

ISSN 1996–1499

2021 №1



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

Редакционная коллегия

к.б.н., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С., д.б.н., Косой М.Ю.,
д.б.н., Краснов Б.Р., д.б.н., Крылов А.В., к.б.н., Масляков В.Ю., д.б.н., Миллер Даниил,
к.б.н., Морозова О.В., академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н.,
д.б.н. Ричардсон Дэвид, к.б.н., Слынько Ю.В., д.б.н., Телеш И.В., к.б.н., Фенева И.Ю.,
к.б.н., Хляп Л.А., д.б.н., Чжибинь Чжан, д.б.н., Шиганова Т.А., д.б.н., Щербина Г.Х.

Тематика журнала

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

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

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

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

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

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

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

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

E-mail: invasjour@sevin.ru

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

Содержание

<i>Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Рогожникова Д.Р.</i> БОРЩЕВИК СОСНОВСКОГО (<i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> MANDEN., APIACEAE) В БАШКОРТОСТАНЕ	2
<i>Барбашова М.А., Трифонова М.С., Курашов Е.А.</i> ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ АМФИПОД В ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА	13
<i>Бега А.Г., Москаев А.В., Гордеев М.И.</i> ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИВНОГО ВИДА КОМАРОВ <i>AEDES ALBOPICTUS</i> (SKUSE, 1895) НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	27
<i>Бялт В.В., Коришунув М.В.</i> РАПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИОННОГО ВИДА – <i>PROSOPIS JULIFLORA</i> (MIMOSACEAE) В ФУДЖЕЙРЕ (ОБЪЕДИНЕННЫЕ АРАБСКИЕ ЭМИРАТЫ)	38
<i>Викторов А.Г.</i> ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ БОРЬБЫ С ВРЕДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ	51
<i>Гуськов Г.Е.</i> АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЗЕМЛЕРОЯ <i>LITHOGNATHUS</i> <i>MORMYRUS</i> (LINNAEUS, 1758) (ACTINOPTERYGII: SPARIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ	64
<i>Дудакова Д.С., Светов С.А.</i> ИНВАЗИЯ ДРЕЙССЕНЫ ПОЛИМОРФНОЙ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) В ВОДОЁМ БАССЕЙНА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА И БИОХИМИЧЕСКАЯ РОЛЬ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА	71
<i>Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф.</i> ЭКСПАНСИЯ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА <i>ANADARA KAGOSHIMENSIS</i> (ТОКUNAGA, 1906) В АЗОВСКОМ МОРЕ	83
<i>Кладченко Е.С., Андреева А.Ю., Кухарева Т.А., Рычкова В.Н., Солдатов А.А., Миндукиев И.В.</i> ВЛИЯНИЕ ГИПООСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГЕМОЦИТОВ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА <i>ANADARA KAGOSHIMENSIS</i> (ТОКUNAGA, 1906)	95
<i>Шевчик Т.В., Двирна Т.С., Шевчик В.Л.</i> ОБ ОСОБЕННОСТЯХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ <i>AMORPHA FRUTICOSA</i> L. В РАЙОНЕ КАНЕВСКОЙ ГЭС (УКРАИНА) В СВЯЗИ С ГИДРОХОРИЕЙ	107
<i>Шурганова Г.В., Золотарева Т.В., Кудрин И.А., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю.</i> ЧИСЛЕННОСТЬ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ <i>KELLICOTTIA BOSTONIENSIS</i> (ROUSSELET, 1908) И <i>K. LONGISPINA</i> (KELLICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В СООБЩЕСТВАХ ЗООПЛАНКТОНА ПУСТЫНСКОЙ ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	116

БОРЩЕВИК СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN., ARIACEAE) В БАШКОРТОСТАНЕ

© 2021 Абрамова Л.М.*, Голованов Я.М., Рогожникова Д.Р.

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, г. Уфа 450080, Республика Башкортостан, Российская Федерация
e-mail: *abramova.lm@mail.ru

Поступила в редакцию 30.07.2020. После доработки 04.12.2020. Принята к публикации 01.02.2021.

Heracleum sosnowskyi Manden в Республике Башкортостан распространён преимущественно в северном и центральном Предуралье, всего известно 22 локалитета. При натурализации вид становится доминантом и образует сообщества ассоциации *Urtico dioicae–Heracleetum sosnowskyi*. В 2016–2019 гг. исследовано 5 ценопопуляций *H. sosnowskyi* в Краснокамском, Татышлинском и Янаульском районах Башкортостана. Общая плотность вида в ценопопуляциях высокая и составляет 41–92 особи/м², эффективная (плотность генеративных особей) – 1.9–3.4 экз./м², при этом биомасса может достигать 2.3–4.6 кг/м². Доля участия вида в сообществе высокая – 77.8–96.8%. По большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует ценопопуляция, расположенная в городе Янаул, минимальные значения по всем параметрам отмечены в ценопопуляции у деревни Раздолье Краснокамского района республики. *H. sosnowskyi* представляет серьёзную угрозу для биоразнообразия экосистем Республики Башкортостан.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi* Manden, Республика Башкортостан, инвазивный вид, ценопопуляции, биоморфологические параметры, изменчивость.

Введение

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) относят к группе наиболее опасных инвазионных растений, приоритетных для исследования и контроля на всей территории Российской Федерации [Дгебуадзе, 2014]. Вид внесён в «Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010], «Чёрную книгу флоры Сибири» [Эбель и др., 2016], «чёрную сотню» инвазионных растений России [Виноградова и др., 2015] и ряд региональных «Чёрных книг».

Борщевик Сосновского – высокорослый монокарпик (до 2–3 м высотой) из семейства Ариасеае, историческая родина которого – Кавказ и Закавказье. На своей родине обитает на лужайках в буковых, пихтово-буковых лесах средне- и верхнегорного поясов, а также в субальпийских лугах. Вид назван в честь исследователя флоры Кавказа Д.И. Сосновского [Сацыперова, 1984].

Борщевик Сосновского в послевоенные годы начали выращивать в качестве высокопродуктивной силосной культуры в северных

и центральных регионах России и в Прибалтике. В процессе вселения на Северо-Западе и в Средней полосе РФ он проявил себя как опасный инвазионный вид, изменился состав содержащихся в нём кумаринов, усилились его токсические свойства, мясо и молоко крупного рогатого скота приобретало специфический запах эфирных масел, при работе с борщевиком возникали случаи серьёзных ожогов, поэтому хозяйства стали отказываться от возделывания этой культуры. Но к тому времени вид начал стихийное расселение по территории РФ [Лунева, 2013; Krivosheina, Ozerova, 2019].

В настоящее время борщевик Сосновского наиболее широко распространён в Северо-Западном регионе [Антипина, Шуйская, 2009; Гельтман и др., 2009], Республике Коми [Dalke et al., 2015; Chadin et al., 2017, 2019] и в Средней России [Виноградова и др., 2010; Богданов и др., 2011; Бударин и др., 2014; Панасенко и др., 2014а; Широкова, Озерова, 2016; Панасенко, 2017], а также в Сибири [Эбель и др., 2016, 2018] и на Дальнем Восто-

ке [Смирнов, Корнева, 2010; Абрамова и др., 2014; Chernjagina et al., 2014]. Вид массово встречается во многих областях по обочинам дорог, окраинам полей, залежам, заброшенным фермам, деревням, опушкам лесов, по пустырям, свалкам, у домов, в старых садах, на лугах. Натурализовался в поймах и долинах больших и средних рек Восточной Европы [Озерова и др., 2017; Озерова, Кривошеина, 2018; Антипина, Антипин, 2019]. Дичание и широкое расселение борщевика наиболее выражено также в странах Балтии [Laiviņš, Gavrilova, 2003; Zihare, Blumberga, 2017; Gudžinskas, Žalneravičius, 2018], Украине [Grygus et al., 2018], Польше [Rzymiski et al., 2015; Chmielewski et al., 2017], Беларуси [Мотыль и др., 2012; Стратегия..., 2019].

В Республике Башкортостан (РБ) данный вид в культуре не возделывался, проводились лишь пробные посевы его на опытных участках Башкирского государственного аграрного университета. Поэтому на сегодня известно небольшое количество локалитетов вида. В большинстве случаев он проник к нам по дорогам из соседних регионов – преимущественно из Пермской и Свердловской областей и Удмуртской Республики, где данный вид ранее выращивали [Мулдашев и др., 2017; Рогожникова, Абрамова, 2018; Абрамова, Голованов, 2019].

Цель работы – изучение современного распространения *Heracleum sosnowskyi* на территории Республики Башкортостан, описание сообществ с его участием и характеристика биологии и семенной продуктивности вида в новых для него условиях местообитания.

Материал и методики исследования

В 2015–2019 гг. было проведено обследование северо-западных и северо-восточных районов Республики Башкортостан, выявлены новые локалитеты *H. sosnowskyi*, составлена современная карта его распространения в регионе и в ряде мест произрастания выполнены геоботанические описания сообществ с его участием.

В этот же период исследовались 5 ценопопуляций (ЦП) *H. sosnowskyi* в 3 районах Северо-Запада РБ: близ деревень Мурзино, Раз-

долье, сёл Ташкиново и Верхние Татышлы, и города Янаул в Краснокамском, Татышлинском и Янаульском районах Башкортостана. Оценивались основные параметры ценопопуляций: общая и эффективная плотность, высота растений, биомасса. Доля вида определялась как отношение биомассы вида к общей биомассе сообщества.

Изучение морфометрии в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева [1962] на 10 среднегенеративных особях в каждой ценопопуляции. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения и плодоношения.

Изучение семенной продуктивности осуществляли с использованием общепринятых методик [Работнов, 1960; Вайнагий, 1974]. Для оценки семенной продуктивности *H. sosnowskyi*, в соответствии с методическими указаниями Е.В. Тюриной [1978] для семейства зонтичных (Ариасеае) были выделены следующие элементы: соцветие – простой зонтик (центральное – 1-го, боковые – 2-го, 3-го порядка), число простых зонтичков в соцветии, число цветков в 1 простом зонтичке, число цветков в 1 сложном зонтичке, число плодов в 1 сложном зонтичке. Потенциальную семенную продуктивность (ПСП) определяли как число семязачатков, сформировавшихся на растении, реальную семенную продуктивность (РСП) – как число полноценных семян на растении [Вайнагий, 1974]. Процент семенификации (ПС) — отношение числа семян к числу семязачатков, в процентах.

Методика оценки виталитетного состава была основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались растения средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. Предварительно был проведён корреляционный анализ для выявления среди биометрических показателей детерминирующего комплекса признаков. Были составлены виталитетные спектры, отражающие соотношения растений высшего (а), промежуточного (b) и низшего (c) классов виталитета [Злобин, 1989], а также определён индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы.

Статический анализ провели в MS Excel 2010 при помощи пакета статистических программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей [Зайцев, 1984, 1990; Доспехов, 1985].

Результаты исследования и обсуждение

1. Локализация *H. sosnowskyi* в Республике Башкортостан

Исследования показали, что на территории Республики Башкортостан на сегодня известно 22 локалитета борщевика Сосновского в 10 районах Северо-Запада, Северо-Востока и в центральной части Предуралья (табл. 1; рисунок). Первая находка вида датируется 2004 г. – в окрестностях г. Уфы (с. Миловка), где расположена опытная база Башкирского государственного аграрного университета, производившего пробные посева борщевика. Все остальные ценопопуляции вида появились в последние 10

лет. Все локалитеты являются небольшими [Практическое..., 2005; Виноградова и др., 2010] – численность большинства находится в пределах 100, в отдельных ценопопуляциях – до 1000 растений. Это также свидетельствует о недавнем проникновении вида на территорию РБ.

2. Сообщества с участием вида

Натурализация *H. sosnowskyi* происходит в открытых или теневых нарушенных сообществах, чаще всего по обочинам дорог и опушкам леса, по пойменным низинным местам у небольших речек или в окрестностях ферм, куда, по-видимому, завозили корма с заражённых борщевиком территорий. При вселении вида он становится доминантом и образует сообщества ассоциации *Urtica dioicae–Heracleetum sosnowskyi* [Панасенко и др., 2014] (табл. 2). Данная ассоциация впервые описана в Брянской области [Панасенко и др., 2014б].

Таблица 1. Локалитеты *H. sosnowskyi* в Республике Башкортостан

Номер п/п	Локалитет	Район	Широта (с. ш.)	Долгота (в. д.)
1	с. Старочукурово	Татышлинский	56.332107°	55.665355°
2	с. Буль-Кайпаново	Татышлинский	56.328758°	55.786906°
3	с. Верхние Татышлы	Татышлинский	56.292083°	55.85596°
4	с. Верхнекудашево	Татышлинский	56.285718°	55.694892°
5	по р. Арей у д. Кардагушево	Татышлинский	56.267872°	55.60771°
6	свалка г. Нефтекамск	Краснокамский	56.088408°	54.248236°
7	г. Нефтекамск, с. Ташкиново	Краснокамский	56.060387°	54.261131°
8	р. Камышевка у д. Енактаево	Краснокамский	55.990111°	54.378456°
9	д. Раздолье	Краснокамский	56.148905°	54.396677°
10	д. Мурзино	Краснокамский	56.154770°	54.383733°
11	с. Дуван	Дуванский	55.69927°	57.87696°
12	д. Новобикметово	Бураевский	55.665208°	55.129726°
13	г. Бирск	Бирский	55.417531°	55.530707°
14	г. Янаул	Янаульский	54.93998°	56.248913°
15	с. Тюрюшево	Буздякский	54.904644°	54.566734°
16	д. Усмановский	Буздякский	54.829922°	54.701876°
17	с. Миловка	Уфимский	54.778279°	55.825318°
18	г. Уфа	Уфимский	54.729933°	56.009459°
19	д. Суук-Чишма	Кармаскалинский	54.45784°	55.953032°
20	д. Бекетово	Аургазинский	54.415105°	55.810092°
21	д. Юламаново	Аургазинский	54.031354°	55.82848°
22	с. Новоадзитарово	Аургазинский	54.004008°	56.039971°

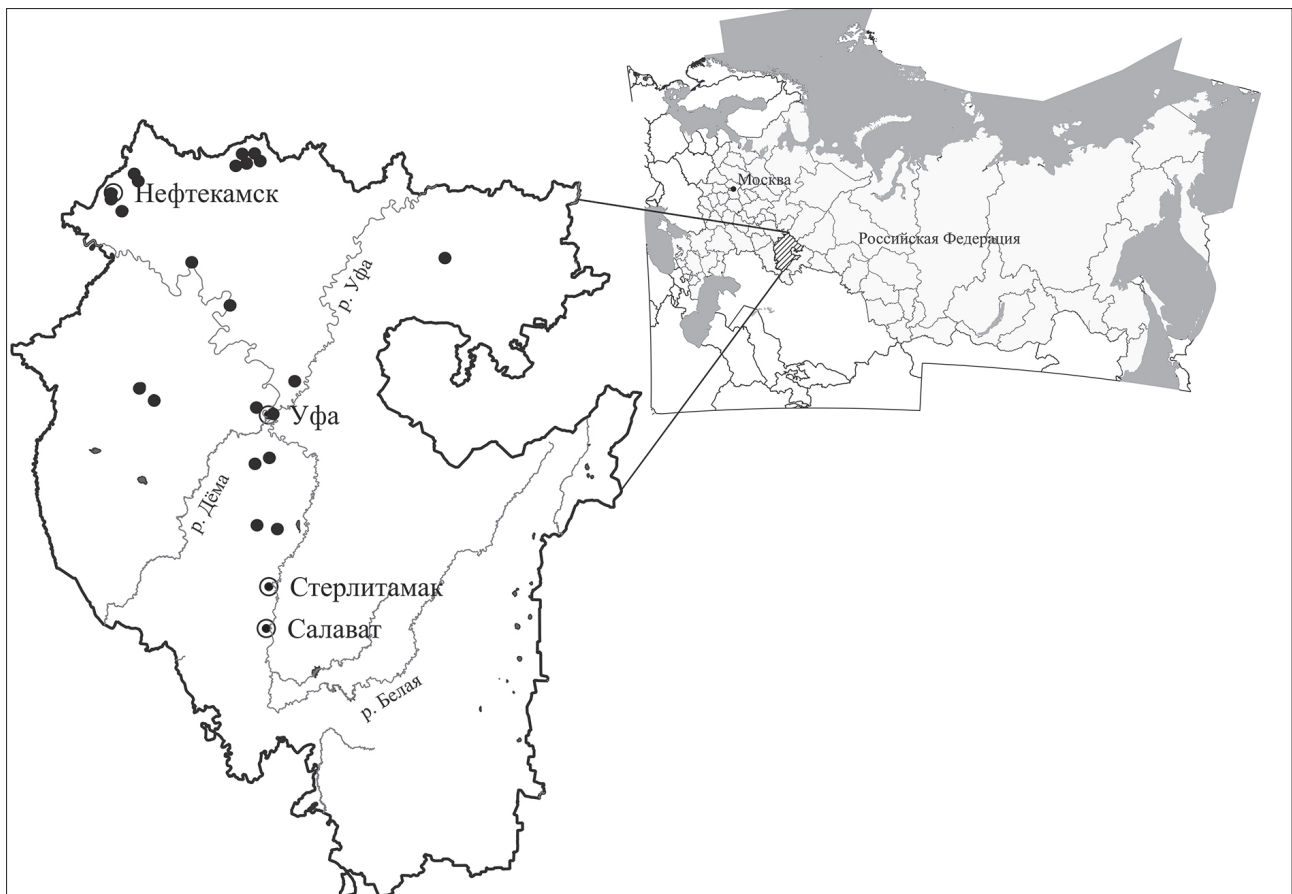


Рис. Карта распространения *H. sosnowskyi* в Республике Башкортостан.

