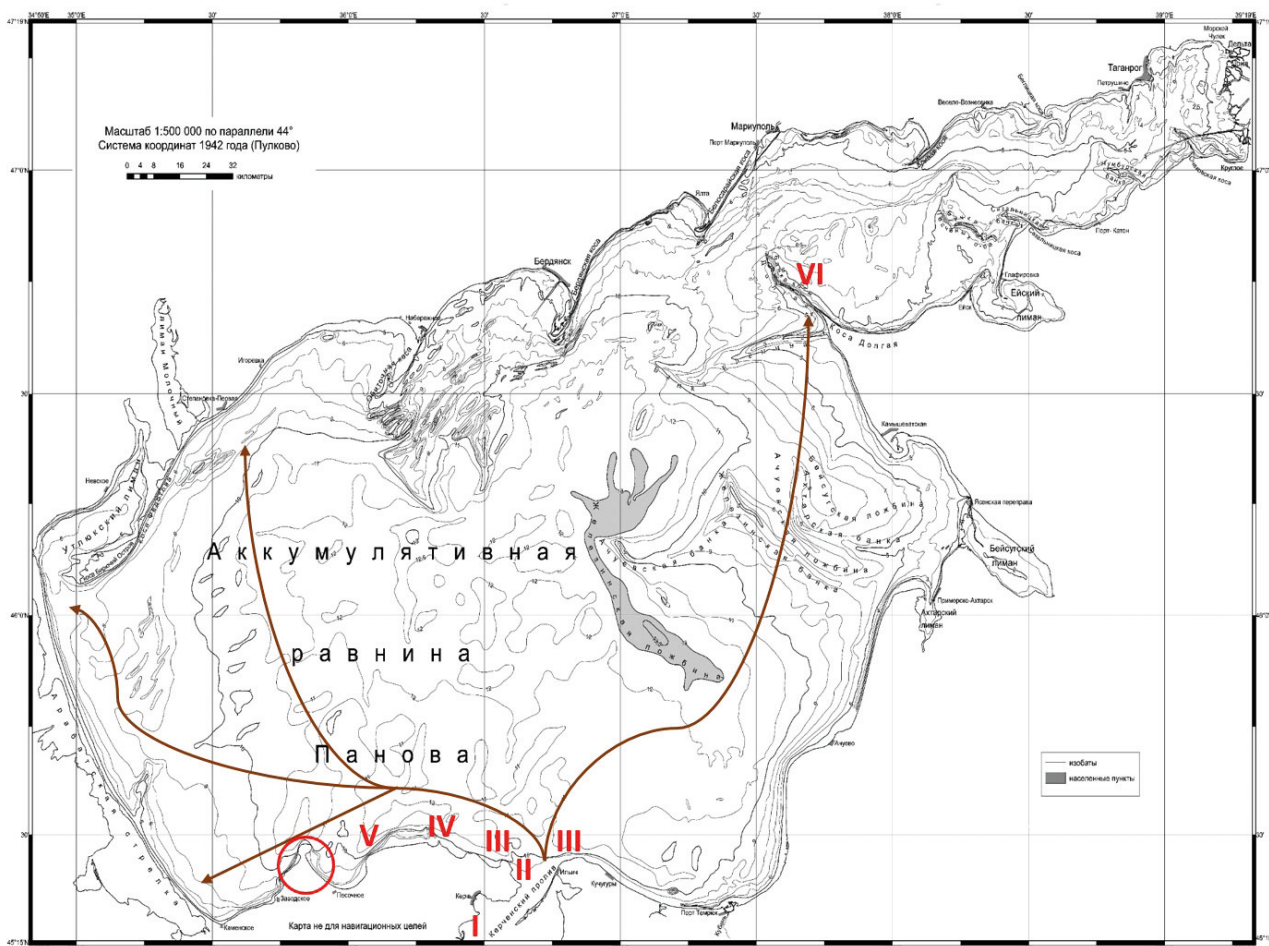


Рис. 1. Находки водорослей рода *Cystoseira* в Азовском море в 2009–2018 гг. I – местообитание в Керченском проливе (при солёности Азовского моря – 10–12‰). Местообитание на Керченском полуострове (при солёности Азовского моря – 14–15‰): II – мыс Хрони, III – мысы Хрони и Ахиллеон, IV – мыс Зюк, V – мыс Чаганы, VI – находка на косе Долгая (апрель 2001 г.). Круг – возможные находки *Cystoseira* в ближайшие годы в районе мыса Казантип. Стрелки – вероятные пути проникновения водорослей.

мыса Чаганы (пос. Золотое, 45°26'12" с. ш., 36°04'18" в. д.) в Казантипском заливе. Хотя в последних экспедициях 2018 г. в районе собственно мыса Казантип водоросли рода *Cystoseira* не обнаружены, нет указаний на их находки и в крупном обобщении [Садогурский и др., 2019]. Но, вероятно, находки этих водорослей у мыса Казантип можно ожидать в ближайшее время, однако дальнейшее продвижение бурых водорослей будет ограничено рыхлыми грунтами Арабатской стрелки.

Рядом исследователей [Громов и др., 1991; Громов, 2000] водоросли рода *Cystoseira* отнесены к числу видов-вселенцев, проникших в Азовское море в конце 1980-х гг. Однако указанные водоросли отмечались ранее для этого района, причём В.Н. Дятлов [1968] указывает на обширные их заросли в азо-

воморской части Керченского п-ова (но без точной географической привязки и видового определения). В работах Л.И. Волкова [1940], собиравшего альгологический материал на Керченском п-ове в период с 1919 по 1925 г., и В.Н. Генераловой [1951], которая исследовала макрофитобентос в 1931–1934 гг., водоросли рода *Cystoseira* для Азовского моря не упомянуты.

В конце апреля 2001 г. автором среди выбросов макрофитов были обнаружены жизнеспособные со сформированными рецептакулами талломы *Cystoseira barbata f. hoffi* на оконечности косы Долгая (46°40'45" с. ш., 37°43'48" в. д.), находящейся в 150 км от Керченского пролива [Степаньян, 2009]. Наиболее вероятная причина находки водоросли в указанном месте – транспортировка талломов

течениями от Керченского пролива и южного берега Керченского п-ова. На прилегающих акваториях подобных находок не было отмечено. Район от ст. Голубицкой до пос. Ачуево находится под влиянием пресного стока р. Кубань, и обитание *Cystoseira* в указанном районе в тот период исключено. Таким образом, наша находка свидетельствует о возможности вселения черноморских водорослей на большую часть акватории Азовского моря. Фактически, водоросли могут достигать Таганрогского залива, но вот их дальнейшая натурализация существенно зависит от ряда факторов морской среды.

В последние годы отмечено увеличение среднегодовой температуры воды Азовского и Чёрного морей на 2 °С [Кукушкин и др., 2012; Матишов и др., 2014а], для Азовского моря выявлены характерная цикличность периодов опреснения – осолонения, при этом в последние несколько лет отмечен существенный рост солёности, в среднем до 14.0‰, в районе Керченского пролива – до 15.0‰ [Дашкевич и др., 2017, фондовые материалы ЮНЦ РАН], а также увеличение прозрачности морской воды на большей части акватории Азовского моря [Сорокина, Кулыгин, 2013; фондовые материалы ЮНЦ РАН].

На наш взгляд, указанные факторы, в первую очередь увеличение солёности морской воды, приводят к расширению зоны расселения *Cystoseira* и проникновению их из Чёрного в Азовское море. Это способствует формированию новых прибрежных биотопов черноморского типа и влияет на продуктивность в юго-западной части Азовского моря. Однако, даже в условиях повышенной солёности Азовского моря, расселение *Cystoseira* будет ограничено наличием твёрдых субстратов для прикрепления и роста этих водорослей.

