

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, экистероиды) 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...,

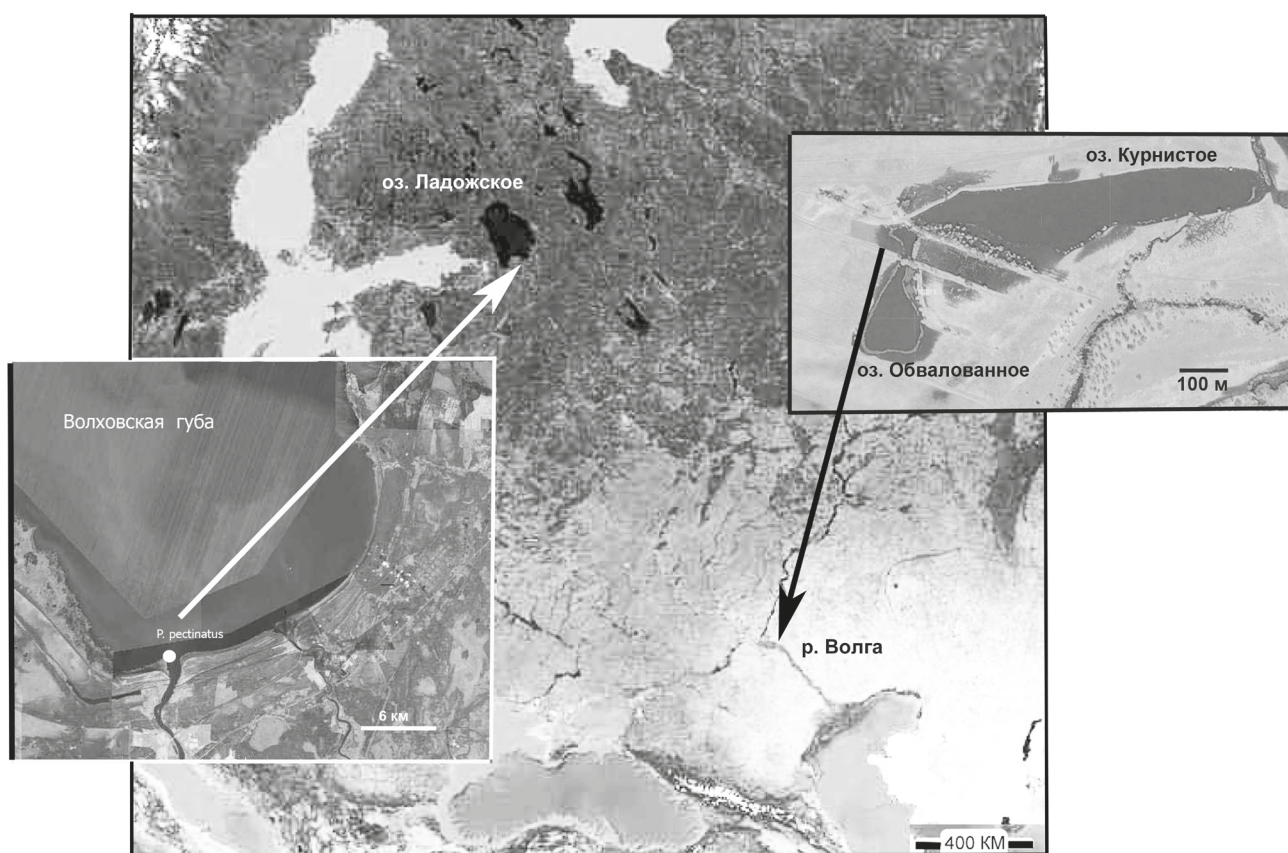


Рис. 1. Местоположение отбора образцов *P. pectinatus* из водоёмов нативного ареала (озёра Курнистое и Обвалованное, Волго-Ахтубинская пойма) и в Волховской губе Ладожского озера (использованы картографические материалы с сайта Яндекс.Карты [2020]).