Таблица 2. Описание сообществ с участием *Heracleum sosnowskyi* в Башкортостане

Порядковый номер описания	1	2	3	4	5	6	
Общее проективное покрытие, %	90	95	95	95	85	80	
Средняя высота травостоя, см	185	170	120	60	300	150	
Число видов	15	22	18	13	20	9	
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Urtica dioica</i> – <i>Heracleetum sosnowskyi</i>							
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	3	2	3	5	4	5	V ²⁻⁵
<i>Urtica dioica</i>	2	2	1	+	2	1	V
Д. в. союза <i>Aegopodium podagrariae</i> и класса <i>Epilobietea angustifolii</i>							
<i>Carduus crispus</i>	+	2	+	+	r	+	V
<i>Galium aparine</i>	1	+	.	.	+	+	IV
<i>Leonurus quinquelobatus</i>	1	2	.	+	.	.	III
<i>Cuscuta europaea</i>	+	+	+	.	.	.	III
<i>Chelidonium majus</i>	+	+	II
<i>Galeopsis bifida</i>	.	.	+	+	.	.	II
<i>Ranunculus repens</i>	+	.	+	.	.	.	II
Диагностические виды класса <i>Artemisietea vulgaris</i>							
<i>Arctium tomentosum</i>	.	+	2	+	r	.	IV
<i>Elytrigia repens</i>	+	1	+	+	.	.	IV
<i>Bromopsis inermis</i>	1	.	.	.	+	+	III
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	1	II

Диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea*

<i>Festuca pratensis</i>	.	+	+	+	.	.	III
<i>Geranium pratense</i>	r	r	II
<i>Amoria hybrida</i>	.	.	+	.	r	.	II
Прочие виды							
<i>Stachys palustris</i>	r	r	+	.	+	.	IV
<i>Atriplex patula</i>	.	+	+	.	.	.	II
<i>Conium maculatum</i>	.	+	+	.	.	.	II
<i>Phleum phleoides</i>	.	.	+	+	.	.	II
<i>Rumex crispus</i>	.	r	+	.	.	.	II

Примечание. Кроме того, были встречены: *Acer negundo* 1 (+); *Aegopodium podagraria* 6 (+); *Agrimonia asiatica* 5 (+); *Agrostis gigantea* 3 (+); *A. tenuis* 4 (+); *Artemisia absinthium* 2 (+); *Berteroa incana* 5 (r); *Calystegia sepium* 1 (1); *Carex hirta* 5 (+); *Chaerophyllum prescottii* 3 (+); *Cirsium setosum* 2 (+); *C. vulgare* 5 (+); *Equisetum arvense* 5 (+); *Filipendula ulmaria* 5 (+); *Galeopsis speciosa* 5 (+); *Galium album* 2 (+); *G. palustre* 5 (+); *Geum aleppicum* 5 (r); *G. urbanum* 3 (+); *Glechoma hederacea* 5 (1); *Leontodon autumnalis* 6 (+); *Linaria vulgaris* 2 (r); *Lythrum virgatum* 5 (+); *Medicago sativa* 4 (+); *Myosotis cespitosa* 5 (+); *Pastinaca sativa* 2 (+); *Plantago major* 4 (r); *Poa pratensis* 2 (+); *Poa species* 4 (+); *Stellaria media* 2 (+); *Vicia cracca* 2 (r).

Локализация описаний. Янаульский р-н: 1, 6 – г. Янаул, опушка небольшого участка леса, 56.25085° с. ш., 54.94047° в. д., 17.08.2017. Дуванский р-н: 2–4 – с. Дуван, у фермы, 57.87696° с. ш., 55.69927° в. д., 26.07.2019. Краснокамский р-н: 5 – г. Нефтекамск, низина у реки, 56.241667° с. ш., 54.466389° в. д., 14.08.2018.

3. Характеристика изученных ценопопуляций *H. sosnowskyi*

Краткая популяционная характеристика *H. sosnowskyi* представлена в таблице 3. Общая плотность вида в ценопопуляциях высокая и составляет 41–92 особей/м², эффективная плотность (плотность генеративных

особей) – 1.9–3.4 экз./м², при этом биомасса может достигать 2.3–4.6 кг с 1 м². Доля участия вида в сообществе также весьма существенная – 77.8–96.8%, что свидетельствует о монодоминировании борщевика в сообществах с его участием.

4. Особенности биоморфологии

Результаты изучения морфометрических параметров в пяти ценопопуляциях *H. sosnowskyi* представлены в таблице 4. По большинству параметров лидирует ЦП Янаул. Также высокие значения параметров имеют ЦП Мурзино, Ташкиново. Минимальные значения по большинству параметров отмечены в ЦП Раздолье.

Таблица 3. Некоторые характеристики изученных ценопопуляций *H. sosnowskyi*

№ ЦП	Плотность, экз./ м ²	Плотность генеративных особей, экз./ м ²	Надземная биомасса 1 особи, г	Надземная биомасса вида на 1 м ² , г	Общая биомасса сообщества на 1 м ² , г	Доля участия вида в сообществе, %
1	41.3±7.11	2.0±0.33	1250.0±186.93	2315.0±356.76	2830.0±287.73	77.8
2	55.2±4.58	3.4±0.65	1825.0±317.30	3300.0±326.26	3880.0±256.49	82.9
3	92.6±6.52	2.4±0.45	2145.0±360.44	3900.0±406.34	4180.0±420.53	93.1
4	81.5±4.50	2.1±0.18	2828.0±431.65	4628.0±657.20	4758.0±650.68	96.8
5	80.0±7.59	1.9±0.28	1549.3±159.45	2684.0±265.59	2942.0±255.79	90.5

Примечание. 1 – Раздолье, 2 – Мурзино, 3 – Ташкиново, 4 – Янаул, 5 – Верхние Татышлы.

Таблица 4. Характеристика морфометрических параметров *Heracleum sosnowskyi* в ценопопуляциях разных локалитетов.

Параметры		Раздолье	Мурзино	Ташкиново	Янаул	В.Татышлы
Высота стебля, см		159.2±6.69	240.5±3.56	198.0±8.74	281.6±8.24	246.2±3.62
Толщина стебля, см		4.2±0.33	6.0±0.34	5.2±0.68	5.3±0.23	4.7±0.31
Число листьев, шт.		5.8±0.84	5.9±0.59	6.9±1.05	5.3±0.30	3.9±0.23
Длина листа, см		55.9±3.70	58.9±5.62	59.0±3.20	95.7±2.74	59.7±1.42
Ширина листа, см		60.8±6.07	60.1±4.13	62.8±7.17	52.3±4.99	71.5±0.97
Диаметр зонтика, см	I пор.	51.2±5.66	56.8±2.75	52.1±3.41	48.3±3.20	54.4±1.30
	II пор.	29.6±2.72	36.3±1.91	30.2±4.78	29.1±1.71	30.3±1.59
	III пор.	9.8±1.09	15.2±0.86	19.7±5.19	12.4±1.11	11.9±1.69
Число зонтиков, шт.	I пор.	1.0±0.00	1.0±0.00	1.0±0.00	1.0±0.00	1.0±0.00
	II пор.	4.2±0.44	4.6±0.48	4.7±0.52	6.7±0.37	4.8±0.29
	III пор.	2.2±0.90	4.7±0.58	7.6±1.15	6.8±0.81	5.2±1.07
Число зонтичков в зонтичке, шт.	I пор.	80.9±11.3	72.4±3.89	80.5±10.39	121.0±5.83	96.4±4.28
	II пор.	57.1±4.21	45.0±4.78	52.0±3.74	59.4±2.97	54.1±2.85
	III пор.	26.0±5.07	33.3±0.87	31.5±2.84	27.1±2.18	19.5±2.34
Число цветков в зонтичке, шт.	I пор.	67.8±7.11	66.2±3.81	55.2±1.87	71.3±5.80	57.1±2.70
	II пор.	39.7±4.65	64.1±5.65	40.1±4.03	42.0±3.03	43.0±2.69
	III пор.	17.6±2.38	22.5±0.48	32.6±2.06	24.2±1.93	22.1±2.69
Число плодов в зонтичке, шт.	I пор.	63.7±6.61	59.7±4.14	45.4±2.27	63.8±5.32	50.1±2.10
	II пор.	25.5±3.69	31.1±2.40	33.9±4.86	28.8±3.77	31.2±3.31
	III пор.	–	10.2±1.85	8.5±2.50	2.9 ±0.69	–
Число семяпочек в зонтичке, шт.	I пор.	127.4±13.22	119.4±8.29	90.8±4.54	127.6±10.63	100.2±4.20
	II пор.	51.0±7.39	62.2±4.79	67.8±9.73	57.6±7.55	62.4±6.62
	III пор.	–	20.3±3.70	17.0±5.00	7.3±1.25	–
Число семян в зонтичке, шт.	I пор.	124.2±14.16	113.0±8.49	82.6±5.72	106.2±13.09	97.8±4.14
	II пор.	44.3±9.22	58.4±6.89	58.8±9.73	46.0±7.53	51.8±5.98
	III пор.	–	14.0±4.34	8.0±2.00	4.0±1.15	–

5. Виталитет ценопопуляций

Важный показатель для оценки состояний ценопопуляций – виталитет, это характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост, продукцию растений [Злобин, 1989]. Виталитетная структура является важной характеристикой, отражающей гетерогенность жизнестойкости особей в пределах определённой возрастной группы, и, в комплексе с оценкой демографической структуры, является показателем напряжённости конкуренции и степени адаптации растений к условиям среды. Для оценки виталитетного спектра ценопопуляций по результатам проведённого корреляционного анализа были использованы высота генеративного побега и число сложных зонтиков на побеге. Распределение особей *H.*

sosnowskyi по классам виталитета приведены в таблице 5.

В трёх ценопопуляциях отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества их максимален и составляет 0.45–0.5. Две исследованные ценопопуляции отнесены к депрессивным, они занимают наиболее антропогенно нарушенные местообитания, качество составляет от 0.05 до 0.25. Таким образом, виталитетный анализ борщевика Сосновского показал, что изученные ценопопуляции неоднородны по своему составу.

6. Репродуктивная способность

Оценка семенной продуктивности *H. sosnowskyi*, которая определяет самоподдержание ценопопуляций видов, представлена в таблице 6.

Таблица 5. Распределение особей *Heracleum sosnowskyi* по классам виталитета

Ценопопуляция	Относительная частота размерных классов			Качество ценопопуляции, Q	Виталитетный тип ЦП
	A	b	c		
Янаул	0.80	0.20	0	0.50	процветающая
В. Татышлы	0.80	0.10	0.10	0.45	процветающая
Мурзино	0.30	0.60	0.10	0.45	процветающая
Ташкиново	0.30	0.20	0.50	0.25	депрессивная
Раздолье	0	0.10	0.90	0.05	депрессивная

Таблица 6. Семенная продуктивность *H. sosnowskyi* разных локалитетов.

ЦП	Потенциальная семенная продуктивность, шт.	Реализованная семенная продуктивность, шт.	Процент плодоцветения, %	Коэффициент семенной продуктивности, %
Раздолье	18566.4±2012.07	10770.2±1182.25	61.3	58.1
Мурзино	22962.8±2075.68	9463.2±626.44	55.8	42.9
Ташкиново	24411.6±3702.82	11047.8±1249.24	59.3	58.7
Янаул	39505.4±4336.64	16703.6±670.73	65.3	46.6
В. Татышлы	26030.0±3179.43	12439.2±726.99	67.4	53.3

Потенциально одно растение борщевика может дать от 18.5 до 39.5 тыс. семян, но реальная семенная продуктивность оказывается значительно ниже – от 9.5 до 16.7 тыс. семян. Различие между высокой потенциальной и меньшей реальной семенной продуктивностью объясняется недоразвитием плодов из цветков верхней части соцветия (3-го порядка). Соотношение реальной и потенциальной семенной продуктивности (коэффициент семенной продуктивности) составляет 42.9–58.7%. В целом показатели семенной продуктивности близки к тем, которые выявлены для вида в некоторых других регионах России [Ткаченко, 1989; Антипина, Шуйская, 2009; Тишин и др., 2018; Черняк, 2018] – 8–13 тыс. семян на 1 растение в среднем.

Заключение

Исследования показали, что на сегодня в Республике Башкортостан имеется 22 локалитета *H. sosnowskyi*, и все они являются небольшими по площади и численности. При вселении вида в экосистемы он образует сообщества асс. *Urtico dioicae–Heracleetum sosnowskyi* [Панасенко и др., 2014б], где доминирует с долей участия до 88%.

В результате проведенных исследований с использованием количественных и метрических параметров, характеризующих общий габитус растений, проанализировано состояние пяти ценопопуляций инвазивного вида Республики Башкортостан *H. sosnowskyi*. По большинству параметров как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует ЦП Янаул, находящаяся на обочине дороги, близ р. Янаулка в Янаульском районе республики. Минимальные значения по большинству параметров отмечены в ЦП Раздолье, расположенной по окраине пашни у обочины дороги. В трёх процветающих ценопопуляциях отмечено преобладание особей высшего класса, эти ценопопуляции приурочены к ненарушенным или слабо нарушенным местообитаниям, остальные две ценопопуляции отнесены к депрессивным, это наиболее нарушенные человеком местообитания.

Все показатели семенной продуктивности *H. sosnowskyi* довольно сильно варьируют между ценопопуляциями, но в целом, как и коэффициент семенной продуктивности (42.9–58.7%), характеризуются как высокие. Индивидуальная изменчивость растений по числу семян в зонтичках довольно высокая –

от 4 до 124 шт., коэффициент вариации по этому признаку составляет от 18.46 до 44.27%. Наибольшую потенциальную и реальную семенную продуктивность (39 505.4 и 16 703.6 шт. семян, соответственно) *H. sosnowskyi* имеет в ЦП Янаул. Таким образом, репродуктивные способности *H. sosnowskyi* в природных ценопопуляциях Республики Башкортостан достаточно высокие, что и определяет его высокий инвазионный потенциал.

Борщевик Сосновского представляет серьёзную угрозу для биоразнообразия местной флоры и фауны. Именно поэтому он внесён нами в предварительный «чёрный список» флоры Республики Башкортостан [Абрамова, Голованов, 2016]. Активно внедряясь в естественные местообитания, он нарушает сукцессионные связи, становится монодоминантом сообществ, тем самым данный вид меняет характер, экологические условия и природу аборигенных экосистем, что позволяет считать его видом-эдификатором [Панасенко и др., 2014а]. Наконец, вселение борщевика Сосновского в дикую природу затрагивает культурные и экологические аспекты: гигантские растения необратимо изменяют привычные естественные пейзажи лугов и опушек, а весной и осенью огромные высушенные стебли растений создают опасность возгорания, особенно в местах расположения торфяников.

Необходимо срочно поставить под контроль распространение опасного инвазивного вида в Башкортостане, пока он не занял значительные территории и площади. На наш взгляд, борщевик Сосновского потенциально способен широко расселиться в северо-западных, центральных, северо-восточных районах Предуралья и в горно-лесной зоне республики. На сегодня ещё вполне возможно искоренение тех небольших очагов инвазии, которые образовались в республике в последнее десятилетие. Существующий опыт контроля инвазионных объектов показывает, что своевременное применение всех возможных способов борьбы с зарослями борщевика (механические, химические и др.) может дать хорошие результаты, особенно в небольших по площади ценопопуляциях [Богданов и др., 2007; Далькэ и др., 2018; Исмагилов и др.,

2018]. Фактором, сдерживающим дальнейшее распространение этого опасного вида, как и в средней полосе и на северо-западе России [Лунева и др., 2018], могло бы стать придание ему статуса карантинного объекта.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме № АААА-А18-118011990151-7.

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

- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Инвазивные виды Республики Башкортостан: «чёрный список», библиография // Известия Уфимского научного центра РАН. 2016. № 2. С. 54–61.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Находки инвазионных и потенциально инвазионных видов растений на северо-западе Республики Башкортостан // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 1. С. 98–106.
- Абрамова Л.М., Девятова Е.А., Штрекер Л., Черныгина О.А. К характеристике ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в городе Петропавловске-Камчатском // Науч. ведомости Белгородск. ун-та. Сер. Естественные науки. 2014. № 3 (174). С. 5–8.
- Антипина Г.С., Антипин В.К. Расселение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) по реке Лососинке (в пределах города Петрозаводска) // Hortus Botanicus. 2019. Т. 14. С. 357–364.
- Антипина Г.С., Шуйская Е.А. Семенная продуктивность инвазионного вида борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Южной Карелии // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2009. № 5 (99). С. 23–25.
- Богданов В.Л., Николаев Р.В., Шмелева И.В. Инвазия экологически опасного растения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) на территории европейской части России // Региональная экология. 2011. № 1-2 (31). С. 43-52.
- Богданов В.Л., Шмелёва И.В., Глущенко А.Б., Королёв А.В., Куц А.Ю., Северьянов К.Д. Пути борьбы с распространением борщевика Сосновского // Проблемы региональной экологии. 2007. № 2. С. 78–85

- Бударин С.Н., Ларикова Ю.С., Кондратьев М.Н. Инвазивный характер борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) при распространении в агроэкосистемах Московской области // В сб.: Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы. Материалы 3-й Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвящённой 85-летию юбилею естественно-географического факультета ПГСГА. 2014. С. 56–63.
- Вайнагий Н.В. О методике изучения потенциальной продуктивности // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьева 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., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терёхина Т.А., Тремасова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Чёрная сотня» инвазивных растений России // Информационный бюллетень Совета ботанических садов стран СНГ при Международной ассоциации Академии наук. Отделение Международного совета ботанических садов по охране растений. М., 2015. Вып. 4(27). С. 85–89.
- Гельтман Д.В., Бузунова И.О., Конечная Г.Ю. Состав и эколого-фитоценологические особенности сообществ с участием инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* (Ariaceae) на Северо-Западе Европейской России // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45. № 3. С. 68–75.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-чернозёмного заповедника им. В.В. Алёхина. Воронеж, 1962. Вып. 7. 602 с.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 44–61.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учеб.-метод. пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
- Исмагилов Р.Р., Абрамова Л.М., Сафин Х.М., Ахияров Б.Г., Абдулвалеев Р.Р., Абдуллина Д.Д. Распространённость основных инвазивных растений в Республике Башкортостан и меры борьбы с ними (рекомендации). Уфа: Мир печати, 2018. 40 с.
- Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в России: современный статус и актуальность его скорейшего подавления // Вестник защиты растений. 2013. № 1. С. 29–43.
- Лунева Н.Н., Конечная Г.Ю., Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. О статусе вида борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. на территории РФ // Вестник защиты растений. 2018. № 3 (97). С. 10–15.
- Мотыль М.М., Галынская Н.А., Сандрозд Ю.И., Путьрский И.Н. Инвазия борщевика Сосновского и перспективы её устранения в Беларуси // Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия мировой флоры: Материалы Международной конференции, посвящённой 80-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси. Минск, 2012. Ч. 2. С. 143–146.
- Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Конспект адвентивных видов Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 1. С. 78–87.
- Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 3. С. 38–63.
- Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 2. С. 95–106.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Зайцев С.А. Распространение инвазивных видов растений на территории Брянской области: *Heracleum sosnowskyi* // Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований. 2014а. № 1 (5). С. 48–50.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Куликова Е.Я. Сообщества растений-трансформеров: ассоциация *Urtica dioica*-*Heracleum sosnowskyi* // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2014б. № 2 (4). С. 48–53.

- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 20–40.
- Рогожникова Д.Р., Абрамова Л.М. Некоторые сведения о биологии борщевика Сосновского в Башкортостане // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3. С. 94–98.
- Сацыперова И.Ф. Борщевика флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с. 9.
- Смирнов А.А., Корнева И.Г. Последствия интродукции *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) на Сахалине // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. № 2. С. 18–23.
- Стратегия ограничения распространения и искоренения гигантских борщевиков и других опасных инвазивных видов растений: Материалы научно-практического семинара (г. Минск, 17–19 сентября 2019 г.) / Ред.: Н.А. Ламан, В.Н. Прохоров, А.В. Бабков. Минск: Колорград, 2019. 86 с.
- Тишин Д.В., Алексеева Ю.В., Марданова Н.Г. Семенная продуктивность борщевика Сосновского в пойме р. Казанка (Республика Татарстан) // В сб.: Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Киров, 23–24 апреля 2018 г.). Киров, 2018. С. 123–125.
- Ткаченко К.Г. Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращенных в Ленинградской области // Растительные ресурсы. 1989. Т. 25, вып. 1. С. 52–61.
- Тюрина Е.В. Интродукция зонтичных в Сибири / Отв. ред. К.А. Соболевская. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 240 с.
- Черняк Д.М. Изучение семенной продуктивности *Heracleum sosnowskyi* Manden в условиях юга Приморского края // Международный научно-исследовательский журнал. 2018. № 8 (74). С. 92–95.
- Широкова В.А., Озерова Н.А. Инвазия эндемика Кавказа борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в экосистемы пойм рек Европейской равнины // Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2016. № 4 (4). С. 66–78.
- Эбель А.Л., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Черногривов П.Н., Эбель Т.В. Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae) в Сибири // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2018. С. 1065–1070.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Вержина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терёхина Т.А., Филиппова А.В., Хрусталёва И.А., Шауло Д.Н., Шереметова С.А. Чёрная книга флоры Сибири. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.
- Chadin I.F., Dalke I.V., Malyshev R.V. Evaluation of *Heracleum sosnowskyi* frost resistance after snow cover removal in early spring // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Т. 10. № 1. С. 83–91.
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R., Madi E., Kuzivanova O., Kirillov D., Elsakov V. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. Т. 77. No. 1. С. 71–80.
- Chernjagina O.A., Devjatova E.A., Streker L., Abramova L.M. Problema di infestazione *Heracleum sosnowskyi* Manden. Kamchatka // Italian Science Review. 2014. Iss. 3(12). P. 420–423.
- Chmielewski J., Poberezy J., Florek-Uszczki M., Zeber-Dzikowska I., Szpringer M. Sosnowsky's hogweed – current environmental problem // Ochrona Srodowiska i Zasobow Naturalnych. 2017. Т. 28. No. 3. С. 40–44.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS ONE. 2015. Т. 10. No. 11. С. 1–17.
- Grygus I., Lyko S., Zubkovych I., Stasiuk M., Zukow W. Risks posed by *Heracleum sosnowskyi* Manden in the Rivne Region // Ecological Questions. 2018. Т. 29. No. 4. С. 35–42.
- Gudžinskas Z., Žalneravičius E. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania // Annales Botanici Fennici. 2018. Т. 55. No. 4–6. С. 309–320.
- Krivosheina M.G., Ozerova N.A. Introduction of Sosnowskys hogweed as a cause of landscape transformation // IOP conference series: earth and environmental science. The proceedings 2019th International Symposium on Earth Sciences. 2019. С. 012013.
- Laiviņš M., Gavrilova Ģ. Neofitās Sosnovska latvāņa *Heracleum sosnowskyi* sabiedrības Latvijā [*Heracleum sosnowskyi* in Latvia: sociology, ecology and distribution] // Latvijas Veģetācija. 2003. 7: 45–65.
- Rzyski P., Poniedziałek B., Klimaszyk P. Invasive giant hogweeds in Poland: risk of burns among forestry workers and plant distribution // Burns. 2015. Т. 41. No. 8. С. 1816–1822.
- Zihare L., Blumberga D. Invasive species application in bioeconomy case study *Heracleum sosnowskyi* Manden in Latvia // Energy Procedia. 2017. С. 238–243.

SOSNOVSKY HOGWEED (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN., APIACEAE) IN BASHKORTOSTAN

© 2021 Abramova L.M.*, Golovanov Ya.M., Rogozhnikova D.R.

South-Ural Botanical Garden-Institute – Sub-division of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa 450080, Bashkortostan Republic, Russian Federation;
e-mail: *abramova.lm@mail.ru

Heracleum sosnowskyi Manden in the Republic of Bashkortostan is distributed mainly in the northern and central Ural piedmont, a total of 22 localities are known. Upon naturalization, the species becomes the dominant and forms the communities of the association of *Urtico dioicae–Heracleetum sosnowskyi*. In 2016–2019 5 cenopopulations of *H. sosnowskyi* were investigated in the Krasnokamsky, Tatyshlinsky and Yanaulsky districts of Bashkortostan. The total density of the species in cenopopulations is high and amounts to 41–92 individuals/m², the effective one (density of generative individuals) is 1.9–3.4 individuals/m², while biomass can reach 2.3–4.6 kg/m². The proportion of the species in the community is high – 77.8–96.8%. According to most indicators of both vegetative and generative spheres, the cenopopulation located in Yanaul town leads, while the minimum values for all parameters are noted in the cenopopulation near the village of Razdolye in the Krasnokamsky district of the Republic of Bashkortostan. *H. sosnowskyi* poses a serious threat to the biodiversity of the ecosystems of the Republic of Bashkortostan.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi* Manden, Republic of Bashkortostan, alien species, population, morphometric parameters; variability.

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ АМФИПОД В ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2020 Барбашова М.А.^{а, *}, Трифонова М.С.^а, Курашов Е.А.^{а, б}

^а Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук» (СПб ФИЦ РАН), Институт озераедения Российской академии наук, Санкт-Петербург 196105, Россия

^б 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: *mbarba@mail.ru

Поступила в редакцию 26.12.2019. После доработки 13.11.2020. Принята к публикации 02.02.2021.

Показано современное распространение инвазивных амфипод байкальского (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915) и понто-каспийского происхождения (*Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) в Ладожском озере. Установлена неоднородность распределения количественных показателей амфипод в разных частях озера. Наибольшее распространение в литоральной зоне получил *G. fasciatus*. Отмечено снижение вклада *G. fasciatus* в донных сообществах макрозообентоса. Доминирующая роль *G. fasciatus* наблюдалась только в тех районах озера, куда ещё не проникли другие виды инвазивных амфипод. Ареал понто-каспийских амфипод ограничен границами Волховской губы. Значительное увеличение количественного развития *P. robustoides* и активное расселение *M. possolskii* на юг вдоль западного побережья озера свидетельствуют о продолжающейся структурной перестройке литоральных биоценозов.

Ключевые слова: *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Chelicorophium curvispinum*, *Pontogammarus robustoides*, Ладожское озеро, биологические инвазии, распространение.

Введение

Процесс проникновения чужеродных видов в водные экосистемы Северо-Запада европейской части РФ, в том числе в крупнейшее озеро Ладожское, в последнее время протекает довольно интенсивно [Курашов и др., 2017]. Амфиподы – одни из самых активных видов-вселенцев, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов [Arbačiauskas, 2002; Berezina, 2007; Grabowski et al., 2007]. Важнейшей причиной распространения ракообразных послужило устранение естественных барьеров между различными водными бассейнами Европы в XIX и XX вв. Большинство амфипод проникло в бассейн Балтийского моря из бассейнов р. Волги и южных морей после создания каналов, сооружения водохранилищ и дренажных систем, или формирования так называемых водных инвазионных «коридоров» [Биологические инвазии..., 2004]. В расселении беспозвоночных заметную роль так-

же играли водный транспорт (судоходство) и преднамеренная или случайная интродукция [Николаев, 1979].

Инвазии амфипод являются одним из основных факторов трансформации сообществ макрозообентоса в литорали Ладожского озера [Курашов и др., 2012, 2018]. В последние десятилетия наблюдается увеличение видового разнообразия амфипод, к настоящему времени зарегистрировано 4 новых для озера вида. Из них 2 вида байкальского происхождения – *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 и 2 вида понто-каспийского – *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895) [Барбашова, 2015].

G. fasciatus попал в Ладожское озеро в середине 1980-х гг. из озёр Карельского перешейка [Панов, 1994], куда его планомерно вселяли в 1971–1975 гг. с целью увеличения кормовой базы рыб [Нилова, 1976; Архипцева и др., 1977]. После проникновения в

озеро *G. fasciatus* заселил все литоральные биотопы, став доминирующим компонентом бентоса [Panov, 1996; Литоральная зона..., 2011]. Другой байкальский вид – *M. possolskii* был случайно интродуцирован в бассейн Балтийского моря вместе с *G. fasciatus* и в дальнейшем проник в Ладогу. Впервые натурализовавшаяся популяция *M. possolskii* была обнаружена в Щучьем заливе в 2012 г. [Барбашова и др., 2013]. Однако ревизия архивных проб из этого залива показала, что временем первой регистрации *M. possolskii* в озере является 2003 г. [Курашов и др., 2020]. Появлению в озере понто-каспийских амфипод способствовал ряд причин: интенсификация судоходства, климатические изменения,

повышенная минерализация воды в Волховской губе [Науменко и др., 2000; Курашов и др., 2012; Менжулин, 2013]. В 2006 г. в этом районе озера был встречен *P. robustoides* [Kurashov, Barbashova, 2008], а в 2009 г. – *C. curvispinum* [Курашов и др., 2010].

Цель настоящей работы – оценить современный уровень развития и изменения в распространении инвазивных амфипод в Ладожском озере.

Материалы и методы

Материалом для публикации послужили данные литорального рейса, проведённого в июле – августе 2014 г. Были исследованы 32

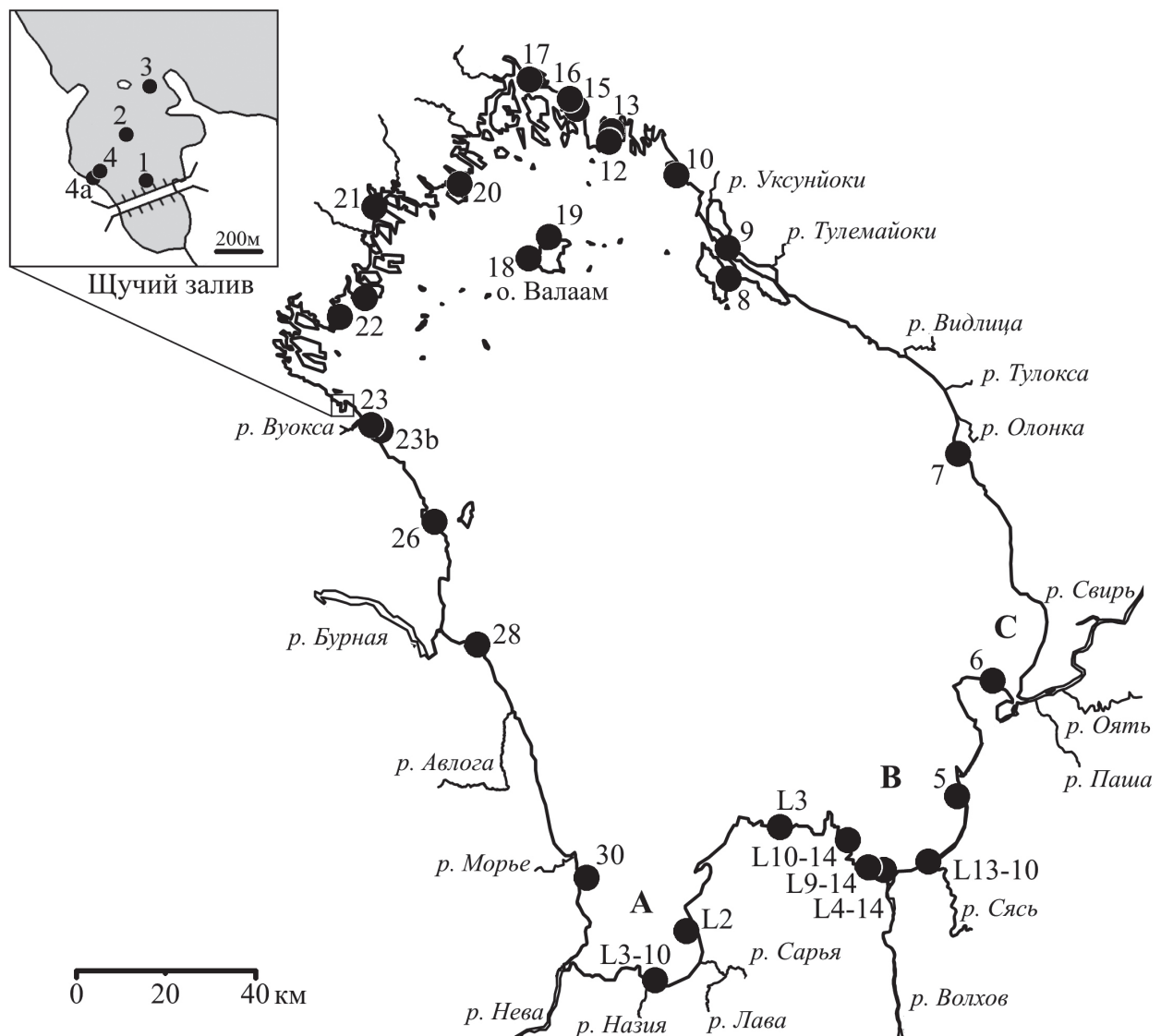


Рис. 1. Схема расположения станций в литоральной зоне озера. Южные заливы озера: А – бухта Петрокрепость, В – Волховская губа, С – Свирская губа; Щучий залив (1 – у дамбы, 2 – в центре, 3 – на выходе из залива, 4 – литораль, заросли, 4а – открытая песчаная литораль).

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний в литоральной зоне Ладожского озера в 2014 г., в Волховской губе (2009–2014 гг.) и в Щучьем заливе (2013–2018 гг.)

Станция	Местоположение	Координаты	Тип грунта	Тип зарослей	Глубина, м
L3-10	Назия	59°53.991' с. ш., 31°23.311' в. д.	Мелкий песок	Граница тростника и кубышки	1.0
L2	Кобона	60°01.282' с. ш., 31°32.678' в. д.	Крупный песок	Тростник	0.5
L3	Дубно	60°13.271' с. ш., 31°55.006' в. д.	Крупный песок с камнями, дерновина	Тростник	0.7
L4-14	Волховская губа	60°07.680' с. ш., 32°19.417' в. д.	Песок	На границе тростника	0.2
L9-14	Волховская губа, 2 км от устья Волхова влево	60°07.582' с. ш., 32°17.417' в. д.	Песок	Тростник	0.2
L10-14	Волховская губа, 4 км от устья Волхова влево	60°07.643' с. ш., 32°15.693' в. д.	Песок	Тростник	0.9
L13-10	Устье р. Сясь	60°09.090' с. ш., 32°27.996' в. д.	Песок (остатки целлюлозы)	Тростник	0.3
5	Дер. Вороново	60°16.353' с. ш., 32°37.525' в. д.	Крупный песок с дерновиной	Тростник	0.5
6	Свирская губа	60°31.449' с. ш., 32°41.063' в. д.	Камни с песком	Тростник	0.5
7	Андрусовская бухта	60°58.735' с. ш., 32°36.235' в. д.	Песок, камни, дерновина	Тростник	0.55
8	У о. Мантинсари	61°20.521' с. ш., 31°39.832' в. д.	Песок с камнями	Тростник	0.8
9	Залив Уксунлахти	61°24.022' с. ш., 31°40.499' в. д.	Песок	Тростник	0.5
10	У г. Пикьяранты, в проливе напротив завода	61°33.954' с. ш., 31°28.040' в. д.	Заиленный песок с растительными остатками	Элеохарис, рдесты травяной и пронзённолиственный	0.4
12	Вход в залив Импилахти	61°37.276' с. ш., 31°10.404' в. д.	Песок с растительн. остатками	Тростник, горец, рдесты	0.55
13	Залив Хауккалаhti	61°38.121' с. ш., 31°11.263' в. д.	Вязкий ил с растит. остатками, дерновина	Тростник	0.7
13b	Залив Хауккалаhti	61°38.121' с. ш., 31°11.263' в. д.	Вязкий ил с растит. остатками, на глине	Тростник, элеохарис	0.8
15	Около п. Ляскеля	61°42.415' с. ш., 31°00.037' в. д.	Заиленный песок на глине	Тростник, горец, лютик, рдест пронзённолиственный	0.6
16	Мыс Умопшиуми	61°40.987' с. ш., 31°00.336' в. д.	Дерновина на плотной глине	Тростник	0.7
17	Залив у п-ова Рауталаhti	61°45.063' с. ш., 30°52.716' в. д.	Камни, дерновина	Тростник	0.5
18	о. Валаам, оз. Сисьярви	61°22.840' с. ш., 30°55.946' в. д.	Заиленный песок, растит. остатки, дерновина	Тростник	0.55
19	о. Валаам, бухта у Никольского скита	61°23.722' с. ш., 30°56.573' в. д.	Сильно заиленный грубодетритный илисто-песчаный грунт	Рдест, элодея	0.35
20	Западный берег о. Путсари	61°30.868' с. ш., 30°31.784' в. д.	Заиленный песок	Рдесты, лютик	0.55

21	Якимварский залив, Сороло	61°29.159' с. ш., 30°13.816' в. д.	Глинистый грунт с дерновиной	Тростник	0.55
22	о. Койеонсари	61°17.069 с. ш., 30°08.891' в. д.	Песок с дерновиной	Тростник	0.7
22b	о. Койеонсари, 200 м левее ст. 22	61°17.069 с. ш., 30°08.891' в. д.	Песок с камнями	<i>Eleocharis palustris</i> , <i>Littorella</i>	0.7
23	Приозерск, устье р. Вуоксы, залив у завода	61°02.446' с. ш., 30°09.756 в. д.	Песок, дерновина, в грунте следы нефтепродуктов	Тростник	0.6
23b	Приозерск; 400 м до выхода в Ладогу	61°02.629' с. ш., 30°10.707 в. д.	Мелкий песок	Тростник	0.4
26	Владимирская бухта	60°50.093' с. ш., 30°27.931' в. д.	Мелкий песок 4-5 см, под ним грунт сильно загрязнен нефтепродуктами	Рдест пронзеннолистный	0.5
28	Бухта Далёкая	60°34.320' с. ш., 30°40.552' в. д.	Камни, песок	Тростник	0.65
30	Мыс Осиновец	60°06.662' с. ш., 31°05.306' в. д.	Песок с камнями	Тростник	0.6
Щучий залив					
1	У дамбы	61°04.910' с. ш., 30°05.510' в. д.	Заиленный песок с растительными остатками	–	0.7–2.3
2	Центр залива	61°05.070' с. ш., 30°05.420' в. д.	Заиленный песок	–	1.3–2.7
3	Выход из залива	61°05.220' с. ш., 30°05.330' в. д.	Песок	–	1.7–3.3
4	Литораль, заросли	61°04.920' с. ш., 30°05.420' в. д.	Сильно заиленный песок с растительными остатками	Хвощ, ежеголовник, элодея канадская, рдест пронзеннолистный, тростник	0.3–0.8
4a	Открытая литораль	61°04.910' с. ш., 30°05.430' в. д.	Сильно заиленный песок	–	0.3–0.8

Примечание: прочерк – отсутствие растительности.