В ряде работ [Матишов и др., 2014а, б] отмечена тенденция увеличения числа суровых зим, что негативно сказывается на донной растительности мелководного Азовского моря. Ледовый припай, особенно в Керченском проливе, западной части Азовского моря и Таганрогском заливе, двигаясь под действием ветра, фактически «срезает» подводную растительность на глубину до 1 м. Этим об-

стоятельством, вероятно, можно объяснить исчезновение водорослей и отсутствие их в конкретных местообитаниях, после особо холодных зим. Например, такие суровые зимы были зафиксированы в 2003, 2008, 2012 и 2016 гг., когда вся акватория Азовского моря оставалась подо льдом свыше 100 дней. Даже в менее суровые зимы, когда на большей части акватории моря отмечается разреженный ледовый покров, при восточных ветрах, преобладающих в это время года, ледовые поля из центра и восточной части моря достаточно быстро двигаются в западную часть моря и могут образовывать в береговой зоне Керченского п-ова и на Арабатской стрелке скопления высотой более 2 м, при этом опускаясь на глубину до 1.5 м. Образование толстого припая и многометровых торосов в прибрежной зоне и их разрушительная деятельность для прибрежных экосистем делают Азовское море сходным с арктическими морями. Аналогичное воздействие оказывают экстремальные шторма, «перепаживающие» морское дно до глубины в 5 м и более, что способствует существенной перестройке донных сообществ [Костенко и др., 2009].

В северо-западной части (одесское и румынское побережья) Чёрного моря (выше 45° с. ш.), наиболее похожей по своим гидролого-гидрохимическим условиям на Азовское море, происходят сходные процессы освоения биотопов новыми видами бурых водорослей. Однако в эти районы активно проникают дальние вселенцы – водоросли холодноводного комплекса, причём, вероятный источник инвазий – балластные воды морских судов. Так, например, в 1990-х гг. в районе одесского, а затем и румынского побережья, отмечено успешное вселение и натурализация арктическо-бореальной бурой водоросли *Desmarestia viridis*, которая с весны 2015 г. образует новое сообщество с «северным» вселенцем, представителем порядка Laminariales – *Halosiphon tomentosus* (= *Chorda tomentosa*) [Миничева, Ерёменко, 1993; Minicheva, 2015].

На наш взгляд, условия Азовского моря являются экологической границей ареала для водорослей рода *Cystoseira*, и для этих водорослей характерна пульсация его границ. С.Е.

Садогурский [2014] на основе данных экспедиции на Керченском п-ове в 2009 г., отмечает: «Обнаружение новых для Азовского моря таксонов свидетельствует о дальнейшем продвижении в его предпроливные районы «черноморских» макрофитов». Сбор альгологического материала С.Е. Садогурским [2014] осуществлялся в то время, когда начался резкий рост солёности в Азовском море, однако, автор только фиксирует наличие *C. barbata* в исследованном районе, не комментируя возможность вселения этого вида бурых водорослей в Азовское море. А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов [2000] приводят ряд примеров для некоторых видов морских макрофитов Дальнего Востока со сходными «пульсациями» ареала в приграничной области обитания. Расчётный вероятный статус вселенца (ВСВ), по методике А.Ю. Звягинцева с коллегами [2012], составляет 45%, что не позволяет считать данный вид в полной мере чужеродным.

Заключение

В Азовском море есть факторы окружающей среды, вызывающие расширение ареала водорослей рода *Cystoseira* – увеличение солёности, прозрачности и температуры морской воды; и факторы вызывающие сужение ареала – уменьшение солёности, прозрачности воды и увеличение количества суровых зим с ледоставом. Исследуемые водоросли являются хорошими биологическими индикаторами для многолетних наблюдений за изменениями гидрологического режима моря. Но считать представителей рода *Cystoseira* вселенцами (чужеродными видами) в Азовском море вряд ли правомочно.

Благодарности

Автор выражает благодарность анонимному рецензенту за ценные замечания.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № ААА-А-18-118122790121-5 и проекта РФФИ 18-29-05078.

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

- Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). М.: ВНИРО, 2007. 114 с.
- Волков Л.И. Материалы к флоре Азовского моря // Тр. Ростов. обл. биол. об-ва. Ростов-на-Дону: Ростиздат, 1940. Вып. 4. С. 114–137.
- Воловик С.П., Корпакова И.Г., Афанасьев Д.Ф., Федяева В.В., Громов В.В. Флора водных и прибрежно-водных экосистем Азово-Черноморского бассейна. Краснодар: ФГУП «АзНИИРХ», 2008. 275.
- Генералова В.Н. Водная растительность Утлюкского лимана и Арабатской стрелки в Азовском море // Тр. АзЧерНИРО, 1951. Вып.15. С. 131–338.
- Громов В.В. Методика подводных фитоценологических исследований // Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Ростов-на-Дону: Изд. РГУ, 1973. С. 69–72.
- Громов В.В. Появление бурой водоросли *Cystoseira crinita* в Азовском море // Виды-вселенцы в европейских морях России. Тезисы докладов междунар. конф. (г. Мурманск, 27–28 января 2000 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С. 31–32.
- Громов В.В. Макрофитобентос южных морей России. Водоросли северо-кавказского побережья Чёрного моря, прибрежно-водная растительность Азовского моря и Северного Каспия. Саарбрюккен, Германия: Palmarium Academic Publishing, 2012. 337 с.
- Громов В.В., Студеникина Е.И., Фроленко Л.Н., Шевченко В.Н. Особенности развития донных биоценозов в прибрежной зоне Азовского моря // Тез. докл. 6 съезда Всесоюз. гидробиол. общества (г. Мурманск, 8–11 октября 1991 г.). Мурманск: Полярная Правда, 1991. Ч. 1. С. 45–46.
- Дашкевич Л.В., Бердников С.В., Кулыгин В.В. Многолетнее изменение средней солёности Азовского моря // Водные ресурсы. 2017. Т. 44. № 5. С. 563–572.
- Дятлов В.Н. К сезонной динамике зообентоса псевдолиторали Азовского моря // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4. № 2. С. 58–61.
- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Бегун А.А., Городков А.Н. Чужеродные виды в Дальневосточном морском государственном природном биосферном заповеднике // Известия ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 60–81.
- Зинова А.Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М; Л.: Наука, 1967. 398 с.

- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 248 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. М.: Наука, 2000. 176 с.
- Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А., Марченко В.С. Многолетние изменения в сообществах макрофитобентоса района Карадага (Крым, Чёрное море) // Морской экологический журнал. Отдельный выпуск. 2005. 1. С. 48–60.
- Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А., Марченко В.С. Воздействие экстремальных штормов на прибрежную донную растительность Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины // Сб. науч. трудов, посвящ. 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2009. С. 327–343.
- Кукушкин А.С. Прохоренко Ю.А., Хорошун С.А. Многолетняя изменчивость прозрачности вод в шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря в XX столетии // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2013. № 27. С. 243–248.
- Маслов И.И. Альгофлора заповедных морских акваторий Крымского полуострова: макрофитобентос // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Мат. всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 60–62.
- Матишов Г.Г., Бердников С.В., Жичкин А.П., Макаревич П.Р., Дженюк С.Л., Кулыгин В.В., Яицкая Н.А., Поважный В.В., Швердяев И.В., Третьякова И.А., Цыганкова А.Е. Атлас климатических изменений в больших морских экосистемах Северного полушария (1878–2013). Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2014а. 256 с.
- Матишов Г.Г., Чикин А.Л., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В., Чикина Л.Г. Ледовый режим Азовского моря и климат в начале XXI века // Доклады АН. 2014б. Т. 457. № 5. С. 603–607.
- Микаэлян А.С., Силкин В.А., Паутова Л.А. Развитие кокколитофорид в Чёрном море: межгодовые и многолетние изменения // Океанология. 2011. Т. 51. № 1. С. 45–53.
- Мильчакова Н.А. Бурые водоросли Чёрного моря: систематический состав и распространение // Альгология. 2002. Т. 12. № 3. С. 324–337.
- Мильчакова М.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 152–208.
- Миничева Г.Г., Большаков В.Н., Калашник Е.С., Зотов А.Б., Маринец А.В. Оценка реакции альгосообществ черноморских экосистем на воздействие климатических факторов // Альгология. 2018. Т. 28. № 2. С. 121–135.
- Миничева Г.Г., Ерёмченко Т.И. Альгологические находки в северо-западной части Чёрного моря // Альгология. 1993. Т. 3. № 4. С. 83–87.
- Митяева Н.А., Максимова О.В., Георгиев А.А. Флора макроводорослей северной части российского побережья Чёрного моря // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 24–28.
- Никитина В.Н., Лисовская О.А. Макрофитобентос верхних отделов береговой зоны российского побережья Чёрного моря // Труды СПб об-ва естествоиспыт. Сер. 3. Т. 81. СПб.: СПбГУ, 2013. 132 с.
- Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса заповедных акваторий Каркинитского залива (Чёрное море) // Альгология. 2001. Т. 11. № 3. С. 342–357.
- Садогурский С.Е. Макрофитобентос водоёмов острова Тузла и прилегающих морских акваторий (Керченский пролив, Украина // Альгология. 2006. 16(3). С. 337–354.
- Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса у черноморского побережья Керченского полуострова (Крым) // Альгология. 2007. Т. 17. № 3. С. 345–360.
- Садогурский С.Е. Макрофитобентос у берегов Осовинской степи (Азовское море – Керченский пролив, Украина) // Альгология. 2014. Т. 24. № 1. С. 75–93.
- Садогурский С.Е. Белич Т.В., Садогурская С.А. Макрофиты прибрежно-морских акваторий природных заповедников Крымского полуострова (Чёрное и Азовское моря) // Альгология. 2019. Т. 29. № 3. С. 322–351.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Симакова У.В. Структура и распределение сообществ макрофитобентоса в зависимости от рельефа дна (Северокавказское побережье Чёрного моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2011. 27 с.
- Сорокина В.В., Кулыгин В.В. Долговременная изменчивость относительной прозрачности вод Азовского моря // Океанология. 2013. Т. 53. № 3. С. 324–331.
- Степаньян О.В. Распределение макроводорослей и морских трав Азовского моря, Керченского пролива и Таманского залива // Океанология. 2009. Т. 49. № 3. С. 393–399.
- Степаньян О.В. Современное разнообразие макроводорослей Азовского, Чёрного и Каспийского морей // Доклады АН. 2014. Т. 458. № 2. С. 229–232.
- Степаньян О.В. Как меняется фитобентос южных морей России? // Природа. 2016. № 2. С. 32–42.
- Степаньян О.В. Макрофитобентос Новороссийской бухты (Чёрное море): деградация в условиях хозяйственной деятельности и климатических изменений // Вестник КамчатГТУ. 2018. № 45. С. 110–116.
- Теюбова В.Ф., Мильчакова Н.А. Флористическое разнообразие макрофитов российского шельфа Чёрного моря (от м. Панагия до м. Видный) // Состояние экосистем шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия. Сб. статей, посвящ. 90-летию Новороссийской морской

- биол. станции им. проф. В.М. Арнольди. Краснодар: КубГУ, 2011а. С. 152–165.
- Теюбова В.Ф., Мильчакова Н.А. Эколого-фитоценотическая структура макрофитобентоса открытого прибрежья Чёрного моря (от м. Панагия до м. Видный) / Состояние экосистем шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия. Сб. статей, посвящ. 90-летию Новороссийской морской биол. станции им. проф. В.М. Арнольди. Краснодар: КубГУ, 2011б. С. 165–178.
- Ткаченко Ф.П. Видовой состав водорослей-макрофитов северо-западной части Чёрного моря (Украина) // Альгология. 2004. Т. 14. № 3. С. 277–293.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А., Ступникова А.Н., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е., Гагарин В.И., Булгакова Ю.В. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Aysel V., Dural B., Şenkardeşler A., Erduğan H., Aysel F. Marine algae and seagrasses of Samsun (Black Sea, Turkey) // J. Black Sea/Mediterranean Environment. 2008. Vol. 14. P. 53–67.
- Aysel V., Erduğan H. Checklist of Black Sea seaweeds // Tur. J. of Bot. 1995. Vol. 19. P. 545–554.
- Aysel V., Erduğan H., Dural-Tarakçı B., Okudan E.Ş., Şenkardeşler A., Aysel F. Marine flora of Sinop (Black Sea, Turkey) // J. of Fisheries/Aquatic Sciences. 2004. Vol. 21. No. 1–2. P. 59–68.
- Aysel V., Erduğan H., Sukatar A., Güner H., Öztürk M. Marine algae of Bartın // Tur. J. of Bot. 1996. Vol. 20. P. 251–258.
- Berov D., Ballesteros E., Sales M., Verlaque M. Reinstatement of species rank for *Cystoseira bosporica* Sauvageau (*Sargassaceae*, *Phaeophyceae*) // Cryptogamie, Algologie. 2015. Vol. 36. No. 1. P. 65–80.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2018. (Электронный ресурс) // (<http://www.algaebase.org>). Searched on 21 August 2019.
- Kontoyiannis H., Papadopoulou V., Kazmin A., Zatselin A., Georgopoulos D. Climatic variability of the sub-surface sea temperatures in the Aegean-Black Sea system and relation to meteorological forcing // Climate Dynamics. 2012. Vol. 39. P. 1507–1525.
- Merzouka A., Johnson L.E. Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2011. Vol. 400. No. 1–2. P. 90–98.
- Milchakova N.A. Marine Plants of the Black Sea. An Illustrated Field Guide. Sevastopol: DigitPrint, 2011. 144 pp.
- Minicheva G. Finding of alien brown macroalgae *Chorda tomentosa* Lyngb. in the Ukrainian Black Sea coast // J. Black Sea/Mediterranean Environment. 2015. Vol. 21. No. 2. P. 227–231.
- Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos. 2014 (Электронный документ) // (http://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EM-BLAS_ann.pdf). Проверено 26.01.2020.
- Minicheva G.G., Bolshakov V.N., Zotov A.B. The response of autotrophic communities of the northwestern Black Sea to the variability of climatic factors // J. Environ. Protect. Ecol. 2010. Vol. 3. No. 11. P. 1046–1054.

BROWN ALGAE OF THE GENUS *CYSTOSEIRA* IN THE SEA OF AZOV: SETTLING OR EXPANSION OF THE RANGE?

© 2020 Stepanyan O.V.

Federal Research Centre, the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Rostov-on-Don, 344006, Russia
e-mail: step@ssc-ras.ru

Currently, the habitats of *Cystoseira* in the Sea of Azov and Kerch Strait are concentrated in the southern part of the Gulf of Taman on the east part of Tuzla, Cape Achilleon and Kerch Peninsula – between Cape Khroni and Kazantip. It is shown that the main vector of *Cystoseira* settlement is directed to the southern-western part of the Sea of Azov, which is facilitated by the compensatory bottom current from the Black Sea, which at the entrance to the Sea of Azov from the Kerch Strait deviates to the west. In studies 2014–2017, *Cystoseira barbata* was discovered in 2014 in the area of Cape Zyuk (village Kyrortnoe) and in 2017 at Cape Chagani (village Zolotoe) in the Kazantipsky Gulf. In expeditions of 2018 in the area of the actual Cape Kazantip representatives of *Cystoseira* were not detected. Probably, the findings of *Cystoseira* at Cape Kazantip can be expected in the near future, but further progression of brown algae will be limited to loose soils. Conditions of the Sea of Azov are an ecological boundary of the range of the genus *Cystoseira*, and for these algae pulsation of the range border is characteristic. Factors that cause the expansion of the range of algae of the genus *Cystoseira* in the Sea of Azov are an increase in salinity, transparency and temperature of the sea water. The factors causing the narrowing of the *Cystoseira* range in the Sea of Azov are a decrease in salinity, water transparency and an increase in the number of severe winters with ice. Algae of the genus *Cystoseira* are good biological indicators for long-term observations of changes in the hydrological regime of the sea. But to consider them invaders in the Sea of Azov is hardly competent.