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 C₇–C₃₀. 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 фитocenозах 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 стрелолиста 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 гребчатого 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 гребчатого 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	<i>(E)</i> -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-[(<i>Z</i>)-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; [эукалиттол]	$C_{10}H_{18}O$	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	(<i>E</i>)-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	(<i>E</i>)-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	4,4,7a-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	8a-метил-3,4,4a,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	4a,7,7-триметил-3,4,5,6,8,8a-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-оксапири[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(8Cl)	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>метилоктадеканонат</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-

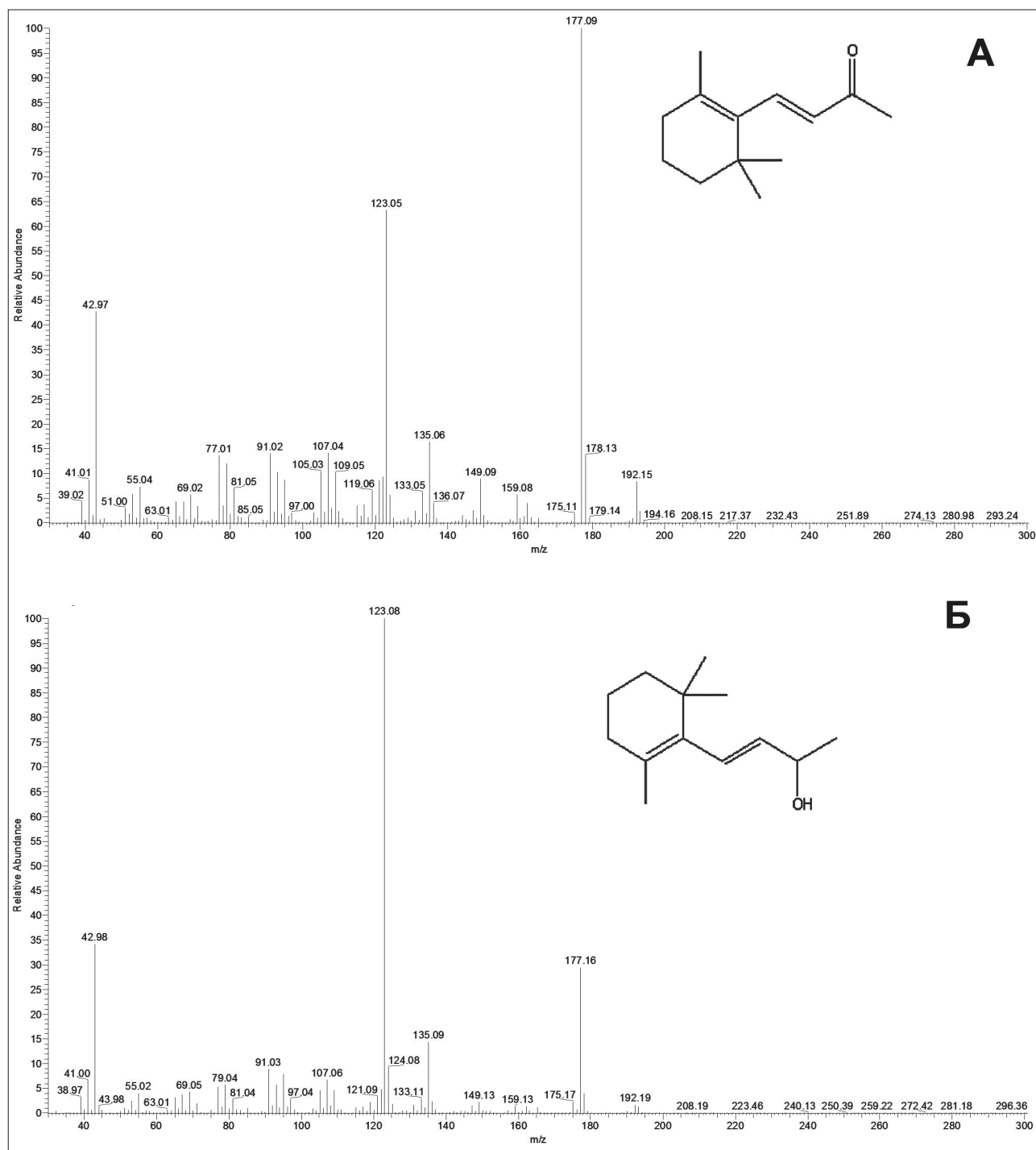


Рис. 2. Масс-спектры β -ионона (А) и заместившего его в НМ инвазионной популяции *P. pectinatus* β -ионона (Б).

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.