станции по всему периметру озера (рис. 1, табл. 1) на глубинах 0.20–1.00 м в зарослях высшей водной растительности (в основном ассоциации с преобладанием тростника).

В работе также представлены результаты исследований в литоральной зоне в 2006 г., в Щучьем заливе в 2013–2018 гг., в Волховской губе в 2009–2014 гг., вдоль юго-западного побережья озера и в бухте Петрокрепость в 2017–2019 гг. В Щучьем заливе изучались биотопы в зарослях макрофитов, на песчаной литорали и в центральной части залива в зоне открытой воды.

Пробы литоральных макробеспозвоночных отбирались при помощи тубчатого про-

боотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0.125 м² [Панов, Павлов, 1986]. На каменистых и скальных грунтах использовали пластиковую модификацию прибора [Барков, 2006]. Для сбора на песчаных грунтах и в Щучьем заливе применялся дночерпатель Петерсена (площадь захвата – 1/40 м²; по 2 выемки в каждой точке). Пробы грунта промывались через капроновый газ с диаметром ячеек 0.125 мм и фиксировались формалином до его конечного содержания 4%. В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались по группам и видам, подсчитывались и повторно фиксировались 70%-м этиловым спиртом. Массу обнаружен-

ных животных определяли на торсионных весах, перед взвешиванием беспозвоночных обсушивали на фильтровальной бумаге.

Для определения видовой принадлежности амфипод использовали стереоскопический микроскоп Zeiss STEMI – 2000C.

Для оценки достоверности различий между периодами наблюдений применялся t-критерий Стьюдента. Перед статистической обработкой данные были преобразованы путём логарифмирования $\lg(x+1)$, чтобы достичь нормального распределения.

Результаты и обсуждение

Смена природных биотопов и различные по характеру и интенсивности антропогенные воздействия обуславливают неоднородность распределения фауны по периметру озера. В 2014 г. в составе макрозообентоса была встречена 21 группа донных беспозвоночных: Hydridae, Turbellaria, Mermithidae, Oligochaeta, Hirudinea, моллюски Bivalvia и Gastropoda, Isopoda (*Asellus aquaticus* L.), Amphipoda, Hydracarina, Aranei, Collembola, Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera, Hemiptera, Coleoptera, Megaloptera (*Sialis lutaria* L.), Lepidoptera, Chironomidae и прочие Diptera. Постоянными представителями донных биоценозов являлись олигохеты и хирономиды, их встречаемость 100%.

Структура литоральных биоценозов и распределение количественных показателей макрозообентоса в различных районах литоральной зоны озера отличались значительной изменчивостью. В 2014 г. численность макрозообентоса варьировала от 1472 до 36 280 экз. м⁻², биомасса от 3.70 до 222.81 г м⁻² (рис. 2). Максимальная биомасса наблюдалась в Волховской губе в 4 км от устья р. Волхов. Существенную роль в бентофауне играли моллюски (68%) и амфиподы (33%). Минимальная биомасса отмечалась в юго-западной части озера в районе м. Осиновец. Здесь значительна доля олигохет (55%) и амфипод (40%). Суммарная численность в среднем по озеру составила $11\,436 \pm 1504$ экз. м⁻², а биомасса – 34.85 ± 8.16 г м⁻². Донные биоценозы разнообразны по составу и соотношению отдельных таксонов в общей численности и биомассе.

По численности в среднем преобладали амфиподы (44%) и хирономиды (31%), доля олигохет и моллюсков составила 18% и 2%, соответственно, на остальные группы бентоса приходилось 5% общей численности макрофауны. Вклад амфипод в биомассу зообентоса составил 46%, моллюсков – 25%, олигохет – 10%, хирономид – 8%, остальных групп – 11%.

Распределение инвазивных амфипод по побережью акватории озера было неравномерным. За период наблюдений численность ракообразных колебалась от 8 до 25 072 экз. м⁻², биомасса – от 0.03 до 110.22 г м⁻² (рис. 3), что составляло 0.3–93.5% от общей численности и 0.4–85.2% биомассы макрозообентоса. Наиболее широко в озере представлен *G. fasciatus* (частота встречаемости в пробах в целом по озеру 94%). Его численность варьировала от 8 до 19 360 экз. м⁻², биомасса – от 0.03 до 55.79 г м⁻². Средние значения численности и биомассы *G. fasciatus* равнялись 3572 ± 861 экз. м⁻² и 7.86 ± 2.15 г м⁻², соответственно. Максимальные количественные показатели *G. fasciatus* наблюдались в южной части озера в бухте Петрокрепость. Несмотря на то, что *G. fasciatus* является доминирующим видом на многих биотопах литоральной зоны озера, он не был обнаружен в восточной части озера в заливе Уксунлахти и в шхерном районе озера у мыса Умоппиуми.

В западной части озера в 2014 г. как в заливах, так и вдоль открытого побережья совместно с *G. fasciatus* регистрировался также *M. possolskii* (встречаемость 16%). Область обитания *M. possolskii* была ограничена участком побережья от Щучьего залива до бухты Далёкой. На различных биотопах его численность изменялась от 347–1840 экз. м⁻², биомасса от 1.61 до 7.12 г м⁻². В этом районе озера амфиподы являлись преобладающей группой (22–86% численности, 20–76% биомассы всего макрозообентоса). Биомассу амфипод почти в равных долях в среднем определяли, как *M. possolskii* (48%), так и *G. fasciatus* (52%).

Массовое развитие *P. robustoides* (встречаемость 13%) наблюдалось в Волховской губе. Плотность популяции и биомасса этого

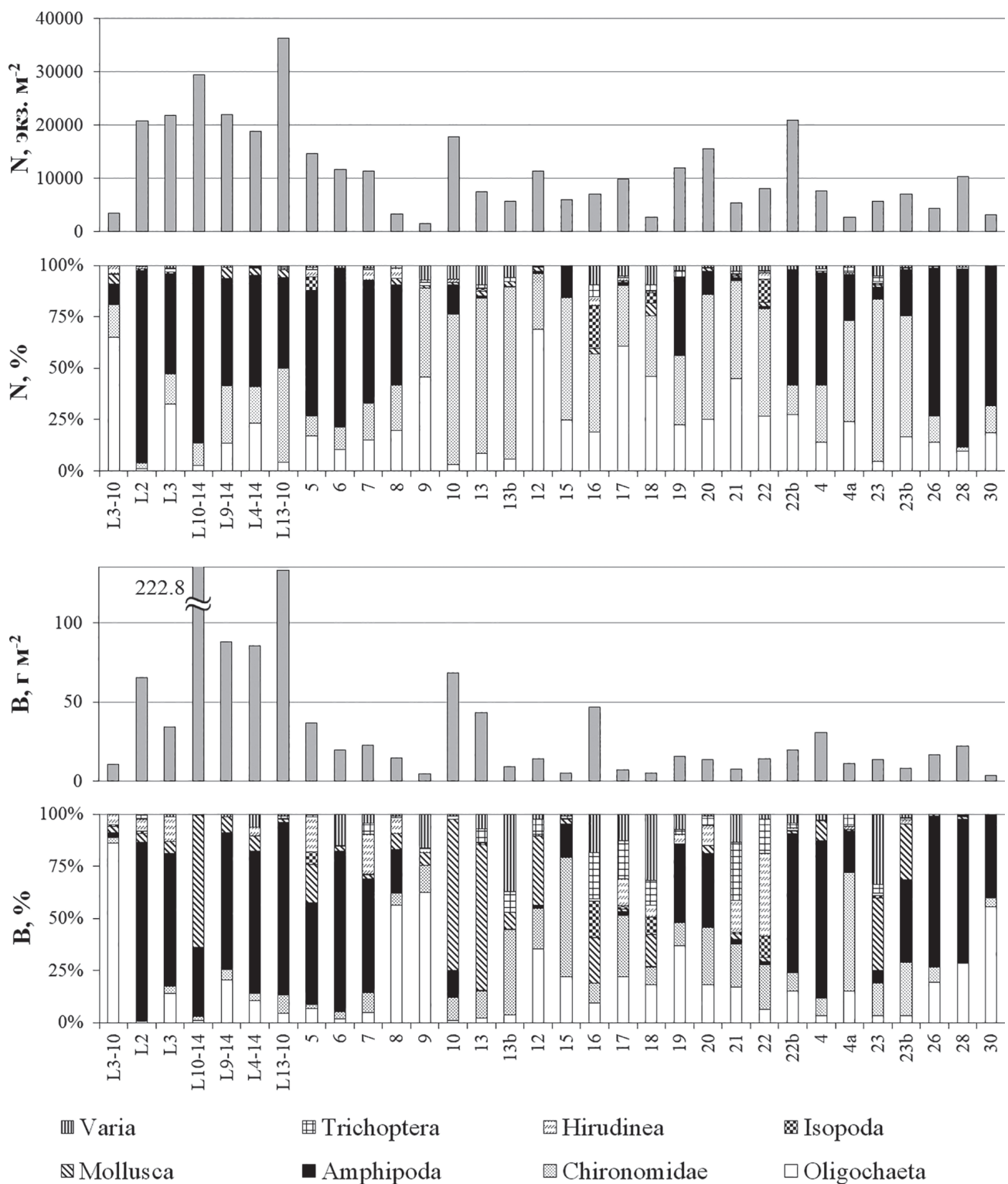


Рис. 2. Количественные показатели и соотношение основных групп макрозообентоса по численности (N) и биомассе (B) на исследованных станциях литоральной зоны Ладожского озера в 2014 г.

вселенца (2576–11 240 экз. м⁻², 35.71–82.56 г м⁻²) были высоки. Сходное с *P. robustoides* распространение на литорали озера имел и *C. curvispinum* (встречаемость 13%). Его численность варьировала от 13 до 11 640 экз. м⁻², а биомасса от 0.01 до 12.21 г м⁻². Максимальная

биомасса *P. robustoides* зафиксирована в приустьевом участке р. Сясь, а *C. curvispinum* в 4 км от устья р. Волхов. В Волховской губе отмечено наибольшее разнообразие вселенцев, встречено 3 вида (*G. fasciatus*, *P. robustoides* и *C. curvispinum*). Преобладал бокоплав *P.*

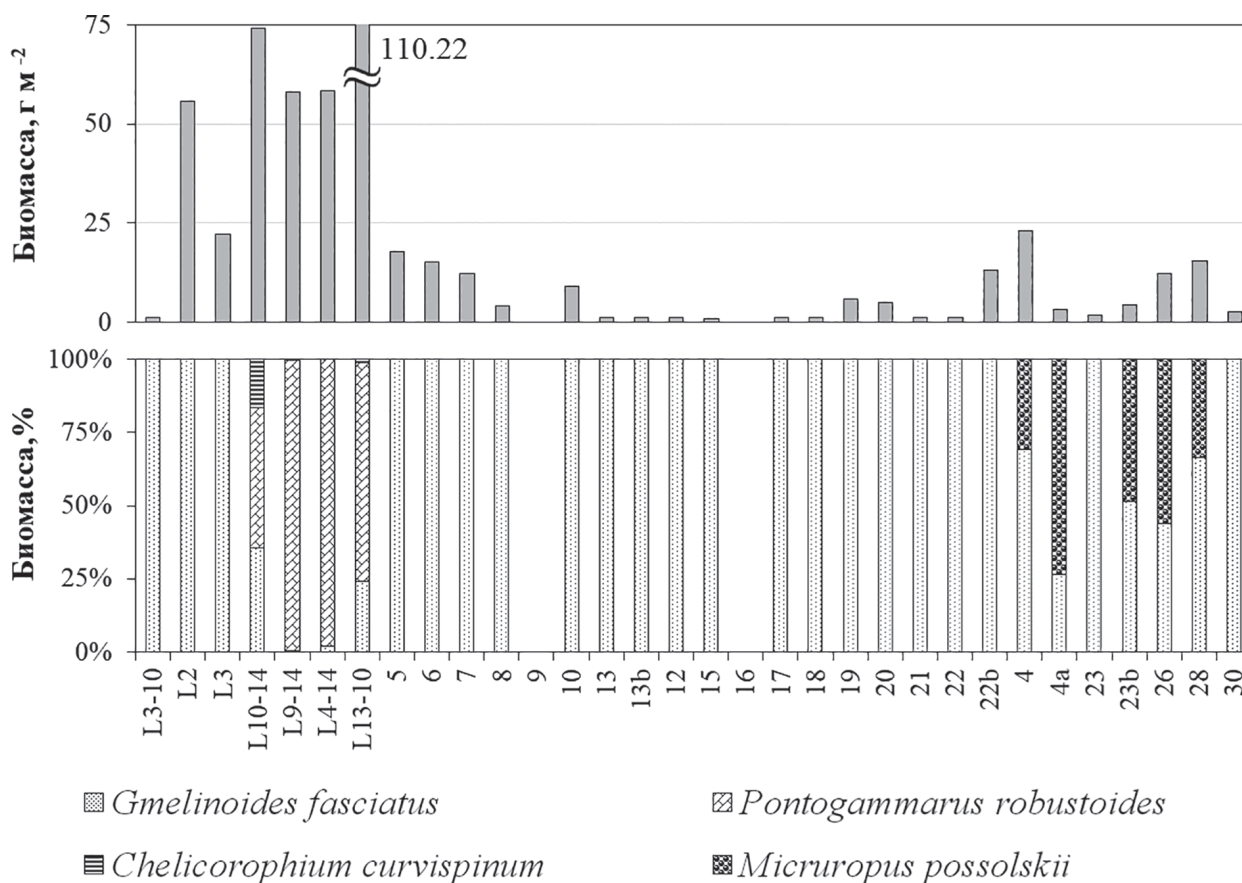


Рис. 3. Количественные характеристики и соотношение инвазивных видов амфипод на исследованных станциях литоральной зоны Ладожского озера в 2014 г.

robustoides. Его вклад в биомассу амфипод составил 48.07–99.54%. Доля *C. curvispinum* равнялась 0.02–16.43%, а *G. fasciatus* – 0.28–35.50%. Это свидетельствует о том, что *P. robustoides* нашёл в Волховской губе благоприятные для своего обитания условия среды (более высокая минерализация воды и прогреваемость этого района озера).

Известно, что инвазивные амфиподы в новых для них местообитаниях могут оказывать значимое влияние на аборигенные сообщества [Березина, 2009]. Так, например, после вхождения в состав сообществ зообентоса озера байкальского эндемика *G. fasciatus* было отмечено значительное снижение численности и даже исчезновение из многих мест обитания аборигенного *Gammarus lacustris* Sars, 1863 [Panov, Berezina, 2002; Курашов и др., 2006]. Этот бокоплав до сих пор в единичных экземплярах отмечается в различных районах озера. В 2000 г. *G. lacustris* был встречен в Волховской губе, заливе Хауккалаhti и на о. Валаам [Berezina et al., 2009]. В 2001 г. *G.*

lacustris был встречен нами в Шучьем заливе, в 2002 г. – регистрировался на валунной литорали о. Валаам [Курашов и др., 2006], в 2004 г. – в бухте Петрокрепость, а в 2005 г. – только в районе залива Хауккалаhti [Berezina et al., 2009]. В 2011–2012 гг. он также регистрировался на валунной и каменистой литорали о. Валаам [Зуев, Зуева, 2013]. В 2014 г. в наших сборах *G. lacustris* не был обнаружен.

После вселения *G. fasciatus* в литорали озера также заметно уменьшилась зона обитания *Asellus aquaticus*, снизились его количественные показатели [Panov, Berezina, 2002]. Тем не менее, водяной ослик *A. aquaticus* достаточно широко распространён в прибрежье озера (встречаемость 46%). При этом *A. aquaticus* достигал наибольшего развития только на биотопах, где *G. fasciatus* и другие амфиподы присутствовали в небольших количествах или отсутствовали. В 2014 г. средние величины численности и биомассы составили соответственно 270 ± 121 экз. м⁻² (пределы колебания 13–1480 экз. м⁻²) и 0.94 ± 0.56 г м⁻²

(0.04–8.15 г м⁻²), что ниже средних величин его развития в 2006 г. (численность – 688 экз. м⁻², биомасса – 1.58 г м⁻²) при встречаемости 39%.

Инвазия *G. fasciatus* в середине 1980-х гг. привела к значительным изменениям в структуре и функционировании прибрежных биоценозов озера, к увеличению продуктивности бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Этот вид занял свободную экологическую нишу с использованием практически не потреблявшихся ранее трофических ресурсов, в частности различных макрофитов, широко распространённых в озере. Это отразилось на количественных показателях литорального бентоса, резко возросших за счёт развития популяции вселенца, без уменьшения количественных показателей остального бентоса. Одним из последствий функционирования популяции *G. fasciatus* стал мелиоративный эффект, особенно выраженный в песчаных местообитаниях, во многих из которых макрозообентос практически отсутствовал [Курашов и др., 2011].

В период 1989–1990 гг. *G. fasciatus* ещё не распространился по всей литорали озера. Этот вселенец обитал в основном вдоль западного побережья и в северном шхерном районе [Рапов, 1996]. По сравнению с 1988–1990 гг. уже к 2000 г. в составе зообентоса произошли значительные изменения, *G. fasciatus* колонизировал всю литоральную зону озера. Средние биомассы бентоса в 1990 г. (33.8 г м⁻²) [Kurashov et al., 1996] и в 2000 г. (34.6 г м⁻²) [Berezina et al., 2009] схожи. Однако при этом уменьшился вклад аборигенных видов с 99% до 14%. Общая численность и биомасса макрозообентоса за период 2000–2005 гг. значительно увеличились за счёт роста обилия *G. fasciatus* и других бентосных групп. В 2005 г. средняя биомасса *G. fasciatus* равнялась 54 г м⁻². Вклад *G. fasciatus* в суммарную численность и биомассу превысил 70% как в 2000 г., так и 2005 г. [Berezina et al., 2009].