Keywords: macroalgae, Black Sea, Sea of Azov, *Cystoseira*.

**ПАЗАЗИТЫ ПИЛЕНГАСА
PLANILIZA HAEMATOCHEILA (TEMMINCK & SCHLEGEL, 1845)
(ACTINOPTERYGII: MUGILIDAE) В НАТИВНОМ АРЕАЛЕ
И МЕСТАХ ВСЕЛЕНИЯ**

© 2020 Юрахно В.М.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011, Россия
e-mail: viola_taurica@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2020. После доработки 18.04.2020. Принята к публикации 11.05.2020.

Впервые обобщены сведения о всей паразитофауне пиленгаса *Planiliza haematocheila* на основе литературных и собственных данных. Выявлены черты её сходства и различия в нативном Тихоокеанском регионе и в районах вселения – Чёрном и Азовском морях. Выявлены потенциально-патогенные для здоровья хозяина виды паразитов. Предположено, что случаи вызывания ими смертности пиленгаса обусловлены молодостью паразито-хозяинных отношений, ибо все данные виды приобретены пиленгасом в ходе вселения в Азовское море. Приведены известные практические рекомендации по снижению негативного влияния одной из групп макропаразитов – трематод на популяцию пиленгаса в Азовском бассейне.

Ключевые слова: паразиты, *Planiliza haematocheila*, Тихий океан, Чёрное море, Азовское море.

Введение

Пиленгас *Planiliza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845) (Син. *Liza haematoheilus* (Temminck & Schlegel, 1845), *Mugil soiuy* Basilewsky, 1855, *Chelon haematoheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) является представителем семейства кефалевых, нативный ареал которого – западная часть Тихого океана (Японское, Жёлтое, Восточно-Китайское и Южно-Китайское моря, а также реки этих бассейнов, находящиеся на территории России, Китая и Кореи). Данный вид рыб – один из ярких примеров успешной интродукции гидробионтов, в результате которой он стал массовым и промысловым в местах вселения (Чёрном и Азовском морях).

Предложение по преднамеренной интродукции пиленгаса в Чёрном море впервые было высказано в 1971 г. [Казанский, 1971], после чего было начато его вселение в северо-западную часть моря [Старушенко, 1977; Казанский, Старушенко, 1980; и др.]. В Азовское море он вселялся несколько позже, в 1978–1985 гг. [Борисенко, 1991; Изергин и

др., 2013; и др.]. Вид прекрасно прижился в новых условиях и достиг высоких показателей численности.

Поскольку пиленгас, как и все кефалевые рыбы, является промысловым видом и играет важную роль в рационе питания человека, большой теоретический и практический интерес представляет изучение его паразитов. Важно знать видовой состав его паразитических организмов, их жизненные циклы, степень патогенности, медицинское и эпизоотологическое значение. В связи с вселением пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн отдельно стоит вопрос о роли этого явления для паразитофауны аборигенных кефалей и других видов рыб.

Изучение паразитов пиленгаса в нативном ареале осуществлялось с начала 1960-х гг. [Шульман, 1962, 1966; Жуков, 1970; Гусев, 1985; Асеева, 1994, 2002; Özer et al., 2016; и др.]. Исследование паразитофауны пиленгаса в местах вселения начало проводиться с середины 1990-х гг. как в Чёрном [Дмитриева,

1996; Мальцев, Ждамиров, 1996; Мальцев, 1997; Корнийчук, 2002; Гаевская, Корнийчук, 2003; Пронькина, 2003; Pronkina, 2003; Пронькина, Белофастова, 2005; Dmitrieva et al., 2007; Yurakhno, Ovcharenko, 2014], так и в Азовском [Овчаренко и др., 2000; Сарabeeв, 2000; Balbuena et al., 2006; Sarabeev, 2015a, 2015b; и др.] морях. Оказалось, что паразитофауна пиленгаса в результате вселения в новые водоёмы претерпела значительные изменения и в ней выявились потенциально-патогенные виды, представляющие угрозу для здоровья и даже жизни хозяина. Так, в Азовском море была констатирована смертность молоди этого вида рыб, вызываемая паразитарными болезнями [Мальцев, 1999; Sarabeev, 2015a].

Первую попытку собрать воедино всю информацию по паразитам пиленгаса и дать анализ происходящему сделала А. Костадинова [Kostadinova, 2008] на примере гельминтов и ракообразных. Наличие многочисленных работ в этом направлении в последующее время, содержащих новые данные по 24 видам не только макропаразитов, но также микро- и микроспоридий, побудило нас заново проанализировать всю паразитофауну пиленгаса в нативном ареале и в местах вселения, чтобы иметь полную картину заражённости паразитами этого вида рыб.

Материал и методика

В основу паразитологической части работы положены собственные материалы по микроспоридиям пиленгаса из Чёрного и Азовского морей, собранные в 1996–2010 гг. (исследовано 56 экз. свежей снулой рыбы), препараты микроспоридий, собранных в данном регионе в 2004–2006 гг. сотрудниками Запорожского университета и ЮгНИРО (изучено несколько сотен *P. haematocheila*), а также препараты микро- и микроспоридий пиленгаса (вскрыто более 100 экз. рыб), выловленного в Японском море в 2004–2005 гг., изготовленные сотрудниками ТИНРО и присланные в ИнБЮМ для камеральной обработки. Материал собирался методом неполных паразитологических вскрытий [Быховская-Павловская, 1985] и обрабатывался

по общепринятой методике [Донец, Шульман, 1973]. Также проанализированы все доступные литературные данные, касающиеся паразитофауны пиленгаса.

Результаты и обсуждение

Всего к настоящему времени в *P. haematocheila* известно 84 вида паразитов (1 вид микроспоридий, 6 видов микроспоридий, 14 видов моногеней, 44 вида трематод, 1 вид цестод, 8 видов нематод, 5 видов скребней, 4 вида копепоид, 1 вид изопоид) [Мальцев, Ждамиров, 1996; Мальцев, 1997; Овчаренко и др., 2000; Kostadinova, 2008; Liu et al., 2010; Sarabeev et al., 2013; Tkach et al., 2014; Yurakhno, Ovcharenko, 2014; Sarabeev, 2015b; Юрахно, 2019] (табл. 1).

В таблице 1 мы не стали указывать трематоду *Skrjabinolecithum spasskii* для фауны Азовского моря, так как это ошибка А. Костадиновой [Kostadinova, 2008]. Также мы не включили в таблицу не идентифицированную до вида и рода *Microsporidia* gen. sp., обнаруженную нами в Японском море и паразитировавшую на спорах микроспоридии *Muxobolus parvus* (явление гиперинвазии) [Ovcharenko et al., 2007].

Находки *Ligophorus szidati* в пиленгасе, вероятно, являются случайными, так как этот паразит обнаружен в единичных экземплярах хозяина [Sarabeev et al., 2013]. В таблице 17 из данной статьи *L. szidati* ошибочно не указан в качестве хозяина, хотя в тексте дважды об этом упоминается.