Средние количественные показатели бентоса в растительных ассоциациях тростника в 2006 г. составили 14038±2580 экз. м⁻², а биомасса – 28.09±4.49 г м⁻², что ниже, чем в

предыдущие годы, однако роль байкальского вселенца *G. fasciatus* по-прежнему была высока, в среднем 58% численности и 49% биомассы всего бентоса. Другой байкальский вид *M. possolski*, впервые встреченный в 2003 г. в Щучьем заливе, уже в 2006 г. в этом же заливе в зарослях макрофитов достигал значительного обилия (19.84–25.73 г м⁻²). На долю *M. possolski* приходилось 40–53% биомассы всех амфипод. Высокие количественные показатели *M. possolski* (6405 экз. м⁻², 24.63 г м⁻²) отмечались также на западном побережье в бухте Владимирская.

В 2014 г. в зарослях тростника усреднённая численность всего бентоса (11 397±1809 экз. м⁻²) ниже, а значения биомассы (37.56±10.26 г м⁻²) выше, чем в предыдущие годы. Значимые различия по сравнению с 2006 г. не обнаружены ($p > 0.05$). Однако доля *G. fasciatus* в общей численности и биомассе бентоса снизилась до 31% и 21%, соответственно.

Сравнение результатов двух съёмок по периметру озера в 2006 г. и 2014 г. показало схожий уровень количественного развития литорального макрозообентоса. Как видно из таблицы 2, в 2014 г. численность ($t = 3.43$; $p < 0.05$) и биомасса ($t = 3.74$; $p < 0.05$) зообентоса значительно уменьшились в западном районе озера. Достоверное увеличение общей биомассы бентоса ($t = 2.31$; $p < 0.05$) наблюдалось в южном районе, где отмечался наиболее высокий уровень развития инвазивных амфипод (рис. 3). В бухте Петрокрепость регистрировались максимальные биомассы байкальской амфиподы *G. fasciatus*, а в Волховской губе – понто-каспийского вселенца *P. robustoides*.

В донных сообществах Волховской губы *P. robustoides* появился в 2006 г., а уже к 2014 г. его численность значительно увеличилась. Известно, что *P. robustoides*, также, как и *G. fasciatus*, обладает ярко выраженной эврифагией и способен потреблять широкий спектр растительной и животной пищи. Однако *P. robustoides* может оказывать более значительный хищный пресс на зообентосные сообщества, чем *G. fasciatus*, а взрослые особи *P. robustoides* – активные хищники, и в состав их рациона входит *G. fasciatus* [Березина,

Таблица 2. Средние показатели численности (N, X±SE, экз. м⁻²) и биомассы (B, X±SE, г м⁻²) основных групп и всего макрозообентоса в зарослях высшей водной растительности в 2006 г. и 2014 г. (июль – август)

Группа	2006		2014	
	N	B	N	B
Oligochaeta	1982±416	1.62±0.36	2112±366	3.39±0.67*
Chironomidae	3048±629	3.66±1.21	3532±649	2.69±0.45
Amphipoda	8441±1929	17.35±3.46	5064±1152	16.27±4.73
Mollusca	375±150	4.87±2.18	183±57	8.70±4.71
Hirudinea	117±33	0.62±0.16	123±27	1.18±0.32
Trichoptera	50±11	0.91±0.26	85±18	0.92±0.34
Isopoda	271±100	0.62±0.24	126±60	0.44±0.27
Varia	170±34	0.91±0.21	213±45	1.27±0.34
Benthos	14 472±2158	30.57±4.69	11 436±1504	34.85±8.16
Районы озера				
Шхерный	10 781±2792	25.31±6.88	10 494±1688	22.73±6.55
о. Валаам	9012±9317	24.57±24.80	7256±6539	10.50±7.67
Щучий залив	35 446±4907	85.89±36.27	5207±3498	20.89±13.91
Западный	20 645±5589	38.46±5.83	6115±1386*	12.97±3.63*
Восточный	9544±6551	11.42±3.55	5405±3734	13.85±6.38
Южный	11 127±4001	23.68±8.89	19 867±3385	77.34±23.68*

Примечание: * – значимые различия (p<0.05) по t-критерию Стьюдента.

Максимов, 2016]. Понто-каспийский вид *P. robustoides* неблагоприятно воздействует на биоразнообразие и биомассу аборигенных сообществ, в частности, благодаря его способности подавлять местные виды. Он занесён в «чёрный список» в европейских странах и входит в список самых опасных инвазионных видов России [Березина, Фенёва, 2018].

Зона устойчивого расселения понто-каспийского вида *C. curvispinum* расположена в границах Волховской губы, где он был впервые обнаружен в 2009 г. Количественные показатели развития популяции амфипод *C. curvispinum* в 2014 г. довольно высоки, но значительно ниже, чем у *P. robustoides* (табл. 3). *C. curvispinum* относится к фильтраторам-седиментаторам, но способен потреблять также детрит и обрастания, включая нитчатые водоросли. Он строит илистые домики на твёрдом субстрате, поэтому в Ладожском озере часто встречается на стеблях макрофитов и на затопленных предметах. *C. curvispinum* – вид эдификатор, и при больших скоплениях эти

рачки способны влиять на состав бентосных сообществ, меняя рельеф дна своим строительством сети трубочек из ила и детрита на твёрдых субстратах [Малявин и др., 2008]. В целом, можно отметить тенденцию роста количественных показателей развития видов понто-каспийских амфипод в Волховской губе.

Исследования 2013–2018 гг. показали, что в Щучьем заливе байкальские амфиподы обитают совместно, что свидетельствует в пользу отсутствия у них жёстких конкурентных взаимоотношений. Уровень количественного развития обоих видов достаточно высокий. Вклад *G. fasciatus* и *M. possolskii* в биомассу амфипод на различных биотопах значительно варьировал. Наиболее широко в заливе был представлен *G. fasciatus*. Плотность популяции и биомасса его менялись в широких пределах: 40–14 880 экз. м⁻², 0.06 – 63.36 г м⁻². На долю этого вида приходилось в среднем 68–92% численности и 52–88% биомассы всех амфипод. Максимальная биомасса отме-

Таблица 3. Показатели минимальных (min) и максимальных (max) значений численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) понто-каспийских амфипод и пределы изменения их доли (%) в составе амфипод в Волховской губе в разные годы

Год		<i>Pontogammarus robustoides</i>		<i>Chelicorophium curvispinum</i>	
		min – max	min – max (%)	min – max	min – max (%)
2006	N	24	4.11	Вид отсутствовал	
	B	0.864	37.24		
2009	N	736–1312	11.04–95.35	56–1480	4.07–54.49
	B	3.09–14.47	15.74–98.96	0.13–1.60	0.88–26.99
2010	N	8–776	2.86–100	72	0.81
	B	0.04–8.22	26.47–100	0.096	0.49
2011	N	8–2376	0.19–75.77	16–1896	0.08–31.18
	B	0.15–25.70	6.74–91.56	0.02–3.06	0.18–11.09
2012	N	64–5176	0.16–44.96	304–6248	0.68–54.60
	B	1.76–38.18	7.80–77.79	1.41–10.64	2.21–21.68
2013	N	1992	38.85	2800	54.60
	B	26.66	87.43	3.22	10.55
2014	N	2576–11 240	10.27–97.91	13–11 640	0.13–46.43
	B	35.71–82.56	48.07–99.54	0.01–12.21	0.02–16.43

чалась на литорали в зарослях макрофитов, а наибольший уровень развития этого бокоплава (43.52 г м⁻²) в зоне открытой воды наблюдался в центре залива.

Уровень развития *M. possolskii* ниже, 100%-я встречаемость в заливе регистрировалась на открытой песчаной литорали. Численность колебалась от 20 до 3800 экз. м⁻², биомасса – от 0.02 до 17.30 г м⁻² (табл. 4). Его вклад в состав амфипод в среднем составлял 8–32% численности и 12–48% биомассы. Наибольшие показатели биомассы наблюдались в зоне открытой воды в центре залива на заиленном песке (12.00 г м⁻²) и на песчаной литорали (17.30 г м⁻²). Значительные изменения в уровне количественного развития видов-вселенцев свидетельствуют о ещё не устоявшихся взаимоотношениях между ними и указывают на продолжающуюся трансформацию экосистемы Щучьего залива, в том числе под воздействием инвазивных амфипод.

В распределении байкальских инвазивных амфипод по биотопам Щучьего залива прослеживалась определённая дифференциация. *G. fasciatus* предпочитает заросли

тростника, где его доля составляет 69–100% биомассы амфипод, а *M. possolskii* – песчаную или заиленную литораль, где его доля в биомассе амфипод может достигать 84%. Приуроченность *M. possolskii* к песчаным биотопам обусловлена его экологическими предпочтениями и образом жизни. Его характерная черта – приверженность к хорошо прогревающимся биотопам. Он ведёт преимущественно роющий образ жизни и наиболее часто встречается на песчаной литорали с небольшим процентом покрытия макрофитами.

Исследования 2017–2019 гг. в юго-западной части озера показали активное расселение *M. possolskii* на юг вдоль западного побережья озера. Этот вид впервые встречается в гидробиологических сборах с 2003 г., значительно позднее *G. fasciatus*. Уступая *G. fasciatus* в скорости освоения водоёма, *M. possolskii* в настоящее время потеснил его на некоторых участках западного побережья озера и освоил песчаные биотопы центральной части бухты Петрокрепость. Так в 2017 г. в бухте Владимирской количественное развитие *G. fasciatus* (420 экз. м⁻²; 1.95 г м⁻²) и *M.*

Таблица 4. Показатели минимальных (min) и максимальных (max) значений численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) амфипод; доля отдельных видов в составе амфипод (среднее, %) и частота их встречаемости (F, %) в пробах на биотопах Щучьего залива в период с 2013 по 2018 г.

		Amphipoda		<i>Gmelinoides fasciatus</i>				<i>Micruropus possolskii</i>			
		min	max	min	max	%	F%	min	max	%	F%
Дамба	N	120	11 720	40	11 260	78	100	20	700	22	94
	B	0.35	29.50	0.06	27.23	70		0.04	4.76	30	
Центр	N	140	17 300	120	14 880	76	100	20	3800	24	80
	B	0.74	51.84	0.48	43.52	69		0.26	12.00	31	
На выходе из залива	N	60	980	80	840	68	88	20	660	32	88
	B	0.02	3.08	0.07	1.80	52		0.02	2.20	48	
Песчаная литораль	N	387	5100	253	4840	69	100	27	1560	31	100
	B	2.19	32.58	0.58	22.47	54		0.30	17.30	46	
Заросли макрофитов	N	360	7680	360	7680	92	100	40	940	8	73
	B	0.60	63.36	0.60	63.36	88		0.02	7.12	12	

possolskii (80 экз. м⁻²; 1.51 г м⁻²) было не высоким. Доминировали олигохеты (78% численности и 73% биомассы). В бухте Далёкой на открытой песчаной литорали численность *M. possolskii* составляла 5360 экз. м⁻² (28% численности амфипод), а биомасса – 5.12 г м⁻² (56%). В зарослях тростника плотность популяции и биомасса *M. possolskii* ниже (200 экз. м⁻²; 0.85 г м⁻²). Здесь на долю *G. fasciatus* приходилось 94% численности амфипод и 92% их биомассы.

В 2017 г. были выявлены новые местообитания *M. possolskii* – он был обнаружен у мыса Осинец и в открытой части бухты Петрокрепость (60°01.017' с. ш.; 31°15.000' в. д.) на глубине 6.5 м (рис. 4). В бухте Петрокрепость *M. possolskii* обитал совместно с *G. fasciatus* и реликтовым рачком *Monoporeia affinis* (Lindstrom). Численность *M. possolskii* равнялась 40 экз. м⁻², а биомасса – 0.52 г м⁻², что составляло 29% численности амфипод и 59% их биомассы. В 2018 г. численность и биомасса данного вида достигали, соответственно, в июне и октябре – 140, 480 экз. м⁻² и 0.12, 1.250 г м⁻². На его долю приходилось 44–89% численности и 20–92% биомассы всех амфипод. В августе 2019 г. существенно выросли количественные характеристики *M. possolskii* (1820 экз. м⁻², 6.40 г м⁻²). Вклад этого ракообразного в биомассу и численность амфипод составил 84 и 92.5%, соответственно.

В сентябре 2018 г. *M. possolskii* был найден у посёлка им. Морозова (59°58.383' с. ш.; 31°04.083' в. д.) в районе городского пляжа на песчаной литорали. Количественные характеристики вида были высоки (1400 экз. м⁻², 15.19 г м⁻²), его доля составляла 91% численности амфипод и 97% их биомассы.

Необходимо отметить, что натурализация *M. possolskii* не оказала влияния на аборигенных ракообразных, поскольку выпадение из фауны *G. lacustris* и уменьшение зоны обитания *A. aquaticus* произошло после вселения *G. fasciatus* в конце 1990-х гг., ещё до появления в озере *M. possolskii*.

В настоящее время отсутствуют сведения о расширении ареала *M. possolskii* к северу от Щучьего залива. Специальный поиск в 2017 г. в северном районе озера не выявил присутствия этого вида в четырёх обследованных разнотипных литоральных местообитаниях на о. Путсаари (61°30.417' с. ш.; 30°33.833' в. д.); а в 2018 г. – в устье реки Янисйоки в районе посёлка Хийденсельга (61°42.415' с. ш.; 31°00.037' в. д.) на схожем с известными местообитаниями вида биотопе при большом количественном развитии *G. fasciatus*.

Таким образом, инвазивные амфиподы, несмотря на своё относительно недавнее проникновение в Ладожское озеро, в настоящее время играют существенную роль в донных сообществах литоральной зоны. Наибольшее распространение в озере в 2014 гг. по-

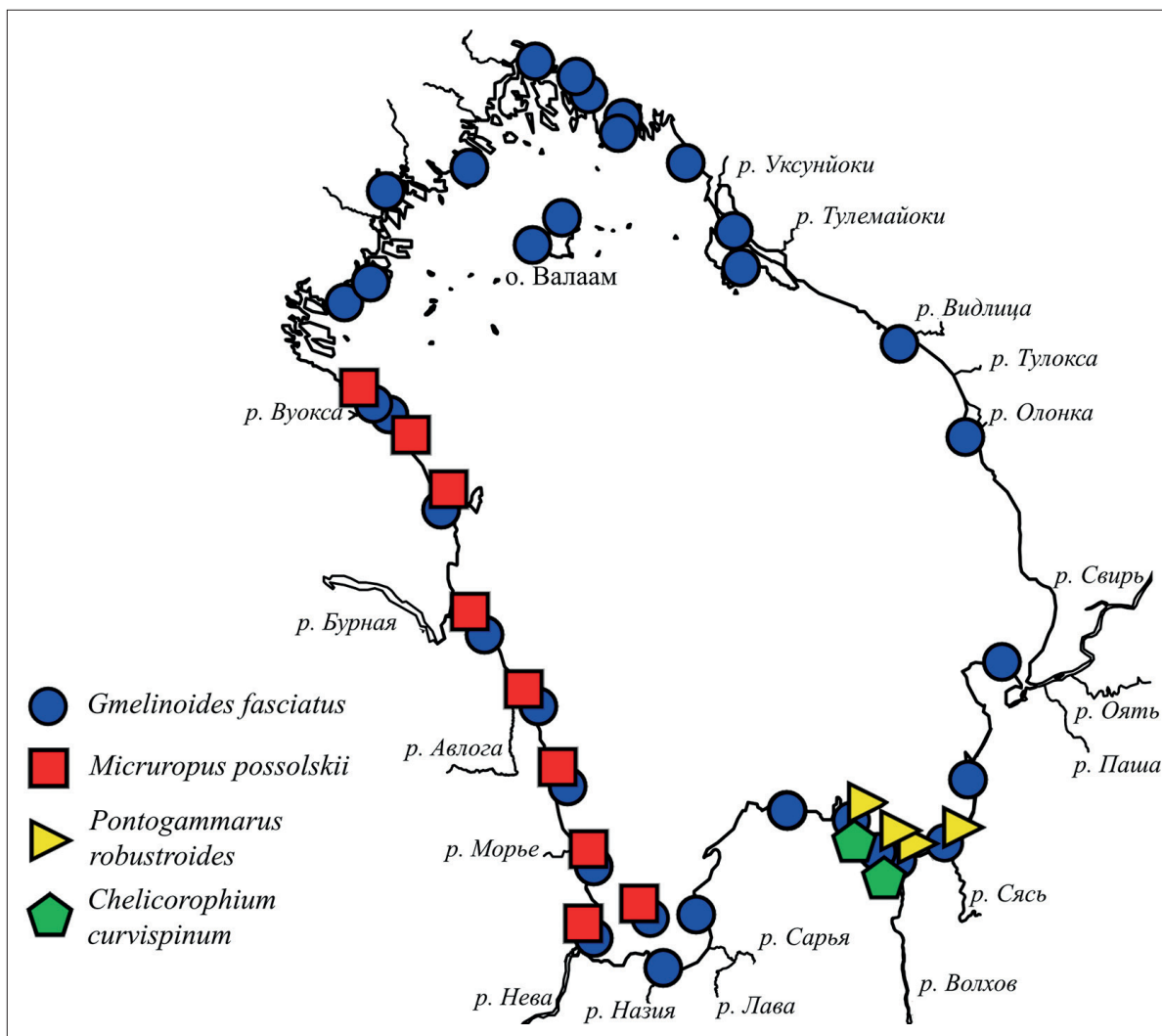


Рис. 4. Современное распространение амфипод в Ладожском озере.

лучил *G. fasciatus*, гораздо реже встречался *M. possolskii*, что вероятно было связано с более поздним появлением этого вида в Ладожском озере. Дальнейшие исследования 2017–2019 гг. показали, что байкальский вселенец *M. possolskii* активно осваивает мелководные участки в юго-западной части озера и из прибрежных биотопов уже проник в центральную часть бухты Петрокрепость, где его количественные показатели довольно высоки. Область обитания *P. robustoides* и *C. curvispinum* по-прежнему ограничена пределами Волховской губы. Дальнейшему расселению понто-каспийских амфипод вероятно препятствует низкая минерализация вод в озере. Доминирующая роль *G. fasciatus* наблюдалась только в тех районах озера, куда ещё не проникли другие виды инвазивных амфипод. Значительное увеличение количе-

ственного развития *P. robustoides* и активное освоение *M. possolskii* литорали озера в южном направлении вдоль западного побережья Ладоги свидетельствуют о продолжающейся структурной перестройке литоральных биоценозов крупнейшего европейского озера.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2019-0001 «Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоёмов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов».