В западной части Тихого океана встречается 53 вида паразитов, в Чёрном море – 35, в Азовском море – 34. Из них общими для Тихоокеанского и Понто-Азовского региона являются всего лишь 9 видов (1 вид микроспоридий – *Muxobolus parvus*, 6 видов моногеней – *L. kaohsianghsieni*, *L. llewellyni*, *L. pilengas*, *Gyrodactylus mugili*, *G. zhukovi* и *Solostamenides mugilis*, 2 вида скребней – *Neoechinorhynchus agilis* и *Acanthogyrus (Acanthosentis) tylosuri*), большая часть из которых (моногеней) имеют прямой жизненный цикл. Общих видов копепоид нет, цестоды найдены только в Тихоокеанском регионе, а изопоиды – в Азовском море. После интро-

Таблица 1. Виды паразитов пиленгаса в нативном ареале (западной части Тихого океана) и в местах вселения (Чёрном и Азовском морях)

Западная часть Тихого океана и впадающие в него реки	Чёрное море	Азовское море
MICROSPORIDIA		
		<i>Loma mugili</i> Ovcharenko, Sarabeev, Wita & Czaplińska, 2000*
MYXOSPOREA		
<i>Zschokkella magna</i> Chen & Hsieh, 1984**		
<i>Sphaerospora mugili</i> Asejeva, 2000**		
<i>Myxobolus achmerovi</i> Schulman, 1966**		
<i>M. acutus</i> (Fujita, 1912) Landsberg & Lom, 1991**		
<i>M. cheni</i> Schulman, 1962**		
<i>M. parvus</i> Schulman, 1962**	<i>M. parvus</i>	<i>M. parvus</i>
MONOGENEA		
	<i>Ligophorus cephalis</i> Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa & Euzet, 2006***	<i>Ligophorus cephalis</i>
<i>Ligophorus chabaudi</i> Euzet & Suriano, 1977		
<i>L. kaohsianghsieni</i> (Gusev, 1962)	<i>L. kaohsianghsieni</i>	<i>L. kaohsianghsieni</i>
<i>L. leporinus</i> (Zhang & Ji, 1981)		
<i>L. llewellyni</i> Dmitrieva, Gerasev & Pron'kina, 2007	<i>L. llewellyni</i>	<i>L. llewellyni</i>
<i>L. miroshnichenki</i> Sarabeev, Rubtsova, Tingbao, Balbuena, 2013***		
<i>L. mugilinus</i> (Hargis, 1955)		
<i>L. pilengas</i> Sarabeev & Balbuena, 2004	<i>L. pilengas</i>	<i>L. pilengas</i>
	<i>L. szidati</i> Euzet et Suriano, 1977****	<i>L. szidati</i>
<i>L. triangularis</i> Sarabeev, Rubtsova, Tingbao, Balbuena, 2013***		
<i>L. vanbenedeni</i> (Parona & Perugia, 1890)		
<i>Gyrodactylus mugili</i> Zhukov, 1970	<i>Gyrodactylus mugili</i>	<i>Gyrodactylus mugili</i>
<i>G. zhukovi</i> Ling, 1962	<i>G. zhukovi</i>	<i>G. zhukovi</i>
<i>Solostamenides mugilis</i> (Vogt, 1879) Unnithan, 1971	<i>Solostamenides mugilis</i>	<i>Solostamenides mugilis</i>
DIGENEA (adults)		
<i>Bacciger lizae</i> Shen in Shen & Qiu, 1995		
<i>B. mugilis</i> Shen, 1987		
	<i>Dicrogaster contracta</i> Looss, 1902	<i>Dicrogaster contracta</i>
	<i>Haploporus lateralis</i> Looss, 1902	<i>Haploporus lateralis</i>
<i>Platydidymus flecterotestis</i> (Zhukov, 1971)		

Западная часть Тихого океана и впадающие в него реки	Чёрное море	Азовское море
<i>Pseudohapladena mugili</i> (Zhukov, 1971)	<i>Saccocoelium obesum</i> Looss, 1902 <i>S. tensum</i> Looss, 1902	<i>Saccocoelium obesum</i> <i>S. tensum</i>
<i>Skrjabinolecithum spasskii</i> Belous, 1954		
<i>Haplospilichnus bivitellosus</i> Zhukov, 1971		
<i>H. lizae</i> Liu, 2003 *****		
<i>Prohaplospilichnus diorchis</i> Tang & Lin, 1978 *****		
<i>Schikhobalotrema megaovus</i> Liu, 2003 *****		
<i>Lasiotocus lizae</i> Liu, 2002 *****		
	<i>Haplospilichnus pachysomus</i> (Eysenhardt, 1829)	<i>Haplospilichnus pachysomus</i>
<i>Hymenocotta mugilis</i> Wang & Wang, 1993		
<i>Prohaplospilichnus diorchis</i> Tang & Lin, 1978		
	<i>Bunocotyle cingulata</i> Odhner, 1928	<i>Bunocotyle cingulata</i>
<i>Saturnius overstreeti</i> Blasco-Costa, Montero, Gibson, Balbuena, Raga, Shvetsova & Kostadinova, 2008		
<i>S. segmentatus</i> Manter, 1969 *****		
	<i>Saturnius papernai</i> Overstreet, 1977	<i>Saturnius papernai</i>
<i>Monolecithotrema lizae</i> Shen, 1990		
<i>Aponurus lizae</i> Shen in Shen & Qiu, 1995		
	<i>Lecithaster galeatus</i> Looss, 1907	<i>Lecithaster galeatus</i>
<i>Paucivitellosus fragilis</i> Coil, Reid & Kuntz, 1965 *****		
<i>Podocotyle lizae</i> Qiu & Liang in Shen & Qiu, 1995		
<i>Podocotyle reflexa</i> (Creplin, 1825)		
<i>Saccocoeloides lizae</i> Liu, 2002 *****		
<i>Elliptobursa megasacculum</i> (Liu, Wang, Peng, Yu & Yang, 2004) Blasco-Costa, Montero, Gibson, Balbuena & Kostadinova, 2009 *****		
<i>Carassotrema flecterotestis</i> (Zhukov, 1971) Yu, Peng & Liu, 2005 *****		
<i>Pseudohapladena lizae</i> Liu & Yang, 2002 *****		
DIGENEA (larval)		<i>Timoniella imbutiformis</i> * (Molin, 1859) Brooks, 1980

		<i>Diplostomum paracaudum</i> (Iles, 1959)
	<i>Diplostomum pseudospathaceum</i> * Niewiadomska, 1984	<i>Diplostomum pseudospathaceum</i>
	<i>Diplostomum rutili</i> Razmashkin, 1969	<i>Diplostomum rutili</i>
	<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Diplostomum spathaceum</i>
	<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> (Nordmann, 1832)	<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>
	<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	<i>Tylodelphys clavata</i>
	<i>Ascocotyle sinoecum</i> Ciurea, 1933	<i>Ascocotyle sinoecum</i>
	<i>Ascocotyle longa</i> Ransom, 1920***	<i>Ascocotyle longa</i>
	<i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825)	<i>Cryptocotyle concavum</i>
<i>Heterophyes nocens</i> Onji & Nishio, 1916		
	<i>Pygidiopsis genata</i> Looss, 1907	<i>Pygidiopsis genata</i>
CESTODA (larval)		
<i>Dibothriocephalus latus</i> (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899		
NEMATODA		
	<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825)	<i>Cosmocephalus obvelatus</i>
	<i>Contracaecum microcephalum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Contracaecum microcephalum</i>
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802)	
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	
<i>Cuculanus mugili</i> Belous, 1965		
<i>C. spirocaudus</i> Lee, 1984		
	<i>Dichelyne minutus</i> (Rudolphi, 1819)	
<i>Philometra biglobocerca</i> Belous, 1965		
ACANTHOCEPHALA		
<i>Acanthocephalus luzus</i> Li (?)		
<i>Neoechinorhynchus agilis</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Neoechinorhynchus agilis</i>	<i>Neoechinorhynchus agilis</i>
	<i>N. (Hebesoma) personatus</i> Tkach, Sarabeev, Shvetsova, 2014***	<i>N. (Hebesoma) personatus</i> ***
<i>N. (Hebesoma) yamagutii</i> Tkach, Sarabeev, Shvetsova, 2014***		
<i>Acanthogyryus (Acanthosentis) tylosuri</i> (Yamaguti, 1939)	<i>Acanthogyryus (Acanthosentis) tylosuri</i>	<i>Acanthogyryus (Acanthosentis) tylosuri</i>
COPEPODA		
<i>Caligus orientalis</i> Gusev, 1951		
	<i>Ergasilus nanus</i> van Beneden, 1871	
<i>Lernanthropus mugilis</i> Brian, 1898		

Западная часть Тихого океана и впадающие в него реки	Чёрное море	Азовское море
<i>Lernanthropsis mugili</i> (Shishido, 1898) ISOPODA		<i>Lironeca taurica</i> Czerniavsky, 1868

Примечание: виды без звёздочек указаны в [Kostadinova, 2008]; виды, отмеченные звёздочками и дополняющие список: * – [Овчаренко и др., 2000], ** – [Yurakhno, Ovcharenko, 2014], *** – [Sarabeev, 2015b], **** – [Sarabeev et al., 2013], ***** – [Liu et al., 2010].

дукции пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн его паразитофауна претерпела значительные изменения. *P. haematocheila* потерял 44 вида паразитов (5 видов миксоспоридий, 6 видов моногеней, 24 вида трематод, 1 вид цестод, 3 вида нематод, 2 вида скребней, 3 вида копепод), которые известны только в нативном его ареале – в бассейне западной части Тихого океана. В Азово-Черноморском бассейне пиленгас приобрёл 30 видов паразитов (2 вида моногеней, 20 видов трематод, 5 видов нематод, 1 вид скребней, 1 вид копепод и 1 вид изопод), большая часть из которых имеют сложный жизненный цикл. 31 вид паразитов встречается в обоих морях.

В тихоокеанском секторе в водах России (в бассейне Японского моря) зарегистрировано 28 видов паразитов, в водах Китая – 32 (в том числе 16 видов в пресных водоёмах,

13 – в Жёлтом море, 11 – в Восточно-Китайском море и 12 – в Южно-Китайском море), а в водах Южной Кореи – 1 вид. Последнее говорит о крайне слабой изученности паразитофауны пиленгаса в корейских водоёмах. Также следует отметить полное отсутствие данных по Вьетнаму, на севере которого пиленгас встречается, но совершенно не изучен в паразитологическом отношении. Виды гельминтов, указанные для данного вида рыб из китайского региона Южно-Китайского моря с большой вероятностью могут быть найдены и во Вьетнаме. Общими видами для фауны паразитов России и Китая оказались 6 видов (табл. 2).

Общие закономерности в трансформации фауны паразитов после вселения хозяев в новые водоёмы, выявленные нами для пиленгаса, хорошо согласуются с современными

Таблица 2. Виды паразитов пиленгаса в различных регионах западной части Тихого океана (по литературным и собственным данным)

Паразит	Россия (бассейн Японского моря)	Китай	Жёлтое море	Восточно-Китайское море	Южно-Китайское море	Южная Корея
MYXOSPOREA						
<i>Zschokkella magna</i>		+				
<i>Sphaerospora mugili</i>	+					
<i>Myxobolus achmerovi</i>	+					
<i>M. acutus</i>	+					
<i>M. cheni</i>		+				
<i>M. parvus</i>	+	+				
MONOGENEA						
<i>Ligophorus chabaudi</i>	+	+		+		
<i>L. kaohsianghsieni</i>	+	+		+	+	
<i>L. leporinus</i>	+					
<i>L. llewellyni</i>	+					
<i>L. miroshnichenki</i>	+					
<i>L. mugilinus</i>		+		+		

<i>L. pilengas</i>	+				
<i>L. triangularis</i>	+				
<i>L. vanbenedeni</i>		+	+		
<i>Gyrodactylus mugili</i>	+				
<i>G. zhukovi</i>	+	+			
<i>Solostamenides mugilis</i>	+	+			
DIGENEA (adults)					
<i>Bacciger lizae</i>				+	
<i>B. mugilis</i>				+	+
<i>Platydidymus flecterotestis</i>		+	+	+	
<i>Pseudohapladena mugili</i>	+		+		
<i>Skrjabinolecithum spasskii</i>	+				
<i>Haplospilachnus bivitellosus</i>	+		+		
<i>H. lizae</i>					+
<i>Prohaplospilachnus diorchis</i>					+
<i>Schikhobalotrema megaovus</i>					+
<i>Lasiotocus lizae</i>					+
<i>Hymenocotta mugilis</i>	+		+	+	+
<i>Prohaplospilachnus diorchis</i>		+			+
<i>Saturnius overstreeti</i>	+				
<i>S. segmentatus</i>					+
<i>Monolecithotrema lizae</i>		+	+	+	
<i>Aponurus lizae</i>		+	+	+	
<i>Paucivitellosus fragilis</i>					+
<i>Podocotyle lizae</i>		+	+	+	
<i>Podocotyle reflexa</i>	+				
<i>Saccocoeloides lizae</i>					+
<i>Elliptobursa megasacculum</i>					+
<i>Carassotrema flecterotestis</i>			+		
<i>Pseudohapladena lizae</i>					+
DIGENEA (larval)					
<i>Heterophyes nocens</i>	+				
CESTODA (larval)					
<i>Dibothriocephalus latus</i>					+
NEMATODA					
<i>Cuculanus mugili</i>	+				
<i>C. spirocaudus</i>			+	+	
<i>Philometra biglobocerca</i>	+				
ACANTHOCEPHALA					
<i>Acanthocephalus luzus</i>			+	+	
<i>Neoechinorhynchus agilis</i>		+			
<i>N. (Hebesoma) yamagutii</i>	+				
<i>Acanthogyrus</i> (<i>Acanthosentis</i>) <i>tylosuri</i>	+	+			
COPEPODA					
<i>Caligus orientalis</i>	+				
<i>Lernanthropus mugilis</i>	+				
<i>Lernanthropsis mugili</i>	+				

работами других авторов, рассматривающих этот вопрос на примере иных видов животных [Poulin, Mouillot, 2003; Torchin et al., 2003; Poulin et al., 2011; etc.].

Большой интерес представляют места обнаружения (локализация) паразитов в организме хозяина. Микроспоридия *Loma mugili* паразитирует в жабрах. Миксоспоридии встречаются в разных органах: *Zschokkella magna* и *Sphaerospora mugili* – в жёлчном пузыре, *Mухobolus achmerovi* – на плавниках, жабрах, мезентерии, *M. acutus* – на чешуе, *M. cheni* – в мышцах, *M. parvus* – на жабрах, в жёлчном пузыре, почках, кишечнике, печени, мезентерии. Взрослые особи гельминтов (трематод, нематод, скребней) паразитируют в пищеварительном тракте. Личиночные стадии трематод можно найти в хрусталике (*Diplostomum*), стекловидном теле глаза (*Tylodelphys*), в глазу (*Posthodiplostomum*), в мышцах (*Timoniella*, *Ascocotyle (Phagicola)*), в стенках пищевода, кишечника, сердце, печени, селезёнке (*Ascocotyle (Phagicola)*, *Heterophyes*), под кожей (*Cryptocotyle*). Моногенеи-лигофорусы и микрокотиле встречаются на жабрах, гиродактилюсы – на жабрах и коже. Копеподы встречаются в основном на жабрах, а изоподы – на поверхности тела.

К условно-патогенным видам паразитов пиленгаса относятся 4 вида – 1 вид микроспоридий (*Loma mugili* Овчаренко, Sarabeev, Vita, Chaplynska, 2000), 1 вид миксоспоридий (*Mухobolus parvus* Schulman, 1962), 2 вида трематод (*Timoniella imbutiforme* (Molin, 1859) Brooks, 1980 и *Ascocotyle (Phagicola) longa* Ransom, 1920).