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

- Архипцева Н.Т., Баранов И.В., Забелина Г.М., Покровский В.В., Сереброва С.А., Терешенков И.И., Цыбалева Г.А. Озёра бассейна северного рукава реки Вуоксы // Известия ГосНИОРХ. 1977. Т. 124. С. 83–134.
- Барбашова М.А. Макробентос Ладожского озера и его изменения под влиянием факторов среды: Автореф. дис. ... канд. биологических наук. СПб., 2015. 24 с.
- Барбашова М.А., Малявин С.А., Курашов Е.А. Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 3. С. 16–23.
- Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биологических наук. СПб., 2006. 26 с.
- Березина Н.А. Междовые взаимодействия амфипод *Gammarus lacustris* и *Gmelinoides fasciatus* // Экология. 2009. № 2. С. 91–95.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2016. 9(4). С. 409–426.
- Березина Н.А., Фенёва И.Ю. *Pontogammarus robustoides* – Понтогаммарус выносливый // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 435–440.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Зуев Ю.А., Зуева Н.В. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера // Учёные записки Российского гос. гидрометеорологического университета. 2013. № 30. С. 134–147.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Лаврова М.С. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 2. С. 87–104.
- 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.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Панов В.Е. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 62–72.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Русанов А.Г., Дудакова Д.С., Трифонова М.С., Родионова Н.В., Алешина Д.Г. Роль чужеродных видов в трансформации экосистемы Ладожского озера // Озёра Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы 1-й Международной конференции (11–15 сентября 2017 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 535–542.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 74–84.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Барбашова М.А. Роль *Gmelinoides fasciatus* в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера / Ред. Е.А. Курашов. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 350–356.
- Курашов Е.А., Трифонова М.С., Барбашова М.А. Динамика расселения *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 3. С. 32–39.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 6. С. 643–649.
- Менжулин Г.В. Климат водосбора Ладожского озера // Ладога / Ред. В.А. Румянцев, С.А. Кондратьев. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 63–83.
- Науменко М.А., Авинский В.А., Барбашова М.А., Гузватый В.В., Каретников С.Г., Капустина Л.Л., Летанская Г.И., Расплетина Г.Ф., Распопов И.М., Рычкова М.А., Слепухина Т.Д., Черных О.А. Современное экологическое состояние Волховской губы Ладожского озера // Экологическая химия. 2000. 9(2). С. 90–105.
- Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование / Ред. Н.Н. Смирнов. М.: Наука, 1979. С. 76–93.
- Нилова О.И. Некоторые черты экологии и биологии *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.), акклиматизированных в озере Отрадное Ленинградской области // Известия ГосНИОРХ. 1976. Т. 110. С. 10–15.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Доклады Академии наук. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учёта водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans // Invasive Aquatic Species of Europe – Dis-

- tribution Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115.
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Environment Research. 2009. 14(3). P. 404–414.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridae) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 15–19.
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 25–38.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. Vol. 3(2). 2008. P. 243–246.
- Kurashov E.A., Telesh I.V., Panov V.E., Usenko N.V., Rychkova M.A. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 49–55.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Berezina N.A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 96–103.

FEATURES OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF INVASIVE SPECIES OF AMPHIPODS IN THE LITTORAL OF LAKE LADOGA

© 2020 Barbashova M.A.^{a, *}, Trifonova M.S.^a, Kurashov E.A.^{a, b}

^a Saint-Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (SPC RAS), 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: *mbarba@mail.ru

The modern distribution of invasive amphipods of Baikal (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915) and Ponto-Caspian origin (*Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) in Lake Ladoga was shown. The heterogeneity of the distribution of quantitative indicators of amphipods in different parts of the lake was established. The most widespread species in the littoral zone was *G. fasciatus*. A decrease in the contribution of *G. fasciatus* in the bottom communities of macrozoobenthos was noted. The dominant role of *G. fasciatus* was observed only in those parts of the lake where other species of invasive amphipods did not penetrate yet. The habitat of Ponto-Caspian amphipods was limited by the boundaries of the Volkhov Bay. A significant increase in the quantitative development of *P. robustoides* and active dispersal of *M. possolskii* to the South along the west coast of the lake indicate the ongoing structural restructuring of littoral biocenoses.

Key words: *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Chelicorophium curvispinum*, *Pontogammarus robustoides*, Lake Ladoga, biological invasions, distribution.

ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИВНОГО ВИДА КОМАРОВ *Aedes albopictus* (SKUSE, 1895) НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2021 Бега А.Г.*, Москаев А.В.**, Гордеев М.И.***

ГОУ ВО МО Московский государственный областной университет, г. Мытищи 144014, Россия
e-mail: *ag.bega@mgou.ru, **av.moskaev@mgou.ru, ***mi.gordeev@mgou.ru

Поступила в редакцию 07.08.2020. После доработки 25.01.2021. Принята к публикации 17.02.2021.

Целью работы было показать экологические предпочтения и установить современный ареал инвазивного вида комаров *Aedes albopictus*. Показано продвижение вида от Черноморского побережья Кавказа вглубь европейской части России за период 2017–2019 гг. Северная граница распространения данного вида на 2019 г. проходила через города: Тимашёвск, Кропоткин, Армавир. Лимитирующими параметрами среды на преимагинальных стадиях развития *Ae. albopictus* являются: содержание растворённого в воде кислорода и кислотность воды. На стадии имаго влажность воздуха и флористический состав территории служат основными факторами, определяющими продвижение вида вглубь Русской равнины. Полученные данные могут быть использованы для проведения эпидемиологического надзора и планирования профилактических мероприятий.

Ключевые слова: *Aedes albopictus*, расширение ареала, экологическая специализация, инвазия, межвидовая конкуренция.

Введение

Aedes albopictus Skuse, 1895 является важным переносчиком арбовирусных заболеваний, таких как лихорадки Денге, Чикунгунья и Зика, а также, исходя из экспериментальных исследований, вирусов японского энцефалита и лихорадки Западного Нила [Akiner et al., 2019]. Наиболее опасен из них вирус Денге, им ежегодно инфицируется приблизительно 390 миллионов человек по всему миру [Bhatt et al., 2013]. До 1970 г. эпидемии тяжёлой Денге происходили лишь в 9 странах. В настоящее время болезнь стала эндемической более чем в 100 странах. Другие лихорадки за последние годы тоже получили глобальное распространение. Так, по данным ВОЗ, случаи местной передачи лихорадки Зика зарегистрированы более чем в 80 странах, лихорадки Чикунгунья – более чем в 60 странах. Глобализация и изменения климата способствуют широкому распространению трансмиссивных заболеваний и расселению инвазивных видов переносчиков.

Азиатский тигровый комар *Ae. albopictus* служит ярким примером инвазивного вида,

расселившегося далеко за пределы своего естественного ареала. Первоначально он обитал в странах юго-восточной Азии и на островах Океании, где был лесным зоофильным видом. Однако менее чем за 40 лет он распространился на все континенты, за исключением Антарктиды [Kraemer et al., 2015].

Успех расселения азиатского тигрового комара связан с несколькими причинами. Во-первых, с его переходом к синантропному существованию. Комары, использующие в естественных местообитаниях в качестве мест выплода дупла деревьев и любые естественные углубления с водой, перешли к активному размножению в различных ёмкостях с твёрдыми стенками, таких как цветочные горшки, бочки, автомобильные покрышки. Способность яиц выдерживать пересыхание в течение нескольких месяцев позволила комарам успешно перемещаться между континентами с торговыми грузами [Reiter, Sprenger, 1987], в частности, в процессе транспортировки автомобильных покрышек [Sherpa et al., 2019].

Второй особенностью *Ae. albopictus* является высокий уровень генетической изменчиво-

сти, который обеспечил появление в процессе инвазии способности комаров впадать в фотопериодическую диапаузу на стадии яйца в условиях умеренного климата [Armbruster, 2016].

В ряде стран Европы *описываемый комар* уже стал источником автохтонных вспышек арбовирусных инфекций: во Франции [Ruche et al., 2010], Хорватии [Gjenero-Margan et al., 2011], Италии [Angelini et al., 2007; Manica et al., 2017]. Помимо уже известных угроз, расселение вида может таить в себе скрытые опасности. В ряде исследований сообщалось, что этот комар питается на разных видах прокормителей, таких как млекопитающие, птицы, амфибии и рептилии [Tuten et al., 2012; Faraji et al., 2014]. Это обеспечивает большую популяционную устойчивость за счёт расширения экологической ниши и создаёт потенциальную возможность распространения новых зоонозных инфекций в популяциях человека [Ortega-Lopez et al., 2020].

Первые популяции *Ae. albopictus* на территории Российской Федерации были зарегистрированы в 2011 г. в районе Большого Сочи [Ганушкина и др., 2012]. В течение последующих нескольких лет этот инвазивный вид продвигался вдоль Черноморского побережья Кавказа, захватывая зону влажного субтропического климата. К 2012 г. он распространился до посёлка Джубга, в 2015 г. – до г. Геленджика [Забашта, 2016], в 2016 г. – до г. Новороссийска [Фёдорова и др., 2017]. По нашим и литературным данным, в 2017 г. вид преодолел Большой Кавказский хребет и начал осваивать зону умеренного климата [Фёдорова и др., 2019].

Распространение *Ae. albopictus* сопровождалось резким снижением численности другого инвазивного вида комаров – *Aedes aegypti* Linnaeus, 1762. Этот вид впервые был обнаружен в России в 1911 г. на Черноморском побережье Кавказа в районе г. Сочи. В результате обработок инсектицидами к 1950-м гг. *Ae. aegypti* был истреблён. Повторное обнаружение его на территории Большого Сочи было зафиксировано в 2001 г. [Рябова и др., 2005]. За последующие десять лет вид активно расселялся по побережью в зоне влажного субтропического климата вплоть до посёлка Агой [Ганушкина и др., 2013]. В

2013 г. было отмечено резкое снижение численности *Ae. aegypti* и сокращение мест его обитания [Фёдорова и др., 2018]. Согласно литературным данным, последний раз вид был зарегистрирован в 2016 г. в городе Сочи [Попова и др., 2017]. По нашему мнению, основной причиной резкого снижения численности *Ae. aegypti* является его конкуренция с *Ae. albopictus*. Конкурентная замена *Ae. aegypti* на *Ae. albopictus* показана в ряде стран [Shragai et al., 2019], хотя в Сингапуре зафиксирован пример обратной замены [Chan, 1971]. В Южной Флориде оба вида обитают совместно [Juliano et al., 2004]. В ряде работ было отмечено, что *Ae. albopictus* предпочитает в качестве мест выплода ёмкости с уже имеющимися личинками рода *Aedes* [Shragai et al., 2019], что повышает вероятность межвидовой конкуренции.

Для проведения эпидемиологического надзора и планирования профилактических мероприятий необходимо знать современное распространение видов комаров – переносчиков трансмиссивных заболеваний, их экологическую приуроченность и лимитирующие факторы, определяющие характер инвазии. Целью нашей работы было изучение процесса инвазии *Ae. albopictus* на юге европейской части России. В задачи работы входило: 1) проследить изменения ареала вида по годам; 2) выявить экологические предпочтения и пределы толерантности данных комаров к климатическим факторам; 3) определить способность расселения вида в различных флористических районах.

Материал и методика

В целях мониторинга инвазии *Ae. albopictus* на территории Российской Федерации нами были проведены полевые исследования в летние периоды 2017, 2018 и в 2019 гг. В локальных местообитаниях исследовали типичные места выплода естественного и искусственного происхождения. Имаго отлавливали в местах днёвок. Список населённых пунктов, в которых собирались комары, приведён в таблице 1.

Комаров фиксировали в 96%-м спирте. Учёты численности имаго проводили путём

Таблица 1. Населённые пункты и географические координаты мест взятия проб

Населённый пункт	Год наблюдений	
	2018	2019
пгт. Джубга 44.316428° с. ш., 38.695406° в. д.	+	
пгт. Агой 44.145249° с. ш., 39.034304° в. д.	+	
г. Туапсе 44.108051° с. ш., 39.086718° в. д.	+	
с. Шепси 44.041157° с. ш., 39.155309° в. д.	+	
г. Совет Квадже 43.995833° с. ш., 39.214427° в. д.	+	
г. Хаджико 44.007527° с. ш., 39.335880° в. д.	+	
с. Зубова Щель 48.837521° с. ш., 39.438109° в. д.	+	
мкр. Лазаревское 43.916918° с. ш., 39.338349° в. д.	+	
мкр. Детляжка 43.754301° с. ш., 39.530723° в. д.	+	
с. Ун-Дэре 43.663534° с. ш., 39.626018° в. д.	+	
с. Пластунка 43.672831° с. ш., 39.757234° в. д.	+	
мкр. Олимпийская Деревня 43.412777° с. ш., 39.937724° в. д.	+	
пгт. Красная Поляна 43.680895° с. ш., 40.175727° в. д.	+	
с. Эстодок 43.673289° с. ш., 40.298338° в. д.	+	
г. Адлер 43.435405° с. ш., 39.923936° в. д.	+	
г. Хоста 43.511964° с. ш., 39.872095° в. д.	+	
г. Сочи 43.619225° с. ш., 39.727069° в. д.	+	
ст. Ханская 44.682933° с. ш., 39.972675° в. д.	+	
г. Белореченск 44.755661° с. ш., 39.874615° в. д.	+	
г. Майкоп 44.633831° с. ш., 40.088562° в. д.	+	
г. Апшеронск 44.457439° с. ш., 39.754043° в. д.	+	
г. Хадзыженск 44.436630° с. ш., 39.514880° в. д.	+	
мкр. Нижняя Хобза 43.722722° с. ш., 39.575697° в. д.	+	
с. Гайдук 44.782850° с. ш., 39.682669° в. д.	+	
г. Анапа 44.843251° с. ш., 37.379130° в. д.	+	
г. Геленджик 44.560688° с. ш., 38.077308° в. д.	+	
г. Абинск 44.862534° с. ш., 38.175716° в. д.	+	
пгт. Ильинский 44.838006° с. ш., 38.551500° в. д.	+	
пгт. Яблоневский 45.000986° с. ш., 38.934640° в. д.	+	
г. Краснодар 45.121661° с. ш., 38.981115° в. д.	+	
г. Лабинск 44.632340° с. ш., 40.738865° в. д.	-	+
г. Армавир 45.018811° с. ш., 41.131648° в. д.	-	+
г. Кропоткин 45.429686° с. ш., 40.554044° в. д.	-	+
г. Кореновск 45.456580° с. ш., 39.432322° в. д.	-	+
г. Тимашёвск 45.371160° с. ш., 38.567347° в. д.	-	+
г. Усть-Лабинск 45.215079° с. ш., 39.687380° в. д.	-	+
с. Цибанобалка 44.978132° с. ш., 37.345782° в. д.	-	+
ст. Ладожская 45.306588° с. ш., 39.933880° в. д.	-	+
Абхазия, г. Гагра 43.279520° с. ш., 40.270560° в. д.		+
Абхазия, с. Гудаута 43.102364° с. ш., 40.618287° в. д.		+
Абхазия, г. Сухум 43.002904° с. ш., 41.022751° в. д.		+
Абхазия, с. Адзюбжа 42.845523° с. ш., 41.177391° в. д.		+
Абхазия, г. Очамчир 42.708102° с. ш., 41.427598° в. д.		+
Абхазия, г. Гали 42.627403° с. ш., 41.736887° в. д.		+

г. Изобильный	—
г. Ставрополь	—
г. Невинномысск	—
г. Красногвардейск	—
ст. Барсуковская	—
ст. Березанская	—
ст. Журавская	—
г. Тихорецк	—
ст. Гостагаевская	—
ст. Новомалороссийская	—
ст. Ильинская	—
с. Юровка	—
г. Феодосия	—
г. Судак	—
г. Алушта	—
г. Ялта	—
г. Форос	—

отлова «на себе» эксгаустером в вечерние часы (с 18:00 до 20:00). Учёты производили три исследователя одновременно, находясь на некотором расстоянии друг от друга. Каждый исследователь садился на стул и обнажал ноги ниже колен. Из полученных сборщиками данных вычислялась средняя величина. Для учёта выбирали защищённые от ветра, умеренно затенённые места, окружённые растительностью. Для оценки активности нападения самок проводили отлов «на себе» в течение суток: 01.07.2019 г. и 28.09.2019 г. В первую половину каждого часа вёлся учёт, во вторую половину часа – перерыв (00:00–00:30, 01:00–01:30, 02:00–02:30 ... 23:00–23:30). При этом в интервале с 00:00 до 04:30 и с 23:00 до 23:30 *Ae. albopictus* не нападали. Каждую особь, начавшую акт кровососания, отлавливали эксгаустером. В первый день было поймано 640 особей, во второй – 1865. Активность комаров определяли в зонах, где численность *Ae. albopictus* была высокой. Учёты активности производил один и тот же исследователь на протяжении всего периода наблюдений в местах, удалённых от других людей и животных.

Видовую принадлежность личинок определяли в лабораторных условиях по морфологическим признакам с использованием стандартных ключей [Гуцевич и др., 1970]. С

помощью комбинированного кондуктометра «Hanna Combo HI 98129» оценивали экологические характеристики личиночных биотопов: водородный показатель (рН), температуру воды (Т), уровень общей минерализации (TDS), удельную электропроводность воды (EC). Для оценки общей жёсткости воды (Gh), карбонатной жёсткости (Kh) и содержания кислорода в воде (O₂) применяли аква-риумные экспресс тесты Tetra (ФРГ). Всего было обследовано 52 личиночных биотопа.

Результаты исследований и их обсуждение

Ранее было показано, что в 2017 г. *Ae. albopictus* преодолел Большой Кавказский хребет и достиг г. Майкопа [Фёдорова и др., 2019]. Нами установлено, что в 2018 г. вид продолжил продвижение на север и к августу этого года заселил города Краснодар, Белореченск, станицу Ханская. Учёты численности в перечисленных населённых пунктах показали преобладание *Ae. albopictus* над другими видами комаров. В Краснодаре интенсивность нападения самок составила 48 особей за 30 мин (наблюдение 15.08.2018). Поблизости от нападающих самок нами были найдены многочисленные биотопы с личинками. Регулярная встречаемость и высокая численность вида косвенно указывают на наличие укоренившихся и активно размножающихся попу-

ляций в этих населённых пунктах. В 2018 г. в станицах Донская, Пластуновская, Платнировская, городах Кореновск, Армавир, Лабинск *Ae. albopictus* нами не был обнаружен. В 2019 г. он продвинулся дальше на север до городов Тимашёвск, Кореновск, Кропоткин (рис. 1). В городах Тимашёвск и Кореновск вид был отмечен нами только в отдельных локациях. Интенсивность нападения самок в местах учёта не превышала 10 особей за 30 мин. Это подтверждает гипотезу о недавнем заселении азиатским тигровым комаром двух вышеупомянутых населённых пунктов. В станицах Березанской, Журавской, Новомалороссийской, Ильинской, г. Тихорецке, с. Красногвардейском вид нами не обнаружен.

Наиболее восточной точкой нахождения *Ae. albopictus* в 2017 и 2018 гг. был г. Майкоп. В 2018 г. мы обследовали территории городов Лабинск, Армавир, Кропоткин и их окрестностей, где вид обнаружен не был. Однако к августу 2019 г. он успешно заселил данные города. В Армавире отмечена высокая численность вида: при учёте «на себе» зарегистрировано 67 нападающих самок за 30 минут. В городах Ставрополь, Невинномысск,

Изобильный, станице Барсуковская данный вид не выявлен.

Самой западной точкой обнаружения азиатского тигрового комара на Черноморском побережье Кавказа был г. Анапа [Фёдорова и др., 2019]. Нами были отловлены единичные особи в Анапе в 2019 г. Западнее, в с. Юровка, ст. Гостагаевская и на п-ове Крым, вдоль ЮБК и вглубь до Симферополя в 2019 г. он не обнаружен.

Нами исследовано распространение *Ae. albopictus* на территории Абхазии. Он был обнаружен вдоль всей прибрежной зоны Абхазии, от г. Гагра до г. Гали. Во всех точках в процессе учётов отмечена численность комаров: от 46 до 126 в течение 30 минут (максимальная численность – в г. Очамчире). Ранее вид был выявлен на территории Грузии [Kutateladze et al., 2016].

В настоящий момент этот вселенец успешно освоил зоны влажного субтропического, мягкого умеренного, умеренно континентального, субтропического сухого и средиземноморского климата. *Ae. albopictus* – экзофильный вид. Экзофильные виды на стадии имаго способны нападать в открытой



Рис. 1. Распространение комаров *Ae. albopictus* на юге европейской части России. Стрелками показано направление продвижения: точками с пунктиром показана граница ареала в августе 2018 г., пунктиром отмечены границы ареала в августе 2019 г.

природе и в жилищах человека, но в отличие от эндофильных видов, эти комары после кровососания покидают постройки человека и переваривают кровь в древесной растительности. Растительность создаёт необходимый микроклимат и служит кормовой базой для комаров. Освоение новых флористических районов требует времени для адаптации и является сдерживающим фактором в процессе расселения комаров. Необходимо отметить, что этапы расширения видового ареала совпадают с границами отдельных флористических районов [Мокиевский и др., 2019]. Азиатский тигровый комар начал свою инвазию с захвата колхидских смешанных лесов с вечнозелёным подлеском в районе Большого Сочи. Именно этот флористический район наиболее приближен к влажным субтропикам юго-восточной Азии, откуда исторически *Ae. albopictus* начал своё распространение по континентам. Следующим этапом его расселения было освоение горных дубовых и дубово-грабовых лесов, занимающих территорию вдоль Черноморского побережья от Мамедовой Щели до п. Джубга, и вглубь европейской части России до г. Белореченска. В 2018 г. он захватил район плавней и пойменных лугов на севере до г. Краснодара, а так же район арчевников и пушисто-дубовый шибляк на западе до г. Анапы. В 2019 г. вид распространился по всей территории луговых степей от Белореченска до Армавира.

Современная северная и восточная границы ареала соответствуют изогисте 550 мм в год и влажности воздуха 60% в летний период, и совпадают с границами вышеописанных флористических районов. Дальнейшее продвижение на север или запад требует освоения разнотравно-типчаково-ковыльных степей, которые мало пригодны для существования *Ae. albopictus*. По нашему мнению, формирование популяций в степной зоне затруднено и возможно только в местах искусственного озеленения. Однако, окрестности г. Ставрополя относятся к флористическому району дубово-грабовых лесов, к которому также принадлежит территория от Туапсе до Майкопа, уже занятая вселенцем.

Современная западная граница распространения исследуемого вида совпадает с на-

чалом флористического района типчаково-ковыльных степей, также малопригодных для существования популяций азиатского тигрового комара. Данный район характеризуется малым количеством древесной растительности и преобладанием злаков, не способных создать микроклимат для днёвок комаров. Поэтому мы считаем, что продвижение вида на территорию п-ова Крым за счёт разлёта имаго маловероятно. Однако, территории от южного берега Крыма до Симферополя пригодны для обитания вида.

С августа 2018 по август 2019 г. *Ae. albopictus* продвинулся на 60 км на север и на 90 км на восток вглубь Русской равнины (рис. 1). Известно, что он демонстрирует стратифицированную дисперсию, которая состоит из двух отдельных процессов: ближнего активного расселения за счёт разлёта особей и дальнего пассивного расселения за счёт транспорта. До недавнего времени считалось, что эти комары не осуществляют перелётов свыше 300 м, однако, недавно в полевых экспериментах была доказана возможность разлёта имаго на расстояние до 850 м в течение недели [Vavassori et al., 2019]. Предполагается, что они могут преодолевать расстояние до нескольких километров за поколение [Kaufmann et al., 2013]. Принимая в расчёт максимальную дальность разлёта и суммарную продолжительность весенне-осенних генераций, мы можем рассчитать предельную величину ежегодной активной дисперсии вида: от 20 до 36 км. Продвижение, наблюдаемое нами на территории Российской Федерации, существенно превышает эти значения и, по-видимому, объясняется антропогенным участием. Направления продвижения совпадают с главными трассами федерального значения – М4 «Дон» и Е50 «Кавказ». Исходя из этого, можно предположить, что основной вклад в распространение вида на юге европейской части России вносит автотранспорт.

В ходе наших исследований обитающий вместе с *Ae. albopictus* комар *Ae. aegypti* Linnaeus, 1762 был обнаружен только в г. Сочи в единственном местообитании (ул. Дагомысская, учёт 27.08.2019). Он нападал совместно с *Ae. albopictus*, однако существенно уступал ему по численности. В результа-

те суточного учёта активности комаров было зарегистрировано 5 нападающих самок *Ae. aegypti* на 1865 самок *Ae. albopictus*.

В рамках наших исследований мы оценивали суточную активность имаго *Ae. albopictus*. Учёты, выполненные в различные месяцы и на разных территориях, существенно различались по абсолютной численности особей, однако совпадали по времени активности. На рисунке 2 представлены учёты, проведённые в мкр. Лазаревское 01.06.2019 и в мкр. Сочи 27.08.2019. Самки атаковали в течение всего светлого периода суток, с бимодальными пиками в течение 3–4 часов от рассвета и перед закатом, и небольшим пессимумом в течение двух часов около полудня (рис. 2). Максимальная интенсивность нападения была зарегистрирована в г. Сочи в конце августа и составляла 190 нападающих самок за 30 минут. Самки начинали нападать вскоре после восхода солнца, достигая утреннего пика активности к 7 часам. В утренние часы мы также наблюдали повышение активности роящихся самцов. После заката (на рис. 2 время заката соответствует интервалу с 19 до 20 часов) наблюдали резкое снижение активности имаго. Полученные данные согласуются с наблюдениями, выполненными на юге Китая [Yin et al., 2019].

Мы предполагаем, что активность нападения в течение всего светового дня объясняется экологическими особенностями вида, выработанными в условиях его естественного ареала – влажных тропиков. В тропическом лесу имаго постоянно находятся в тени обильной растительности и не испытывают необходимости в избегании прямых солнечных лучей. Подобное поведение сохраняется и на новых территориях. Однако, хотя комары и сохраняют высокую дневную активность, они не способны находится длительное время под прямыми солнечными лучами и нападают только в затенённых местах, вблизи растительности. Мы можем предположить, что основными лимитирующими климатическими факторами, ограничивающими распространение *Ae. albopictus*, являются не средние и минимальные зимние температуры, а влажность воздуха и сумма эффективных температур летом. В качестве примера можно отметить, что в г. Майкопе в январе 2019 г. температура воздуха больше недели опускалась до -5°C , а в отдельные дни до -12°C .

Интересной особенностью инвазии азиатского тигрового комара на территории России стало первичное заселение населённых пунктов сельского типа и городских территорий с обильной растительностью, а не естествен-

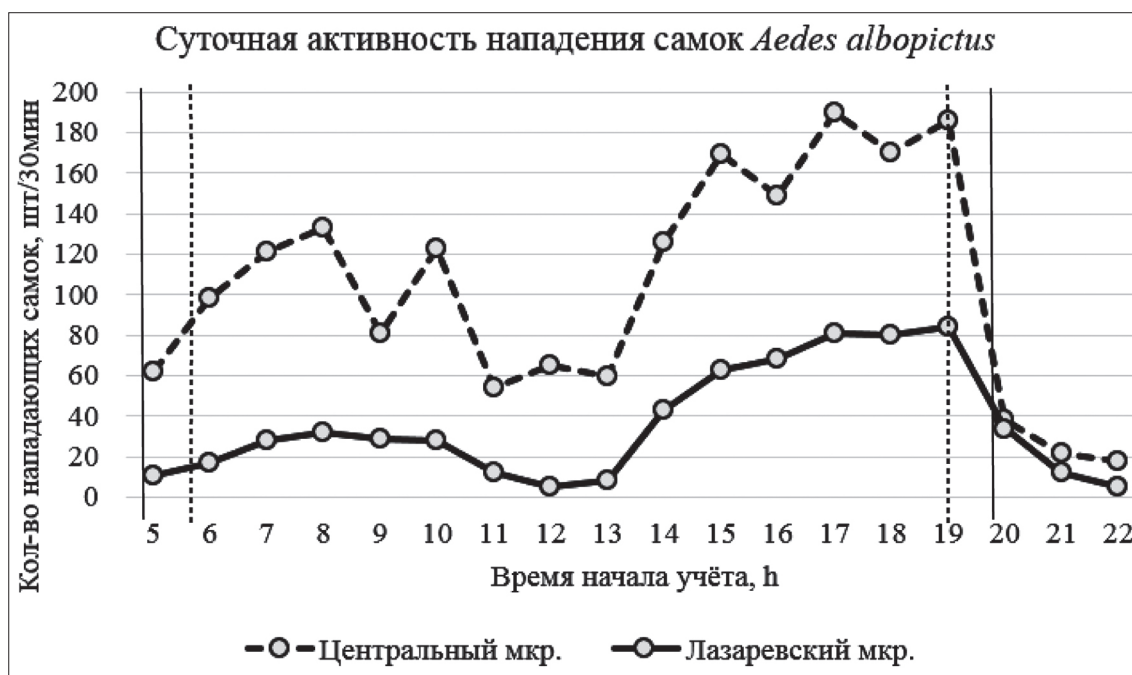


Рис. 2. Суточная активность нападения самок *Ae. albopictus*. Перпендикулярными чертами отмечено время рассвета и заката, пунктиром – для наблюдений в Центральном мкр., сплошной линией – в Лазаревском мкр.

ных лесных массивов. Лишь в 2019 г. нами было отмечено продвижение вида в лесную зону в районе Большого Сочи, с подъёмом до высоты 400 м. Были обнаружены имаго и личинки в опавших крупных листьях и скальных углублениях, заполненных дождевой водой. Данная территория соседствует с населёнными пунктами, где впервые был зарегистрирован *Ae. albopictus*, и где его численность была максимальна. Исходя из этого, можно предположить, что, по мере роста численности, происходит расширение экологической ниши инвазивного вида.

Отдельного внимания заслуживает выбор мест выплода. Нами было проанализировано 57 личиночных биотопов с твёрдыми стенками. В 32 из них был обнаружен *Ae. albopictus*. Численность личинок варьировала от единичных особей до 200 штук. В 20 биотопах он обитал совместно с личинками рода *Culex* (*Culex pipiens* Linnaeus, 1758); в 13 – с другими видами *Aedes* (*Aedes koreicus* Edwards, 1917; *Aedes japonicus* Theobald, 1901); и в двух – с личинками рода *Anopheles* (*Anopheles maculipennis* s. s. Meigen, 1818; *Anopheles plumbeus* Stephens 1828). Личинки *Ae. albopictus* развивались в автомобильных крышках, бочках, срезанных канистрах для воды, вазонах на кладбищах, в различных ёмкостях на мусорных свалках. Нами было отмечено, что при наличии выбора из нескольких потенциально пригодных для развития личинок ёмкостей, самки предпочитали не микроёмкости, а небольшие резервуары объёмом от 1 до 10 литров. Комары рода *Culex* заселяли с одинаковой вероятностью все доступные резервуары. Мы предполагаем, что выбор мест яйцекладок самками *Ae. albopictus* объясняется тем, что вода в таких резервуарах хорошо прогревается, но не пересыхает. Как правило, подобные ёмкости с личинками находили в затенённых местах.

Важно заметить, что личиночные биотопы *Ae. albopictus* отмечены преимущественно вблизи населённых пунктов. В биотопах, расположенных на удалении, существенно возросла доля резервуаров с комарами *Culex*.

В каждом из изученных мест выплода мы определяли параметры воды: водородный

показатель (pH), температуру (°C), уровень общей минерализации (ppt), электропроводность воды (μS), содержание в воде органических веществ ($^{\circ}\text{d}$) и кислорода (mg/l).

Общий уровень минерализации в местообитаниях составлял от 0.01 до 1.03 ppt. (среднее значение параметра – 0.31 ppt). Удельная электропроводность варьировала от 0.02 до 2.02 μS (среднее значение составляло 0.61 μS). Результаты свидетельствуют о том, что в большинстве изученных резервуаров с личинками *Ae. albopictus* находилась дождевая вода.

Уровень растворённого в воде кислорода находился в диапазоне от 3.8 до 4.5 мг/дм³, при этом в большинстве местообитаний он соответствовал 4.0 мг/дм³. Такое содержание кислорода считается обычным для природных водоёмов в летние месяцы. В местообитаниях, занятых личинками *Culex*, диапазон и разброс значений данного параметра были существенно шире, от 3.0 до 6.0 мг/дм³. Несмотря на то, что основной объём кислорода личинки *Ae. albopictus* получают за счёт дыхания атмосферным воздухом, личинкам необходимо дополнительное получение растворённого в воде кислорода с помощью жабр и кожных покровов. Возможно, уровень растворённого в воде кислорода выступает лимитирующим фактором для личинок младших возрастов. Для них доля насыщения кислородом через поверхность тела более существенна, чем для личинок третьего и четвёртого возраста.

Водородный показатель в местообитаниях личинок изменялся от 7.1 до 7.9, что соответствует нейтральной реакции. Среднее значение pH составляло 7.4. Подщелачивание дождевой воды в личиночных биотопах можно объяснить влиянием гидрокарбонатов и силикатов, находящихся в резервуарах. Узость диапазона значений pH, возможно, обусловлена избирательным выбором мест яйцекладок самками *Ae. albopictus*.

Температура воды в изученных личиночных биотопах изменялась в широких пределах, от 18.8 до 30.0 °C. В большинстве ёмкостей дневная температура составляла 22–26 °C. Наблюдаемый разброс значений обусловлен суточным и погодным ходом температур.

В личиночных биотопах были измерены показатели общей и карбонатной жёсткости воды. Общая жёсткость (Gh) отражает количество растворённых в воде катионов кальция и магния. Gh варьировала от 0.4 до 5.7 °Ж (среднее значение 3.6 °Ж). Карбонатная жёсткость (Kh), определяется наличием в воде гидрокарбонатов магния и кальция. Значения Kh изменялись от 1 до 7.1 °Ж (среднее значение 4.3 °Ж). Мы видим, что данные показатели варьировали в широких пределах. Такой разброс объясняется тем, что в части ёмкостей с личинками находились частицы почвы. Исходя из того, что низкие значения жёсткости не вызывали гибели личинок, можно предположить, что данный параметр не выступает лимитирующим фактором для азиатского тигрового комара, однако может влиять на скорость и интенсивность развития его личинок.

Таким образом, анализ экологических параметров мест выплода указывает на наличие избирательности при выборе мест откладки яиц самками *Ae. albopictus*. В исследованных населённых пунктах мы наблюдали множество пригодных мест выплода для комаров данного вида. Это объясняет их высокую численность в населённых пунктах и синантропизацию *вида* в процессе инвазии.

Заключение

Современные границы распространения инвазивного вида *Ae. albopictus* проходят на территории городов Анапы, Тимашёвска, Кропоткина, Лабинска, Армавира. По нашему мнению, зоны разнотравно-типчакowo-ковыльных и типчакowo-ковыльных степей служат естественным препятствием для активного расселения комаров данного вида. Основным климатическим параметром, ограничивающим их расселение, является влажность воздуха.

Мы предполагаем, что содержание в воде растворённого кислорода и кислотность воды могут выступать лимитирующими факторами при выборе мест яйцекладок самками и для выживаемости личинок азиатского тигрового комара.

Показано, что район колхидских смешанных лесов с вечнозелёным подлеском является оптимальным флористическим районом для обитания *Ae. albopictus* на юге европейской части России. К настоящему времени вид поэтапно освоил следующие флористические районы: горно-дубовые и дубово-грабовые леса, арчевники и пушисто-дубовый шибляк, горные буковые и дубово-буковые леса, плавни и пойменные луга и луговые степи. Дальнейшее расширение ареала исследуемого вида возможно в окрестностях г. Ставрополя, которые относятся к флористическому району горно-дубовых и дубово-грабовых лесов. Возможно дальнейшее расселение на территорию п-ова Крым, где имеются флористические районы, аналогичные уже освоенным.

Полученные нами данные о распространении и экологии *Ae. albopictus* могут быть использованы для проведения эпидемиологического надзора и планирования профилактических мероприятий с целью предупреждения распространения арбовирусных инфекций на юге европейской части России. Необходимо проведение дальнейшего энтомологического мониторинга территорий, прилегающих к современному ареалу исследуемого вида с целью контроля его инвазии.

Благодарности

Выражаем благодарность глубокоуважаемому рецензенту за ценные советы и комментарии, которые позволили улучшить финальный вариант рукописи.

Финансирование работы

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-34-90192.