Loma mugili встречалась в Молочном лимане Азовского моря в эндотелиальных клетках жаберных лепестков у 4.5% пиленгасов при интенсивности инвазии 1–36 (9.7 ± 9.2) цист и индексе обилия 0.39 ± 1.9 цист [Овчаренко и др., 2000]. По данным В.Н. Мальцева [1999], осенью 1996 г. этот паразит вызвал массовую гибель сеголеток пиленгаса в этом регионе.

Миксоспоридия *Mухobolus parvus* в 1996–1997 гг. при экстенсивности инвазии 54% и высоких значениях интенсивности инвазии в ряде случаев вызывала покрытие жабр пиленгаса текучим белым налётом, состоящим из спор и плазмодиев паразита, что не мог-

ло не повлиять на дыхательную функцию поражённого органа. В последние годы численность этого паразита резко снизилась. В 2004 г. в Керченском проливе максимальная экстенсивность инвазии пиленгаса *M. parvus* составляла 23%, а в Обиточном заливе и у Генческа – 6–7% при единичных показателях интенсивности инвазии. У *P. haematocheila* в районе Севастополя в 2001–2003 гг. данный паразит найден не был [Юрахно, 2009, 2018]. Этот факт мы связываем с резким падением численности самого хозяина в последнее время в результате заиления Молочного лимана (излюбленного места нерестилища пиленгаса) и катастрофическим его переловом.

Метацеркарии трематоды *Timoniella imbutiforme* локализовались в скелетной мускулатуре и стенке пищевода, а трематоды *Ascocotyle (Phagicola) longa* – в стенках пищевода и кишечника, глотке, внутренних органах и редко в скелетных мышечных тканях. Эти два вида паразитов ассоциировались с гибелью более 50% молоди пиленгаса в Молочном лимане Азовского моря в течение первого года жизни. Это особенно явно наблюдалось в 1997–1999 гг. В последующие 2005–2013 гг. метацеркарии либо отсутствовали, либо заражённость рыб была в несколько раз меньше, чем в конце 1990-х гг., что опять-таки, скорее всего, связано с падением численности хозяина. Показатели экстенсивности инвазии молоди пиленгаса возрастом до года колебались в пределах 32–94% для *T. imbutiforme* и 14–65% для *A. (Ph.) longa* [Sarabeev, 2015a].

Известны практические рекомендации по снижению негативного влияния трематод на популяцию пиленгаса в Азовском море, основанную на результатах межгодовой и возрастной динамики его заражённости этими паразитами:

1. Регулировать количество заходящих производителей на нерест в Молочный лиман (излюбленное место нерестилища данного вида рыб), чтобы избежать перенаселения нерестовых акваторий и таким образом уменьшить уровень передачи гельминтов;
2. Отлавливать молодь рыб из дикой популяции для их дальнейшего выращивания в аквакультуре;
3. Изымать сеголеток пиленгаса из есте-

ственной среды в раннем возрасте, предпочтительно в течение летнего сезона, для зарыбления ими морских и солоноватых водоёмов [Sarabeev, 2015a].

Muxobolus parvus встречается как в Чёрном и Азовском морях, так и в бассейне Японского моря. Остальные три вида условно-патогенных паразитов приобретены пиленгасом в Понто-Азове, что обуславливает случаи вызывания ими смертности хозяина в результате молодости паразито-хозяйинных отношений.

Случаев отрицательного воздействия паразитов, встречающихся в пиленгасе, на здоровье аборигенных азово-черноморских кефалей и другие виды рыб нами зафиксировано не было.

Что касается паразитов *P. haematocheila*, которые могли бы оказать негативное влияние на здоровье человека, такие виды нами не найдены.

Заключение

Установлено, что из 84 видов паразитов, присущих пиленгасу, в паразитофауне этого вида рыб, обитающего в западной части Тихого океана встречается 53 вида, в Черном море – 35, в Азовском море – 34 вида. Из них общими для Тихоокеанского и Понто-Азовского региона являются всего лишь 9 видов паразитов, большая часть которых имеют прямой жизненный цикл. Пиленгас потерял 44 вида паразитов, которые известны только в нативном его ареале. В Азово-Черноморском бассейне он приобрёл 30 видов паразитов (2 вида моногеней, 20 видов трематод, 5 видов нематод, 1 вид скребней, 1 вид копепоид и 1 вид изопод), большая часть из которых имеют сложный жизненный цикл. 31 вид паразитов встречается и в Чёрном, и в Азовском море. Условно-патогенными паразитами *P. haematocheila* являются 4 вида – 1 вид микроспоридий, 1 вид миксоспоридий и 2 вида трематод.

Благодарность

Выносим благодарность В.Л. Сарabeeву, много лет исследовавшему паразитофауну пиленгаса в Азовском море и работавшему

с дальневосточными материалами, за консультативную помощь по локализации в этом виде рыб гельминтов и ракообразных, а также за помощь с литературой.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания 0828-2018-0002 (ААА-А-А18-118020890074-2) «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» и Совместного российско-вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (ЭКОЛАН Э-3) «Сохранение, восстановление и устойчивое использование морских прибрежных экосистем на основе изучения их структурно-функциональной организации», а также по проекту РФФИ № 18-44-920004 «Таксономическое и молекулярно-генетическое разнообразие гельминтов и миксоспоридий массовых видов вселенцев в прибрежье Севастопольского региона».

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований автора с участием животных в экспериментах.

Литература

- Асеева Н.Л. Обнаружение *Muxosoma acutum* (Fujita, 1912) у пиленгаса в Японском море // Известия ТИНРО. 1994. Т. 117. С. 157–158.
- Асеева Н.Л. Миксоспоридии анадромных и морских прибрежных рыб северо-западной части Японского моря // Известия Тихоокеанского науч.-исслед. рыбохоз. центра. 2002. Т. 127. С. 593–606.
- Борисенко В.С. Пиленгас – перспективный объект акклиматизации в Азовском бассейне / В.С. Борисенко, А.С. Чихачёв // Науч. конф. по итогам работы АзНИИРХ в X пятилетке: Тез. докл. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 1991. С. 33–35.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. Методы зоологических исследований – практике. Л.: Наука, Ленинград. отд-ние, 1985. 123 с.

- Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). / Под ред В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 425–490.
- Гусев А. В. Отряд Dactylogyridae // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР/ Под ред. О.Н. Бауэра. Л., 1985. Т. 2. С. 15–215.
- Дмитриева Е.В. Фауна моногеней дальневосточного пиленгаса (*Mugil soiiuy*) в Чёрном море // Вестник зоологии. 1996. № 4–5. С. 95–97.
- Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследования Mухosporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 2. С. 191–193.
- Жуков Е.В. Новые виды трематод и моногеней морских рыб залива Посьета (Японское море) // Паразитология. 1970. 4. С. 50–56.
- Изергин П.В., Губанов Е.П., Гетманенко В.А., Солод Р.А. Пиленгас Азовского моря: зарождение, расцвет, упадок // Рыбное хозяйство Украины. 2013. № 5. С. 16–21.
- Казанский Б.Н. Пиленгас как перспективный объект для акклиматизации и лиманного рыбоводства в Южных морях СССР // В сб.: Перспективы развития рыбного хозяйства в Чёрном море. Одесса, 1971. С. 62–63.
- Казанский Б.Н., Старушенко Л.И. Акклиматизация пиленгаса в бассейне Чёрного моря // Биология моря. 1980. № 6. С. 46–50.
- Корнийчук Ю.М. Первая находка трематод у вселенца в Чёрное море – пиленгаса *Mugil so-iiuy* Basilewsky (Pisces: Mugilidae) // Экология моря. 2002. Вып. 59. С. 21–22.
- Мальцев В.Н., Ждамиров В.И. О паразитофауне пиленгаса (*Mugil soiiuy* Basilewsky) Керченского пролива // Керчь: Труды ЮгНИРО, 1996. Т. 42. С. 229–232.
- Мальцев В.Н. Некоторые паразитологические аспекты интродукции дальневосточного пиленгаса (*Mugil soiiuy* Basilewsky) в Азово-черноморском бассейне // Тез. доклд. конф. мол. учёных «Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов». Владивосток: Изд-во ТИПРО – центр, 1997. С. 49–51.
- Мальцев В.Н. Паразитарные и инфекционные болезни дальневосточного пиленгаса в Азовском море // Мат. Нац.-практ. Конф. Паразитологів (3–5 листопада 1999 р., Київ). К.: Вид-во нац. Аграр. Ун-ту, 1999. С. 104–107.
- Овчаренко Н.А., Сарабеев В.Л., Вита И., Чаплинска У. *Loma mugili* sp. n. – новая микроспоридия из жабр пиленгаса (*Mugil soiiuy*) // Вестник зоологии. 2000. 34 (4–5). С. 9–15.
- Пронькина Н.В. Первая находка личинок нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) у пиленгаса *Mugil so-iiuy* Basilewsky (Pisces: Mugilidae) – вселенца в Чёрное море // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 29.
- Пронькина Н.В., Белофастова И.П. Новые данные о гельминтофауне молоди черноморского пиленгаса *Liza haematocheila* (Pisces: Mugilidae) // Экология моря. 2005. Вып. 69. С. 50–52.
- Сарабеев В.Л. Паразиты пиленгаса и местных видов рыб в Северо-Западной части Азовского моря (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2000. 22 с.: ил.
- Старушенко Л.И. Результаты акклиматизации дальневосточной кефали пиленгаса в Чёрном море // Рыбное хозяйство Украины. 1977. № 1. С. 26–28.
- Шульман С.С. Mухosporidia // В кн.: Определитель пресноводных рыб СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 47–130.
- Шульман С.С. Микроспоридии фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 507 с.
- Юрахно В.М. Болезни черноморских и азовских рыб, вызываемые микроспоридиями (Mухozoa: mихosporoa) // Экология моря. 2009. Т. 77. С. 33–37.
- Юрахно В.М. Условно-патогенные микропаразиты морских рыб Понто-Азовского бассейна // Современная паразитология – основные тренды и вызовы. Мат. VI Съезда Паразитологического общества: Международ. конф. (15–19 октября 2018 г., Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург). Ред. К.В. Галактионов, С.Г. Медведев, А.Ю. Рысс, Ф.О. Фролов. СПб.: Изд-во Лема, 2018. С. 268.
- Юрахно В.М. Паразиты пиленгаса *Planiliza haematocheila* // Школа по теоретической и морской паразитологии: Тез. докл. VII Всерос. конф. с междунар. участием, 9–14 сентября 2019 г. Севастополь / Ред. К.В. Галактионов. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2019. С. 102.
- Balbuena J.A., Rubtsova N.Y., Sarabeev V.L. *Ligophorus pilengas* Sarabeev & Balbuena, 2004 (Monogenea: Ancyrocephalidae) is proposed as the senior synonym of *L. gussevi* Miroschnichenko & Maltsev, 2004 // Systematic Parasitology. 2006. 63. P. 95–98.
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Pron'kina N.V. *Ligophorus llewellyni* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the redlip mullet *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel) introduced into the Black Sea from the Far East // Systematic Parasitology. 2007. 67. P. 51–64.
- Kostadinova A. A checklist of macroparasites of *Liza haematocheila* (Temminck & Schlegel) (Teleostei: Mugilidae) // Parasites & Vectors. 2008. 1:48. P. 1–7.
- Liu S., Peng W., Gao P., Fu M., Wu H., Lu M., Gao J., Xiao J. Digenean parasites of Chinese marine fishes: a list of species, hosts and geographical distribution // Systematic Parasitology. 2010. 75(1). P. 1–52.
- Ovcharenko M.O., Yurakhno V.M., Shvetzova L. First record of microsporidean infection of *Myxobolus parvus* (Myxozoa) from Japan Sea grey mullet *Mugil soiiuy* // V European Congress of Protistology and XI European Conference on Ciliate Biology (July 23–27, 2007, St. Petersburg, Russia): Abstract. St. Petersburg, 2007. P. 60.
- Özer A., Gürkanlı C.T., Özkan H., Acar G., Çiftçi Y., Yurakhno V. Molecular characterization and morphological aspects of *Myxobolus parvus* (Myxozoa) from *Liza saliens* (Mugilidae) off the Turkish Black Sea coasts // Parasitology Research. 2016. Vol. 115, iss. 9. P. 3513–3518.
- Poulin R., Mouillot D. Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity // Journal of Biogeography. 2003. 30. P. 837–845.

- Poulin R., Paterson R.A., Townsend C.R., Tompkins D.M., Kelly D.W. Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems // *Freshwater Biology*. 2011. Vol. 56. No. 4. P. 676–688.
- Pronkina N.V. The first record of the nematode *Dichelyne (Cucullanellus) minutus* from the haarder *Mugil soiyu* (Pisces, Mugilidae) from the Black Sea // *Vestnik zoologii*. 2003. 37 (3). P. 30.
- Sarabeev V. Mortality of juvenile so-iuy mullet, *Liza haematocheilus* (Teleostei, Mugilidae), in the Sea of Azov associated with metacercaria (Digenea) // *Vestnik zoologii*. 2015a. Vol. 49. No. 6. P. 537–550.
- Sarabeev V. Helminth species richness of introduced and native grey mullets (Teleostei: Mugilidae) // *Parasitology International*. 2015b. 64. P. 6–17.
- Sarabeev V., Rubtsova N., Yang T., Balbuena J.A. Taxonomic revision of the Atlantic and Pacific species of *Ligophorus* (Monogenea, Dactylogyridae) from mullets (Teleostei, Mugilidae) with the proposal of a new genus and description of four new species // *Вестник зоологии*. 2013. No. 28. 112 с.
- Tkach Ie.V., Sarabeev V.L., Shvetsova L.S. Taxonomic status of *Neoechinorhynchus agilis* (Acanthocephala, Neoechinorhynchidae), with a description of two new species of the genus from the Atlantic and Pacific mullets (Teleostei, Mugilidae) // *Vestnik zoologii*. 2014. 48(4). P. 291–306.
- Torchin M.E., Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J., Kuris A.M. Introduced species and their missing parasites. *Nature*. 2003. 421. P. 628–630.
- Yurakhno V. M., Ovcharenko M.O. Study of Myxosporidia (Myxozoa), infecting worldwide mullets with description of a new species // *Parasitology Research*. 2014. 113. P. 3661–3674.

PARASITES OF SO-IUY MULLET *PLANILIZA HAEMATOICHEILA* (TEMMINCK & SCHLEGEL, 1845) (ACTINOPTERYGII: MUGILIDAE) IN NATIVE RANGE AND PLACES OF INTRODUCTION

© 2020 Yurakhno V.M.^a

^aA.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russia
e-mail: viola_taurica@mail.ru

The data on the whole parasitofauna of so-iuy mullet *Planiliza haematocheila* on the basis of published and personal data are generalized for the first time. Features of its similarity and differences in the native Pacific region and in the areas of invasion – the Black Sea and the Sea of Azov - have been identified. Potentially pathogenic parasitic species for host health have been detected. It is assumed that cases of causing mortality of so-iuy mullet by parasites are due to the youth of parasitic-host relations, for all such species were acquired by so-iuy mullet during the invasion to the Sea of Azov. Known practical recommendations to reduce the negative impact of one of the groups of macroparasites – trematodes on so-iuy mullet population in the Azov basin are listed.

Keywords: parasites, *Planiliza haematocheila*, Pacific Ocean, Black Sea, Sea of Azov.