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

- Ганушкина Л.А., Безжонова О.В., Патраман И.В., Таныгина Е.Ю., Сергиев В.П. Распространение комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. на Черноморском побережье Кавказа // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2013. Вып. 1. С. 45–46.
- Ганушкина Л.А., Таныгина Е.Ю., Безжонова О.В., Сергиев В.П. Об обнаружении комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. на территории Российской Федерации // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2012. Вып. 1. С. 3–4.
- Гуцевич В.А., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Комары (семейство Culicidae) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Л.: Наука, 1970. 384 с.
- Забашта М.В. Расширение ареала *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse, 1895 на Черноморском побережье России // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2016. Вып. 3. С. 10–11.
- Мокиевский В.О., Цетлин А.Б., Игнатов Е.И., Белокопытов В.Н., Зацепин А.Г., Зернов А.С., Литвинская С.А., Репина И.А., Исаченко А.И., Илюшин Д.Г., Гончаров Р.В., Михайлюкова П.Г., Ермолов А.А., Кизяков А.И., Арашкевич Е.Г., Сафронова Л.М., Афанасьев Д.Ф., Колючкина Г.А., Симакова У.В., Семин В.Л., Лужняк В.А., Букреев С.А., Барабашин Т.О., Краснова В.В., Беликов Р.А., Миненкова В.В., Астапов М.Б., Фазлуллин С.М., Тильба П.А., Загретдинова Д.Р., Семёнова М.И., Глебова М.А., Гизатулин Т.М., Жукова М.А., Матвеева Т.А., Максимова О.В., Назаров Д.Ю., Амелина А.М., Лазарева Р.Е., Живоглядова Л.А., Ескин Н.Б., Валиева А.С. Экологический Атлас. Чёрное и Азовское моря. М.: Фонд НИР, 2019. 464 с.
- Попова А.Ю., Куличенко А.Н., Малецкая О.В., Дубянский В.М., Дёмина Ю.В., Пакскина Н.Д., Тохов Ю.М., Манин Е.А., Лазаренко Е.В., Шаяхметов О.Х., Фёдорова М.В., Оробей В.Г., Юничева Ю.В., Комарова Н.С., Топорков А.В., Викторов Д.В., Гречаная Т.В., Николаевич П.Н., Куличенко О.А., Пархоменко В.В. Мероприятия по регуляции численности комаров *Aedes aegypti* и *Aedes albopictus* в г. Сочи в 2016 г., результаты и пути совершенствования // Проблемы особо опасных инфекций. 2017. Вып. 4. С. 66–71.
- Рябова Т.Е., Юничева Ю.В., Маркович Н.Я., Ганушкина Л.А., Орабей В.Г., Сергиев В.П. Обнаружение комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. в городе Сочи // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2005. Вып. 3 С. 3–5.
- Фёдорова М.В., Рябова Т.Е., Шапошникова Л.И., Лопатина Ю.В., Себенцова А.Н., Юничева Ю.В. Инвазивные виды комаров на территории г. Сочи: места развития преимагинальных стадий и методы учёта численности // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2017. Вып. 4. С. 9–15.
- Фёдорова М.В., Швец О.Г., Патраман И.В., Медняк И.М., Отставнова А.Д., Леншин С.В., Вышемирский О.И. Завозные виды комаров на черноморском побережье Кавказа: современные ареалы // Медицинская паразитология. 2019. Вып. 1. С. 47–55.
- Фёдорова М.В., Швец О.Г., Юничева Ю.В., Медняк И.М., Рябова Т.Е., Отставнова А.Д. Современные границы распространения инвазивных комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) и *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России // Проблемы особо опасных инфекций. 2018. Вып. 2. С. 101–105.
- Akiner M.M., Öztürk M., Başer A.B. Günay F., Nacioglu S., Brinkmann A., Emanet N., Özkul B.A., Nitsche A., Linton Y., Ergünay K. Arboviral screening of invasive *Aedes* species in northeastern Turkey: West Nile virus circulation and detection of insect-only viruses // PLoS Neglected Tropical Diseases. 2019. Vol. 13. No. 5. e0007334.
- Angelini R., Finarelli A., Angelini P., Po C., Petropulacos K., Macini P., Fiorentini C., Fortuna C., Venturi G., Romi R., Majori G., Nicoletti L., Rezza G., Cassone A. An outbreak of chikungunya fever in the province of Ravenna, Italy // Wkly Releases. 2007. Vol. 12. No. 36. 3260.
- Armbruster P.A. Photoperiodic Diapause and the Establishment of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in North America // Journal of medical entomology. 2016. Vol. 53. No. 5. P. 1013–1023.
- Bhatt S., Gething P.W., Brady O.J., Messina J.P., Farlow A.W., Moyes C.L., Drake J.M., Brownstein J.S., Hoen A.G., Sankoh O., Myers M.F., George D.B., Jaenisch T., Wint G.R.W., Simmons C.P., Scott T.W., Farrar J., Hay S.I. The global distribution and burden of dengue // Nature. 2013. Vol. 496. P. 504–507.
- Chan K.L. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore-City // Bull World Health Organ. 1971. Vol. 44. No. 5. P. 651–657.
- Faraji A., Egizi A., Fonseca D.M., Unlu I., Crepeau T., Healy S.P., Gaugler R. Comparative host feeding patterns of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, in urban and suburban Northeastern USA and implications for disease transmission // Plos neglected tropical diseases. 2014. Vol. 8. No. 8. e3037.
- Gjenero-Margan I., Aleraj B., Krajcar D., Lesnikar V., Klobučar A., Pem-Novosel I., Kurečić-Filipović S., Komparak S., Martić R., Đuričić S., Betica-Radić L., Okmadžić J., Vilibić-Čavlek T., Babić-Erceg A., Turković B., Avšić-Županc T., Radić I., Ljubić M., Šarac K., Benić N., Mlinarić-Galinović G. Autochthonous dengue fever in Croatia // Eurosurveillance. 2011. Vol. 16. No. 9. 19805.
- Juliano S.A., Lounibos L.P., O’Meara G.F. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion? // Oecologia. 2004. Vol. 139. P. 583–93.
- Kaufmann C., Collins L.F., Brown M.R. Influence of age and nutritional status on flight performance of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) // Insects. 2013. Vol. 4. P. 404–12.
- Kraemer M.U.G., Sinka M.E., Duda K.A., Mylne A.Q.N., Shearer F.M., Barker C.M., Moore C.G., Carvalho R.G., Coelho G.E., Bortel W.V., Hendrickx G., Schaffner F., Elyazar I.R.F., Teng H.J., Brady O.J., Messina J.P., Pigott D.M., Scott T.W., Smith D.L., Wint G.R.W., Golding N.,

- Hay S.I. The Global Distribution of Arbovirus Vectors *Aedes Aegypti* and *Ae. Albopictus* // *Elife*. 2015. Vol. 4. P. 1–18
- Kutateladze T., Zangaladze E., Dolidze N., Mamatsashvili T., Tskhvaradze L., Andrews E.S., Haddow A.D. First Record of *Aedes albopictus* in Georgia and Updated Checklist of Reported Species // *Journal of the American Mosquito Control Association*. 2016. Vol. 32. No. 3. P. 230–233.
- Manica M., Guzzetta G., Poletti P., Filipponi F., Solimini A., Caputo B., Rosà R., Merler S. Transmission dynamics of the ongoing chikungunya outbreak in central Italy: from coastal areas to the metropolitan city of Rome // *Eurosurveillance*. 2017. Vol. 22. No. 44. 17–00685.
- Ortega-López L.D., Pondeville E., Kohl A., Leon R., Betancourth M.P., Almire F., Torres-Valencia S., Saldarriaga S., Mirzai N., Ferguson H.M. The mosquito electrocuting trap as an exposure-free method for measuring human-biting rates by *Aedes* mosquito vectors // *Parasites Vectors*. 2020. Vol. 13. 31.
- Reiter P., Sprenger D. The used tire trade: a mechanism for the worldwide dispersal of container breeding mosquitoes // *Journal of the American Mosquito Control Association*. 1987. Vol. 3. P. 494–501.
- Ruche G., Souarès Y., Armengaud A., Peloux-Petiot F., Delaunay P., Desprès P., Lenglet A., Jourdain F., Leparc-Goffart I., Charlet F., Ollier L., Mantey K., Mollet T., Fournier J.P., Torrents R., Leitmeyer K., Hilairat P., Zeller H., Van Bortel W., Dejour-Salamanca D., Grandadam M., Gastellu-Etchegorry M. First two autochthonous dengue virus infections in metropolitan France // *Eurosurveillance*. 2010. Vol. 15. No. 39. 19676.
- Sherpa S., Blum M., Despres L. Cold adaptation in the Asian tiger mosquito's native range precedes its invasion success in temperate regions // *Evolution*. 2019. Vol. 73. No. 9. P. 1793–1808.
- Shragai T., Harrington L., Alfonso-Parra C., Avila F. Oviposition site attraction of *Aedes albopictus* to sites with conspecific and heterospecific larvae during an ongoing invasion in Medellín, Colombia // *Parasites Vectors*. 2019. Vol. 12. 455.
- Tuten H., Bridges W., Paul K., Adler P. Blood-feeding ecology of mosquitoes in zoos // *Medical and veterinary entomology*. 2012. Vol. 26. P. 407–416.
- Vavassori L., Saddler A., Müller P. Active dispersal of *Aedes albopictus*: a mark-release-recapture study using self-marking units // *Parasites Vectors*. 2019. Vol. 12. 583.
- Yin Q., Li L., Guo X., Wu R., Shi B., Wang Y., Liu Y., Wu S., Pan Y., Wang Q., Xie T., Hu T., Xia D., Xia S., Kambalame D., Li W., Song Z., Zhou S., Deng Y., Xie Y., Zhou X., Wang C., Chen X., Zhou X. A field-based modeling study on ecological characterization of hourly host-seeking behavior and its associated climatic variables in *Aedes albopictus* // *Parasites Vectors*. 2019. Vol. 12. 474.

ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF INVASIVE MOSQUITO SPECIES *Aedes albopictus* (SKUSE, 1895) IN THE SOUTH OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

© 2021 Bega A.G.*, Moskaev A.V.** , Gordeev M.I.***

Moscow Region State University, Mytishchi, 144014, Russia;
e-mail: *ag.bega@mgou.ru, **av.moskaev@mgou.ru, ***mi.gordeev@mgou.ru

The aim of the study was to show ecological preferences and to establish the actual range of the invasive mosquito species *Aedes albopictus*. The moving of *Ae. albopictus* from the Black Sea coast of the Caucasus into the interior of the European part of Russia for the period 2017–2019 is shown. The northern border of the distribution of this species in 2019 passed through the cities: Timashevsk, Kropotkin, and Armavir. The limiting environmental parameters for the preimaginal stages of *Ae. albopictus* development are: the content of oxygen dissolved in the water and the water acidity. We believe that the air humidity and the floristic composition of the territory are the main factors determining the movement of the *Aedes albopictus* mosquitoes deep into the Russian Plain. The data obtained can be used for epidemiological surveillance and planning of preventive measures.

Key words: *Aedes albopictus*, range expansion, ecological specialization, invasion, interspecies competition.

РАПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИОННОГО ВИДА – *PROSOPIS JULIFLORA* (MIMOSACEAE) В ФУДЖЕЙРЕ (ОБЪЕДИНЕННЫЕ АРАБСКИЕ ЭМИРАТЫ)

© 2021 Бялт В.В.^{a, b, *}, Коршунов М.В.^{c, **}

^a Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург 197376, Россия

^b Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, Санкт-Петербург 194021, Россия

^c Национальный парк и заповедник Вади Вурая, правительство Фуджейры, 1, эмират Фуджейра, ОАЭ
e-mail: *byalt66@mail.ru, VByalt@binran.ru; **mikh.korshunov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2020. После доработки 24.12.2020. Принята к публикации 02.02.2021.

В статье проанализирован вторичный ареал мескита, или просописа июлецветного (*Prosopis juliflora* (Sw.) DC. (Mimosaceae или Fabaceae s. l.) в эмирате Фуджейра, Объединённые Арабские Эмираты (ОАЭ). Изучены особенности его распространения, прорастания семян и ранних этапов развития проростков. Мескит появился на территории эмиратов в XX в., один из первых гербарных сборов датирован 1983 г. Во вторичном ареале чаще всего он встречается в антропогенных местообитаниях: в садах, вдоль заборов, близ дорог, на пустырях, реже на улицах и т. п. *P. juliflora* успешно натурализуется и создаёт устойчивые самовоспроизводящиеся популяции. Он обладает комплексом специфических гелио-мезоморфных признаков строения, что позволяет ему успешно приживаться на относительно открытых, умеренно влажных и даже сухих или засоленных местообитаниях, конкурировать с аборигенными видами акаций (*Acacia tortilis*, *A. ehrenbergii*) и просописов (*P. cineraria*). Такие особенности, как высокая всхожесть семян, значительная морфологическая, размерная и временная изменчивость прематурных особей *P. juliflora*, выявленные в данной работе, несомненно, способствуют успешной натурализации вида во вторичном ареале и его широкому распространению по всему эмирату. В связи с большой агрессивностью мескита, необходимо разработать методику борьбы с этим растением в условиях ОАЭ, что позволит остановить его бесконтрольное расселение в регионе. Составлена карта распространения вида в Фуджейре и на прилегающих территориях, наглядно показывающая масштаб бедствия. Разработан и применён метод оценки инвазии по пятибалльной шкале, базирующийся на репродуктивной успешности вида. Проведён анализ структуры экотопов на ранних стадиях проникновения *P. juliflora* на примере больших пустырей (площадью 2 и 1.2 га) в пос. Мерба (Mirbah) и г. Фуджейра (Fudjairah) на побережье Оманского залива.

Ключевые слова: *Prosopis juliflora*, мимозовые, Fabaceae s.l., ОАЭ, география растений, инвазии, чужеродный вид, вторичный ареал, всхожесть семян, проростки.

Введение

Внедрение чужеродных видов является в настоящее время значительной частью природных изменений, часто ведёт к существенным потерям биологического разнообразия и экономической значимости экосистем, подверженных биологическим инвазиям [Виноградова и др., 2010].

Некоторые виды мимозовых, например, *Leucaena leucosephala* (Lam.) de Wit, *Pithecelobium dulce* (Roxb.) Benth. и др., создают локальные инвазии, процесс их распространения пока наблюдается лишь на ограниченной территории, однако поведение этих видов в ближайшем будущем может оказаться

весьма агрессивным. Одним из таких видов является *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. – мескит, мескитовое дерево, или просопис июлецветный, относящийся к семейству мимозовых (Mimosaceae R. Br.) или к подсемейству мимозовых семейства бобовых (Fabaceae Lindl. subfam. Mimosoideae DC.) (LPWG, 2017). Его первичный ареал охватывает Мексику, часть Южной Америки и Карибского бассейна (Антигуа и Барбуда, Багамские о-ва, Барбадос, Бразилия, Колумбия, Коста-Рика, Куба, Доминиканская Республика, Эквадор, Сальвадор, Гватемала, Гаити, Гондурас, Ямайка, Нидерландские Антильские острова, Никарагуа, Панама, Перу, Филиппины, Пуэрто-Ри-

ко; юг Соединенных Штатов, Венесуэла) [Burkart, 1976; Pasiecznik et al., 2001; *Prosopis juliflora...*, 2019; Roskov et al., 2019].

В природе *P. juliflora* может формировать деревья и кустарники различной формы: деревья с вертикально расположенными ветвями, деревья с горизонтально расположенными ветвями и плоскими вершинами, деревья с горизонтальными и почти лежащими ветвями, касающимися верхушками земли [Pasiecznik et al., 2001]. Деревья и кустарники, как правило, состоят из нескольких ветвящихся от земли стволов. Для деревьев с горизонтальным положением ветвей первоначально характерно вертикальное их положение, которое постепенно сменяется горизонтальным, и иногда ветви становятся висющими на дистальных концах, почти касающихся земли (принимают шатрообразную форму). Горизонтальное расположение ветвей чаще встречается у более молодых растений, с возрастом ветви становятся более вертикально направленными. Молодые ветви в кроне обычно имеют зелёный или зеленовато-коричневый цвет и обычно они по форме зигзагообразные [Perry, 1998].

В условиях эмирата Фуджейра чаще всего встречаются деревья с повисающими ветвями (шатрообразные), что, по-видимому, позволяет растениям лучше бороться с жарой в летний период, а заодно и с конкурентами. Под шатрообразной кроной, несомненно, создаётся своеобразный микроклимат, сохраняется больше влаги и не нагревается сильно почва, а также нет конкуренции со стороны местных видов, которые не могут нормально расти в тени дерева.

Prosopis juliflora обычно размножается семенами, а не вегетативно, но легко может отрастать от оставшихся при вырубке пня и корней [Pasiecznik et al., 2001; Pasiecznik, Smith, 2004]. В основном, семена распространяются крупным рогатым скотом и другими животными, которые потребляют бобы в пищу, и семена разносятся в их навозе [Pasiecznik et al., 2001; Gunasekera, 2009]. Известно, что не все семена мескита прорастают в первый год, и всходы могут появляться в течение 10 лет [Norton et al., 2009], что может служить важным приспособлением, позволяющим виду

выбирать наиболее подходящие условия для развития. Кроме того, эта особенность значительно осложняет борьбу с данным растением.

Мескит впервые введён в культуру на острове Цейлон (сейчас Шри-Ланка) в 1880 г. и, как инвазивный вид, стал серьёзной проблемой во многих тропических странах [Sirmah et al., 2009]. В настоящее время *P. juliflora* является агрессивным инвазионным сорняком [Pagad, 2019; и др.] в Африке, Азии, Австралии, как в сухих, так и во влажных тропиках. Он приводится как чужеродный вид для 64 стран мира (Австралия, Бахрейн, Китай, Гавайи, Индия, Индонезия, Иран, Ирак, Кувейт, Мадагаскар, Маврикий, Мьянма, Непал, Оман, Пакистан, Папуа – Новая Гвинея, Филиппины, Саудовская Аравия, Южный Йемен, Шри-Ланка, Тайвань, ОАЭ, Вьетнам, Йемен и многие другие) [ILDIS, 2005; Pagad, 2019; *Prosopis juliflora...*, 2019; Roskov et al., 2019]. Наиболее сложная ситуация с агрессивным поведением вида сложилась в Австралии, Индии, Шри-Ланке, Нигерии, Судане, Сомали, Сенегале, Южной Африке, Эфиопии и ряде других стран, в том числе в ОАЭ.

В соседнем к ОАЭ Катаре, *Prosopis juliflora* ведёт себя очень агрессивно [Norton et al., 2009]. Первоначально его специально высаживали вокруг городов и деревень с целью мелиорации, но теперь вид натурализовался и распространился в пустынных районах Катара. Некоторые авторы [Norton et al., 2009] отмечают, что это опасный инвазионный вид на полуострове, который может серьёзно конкурировать с местными деревьями и кустарниками. Поэтому многие муниципалитеты в регионе пытаются уничтожить мескит с помощью яда, сжигания или выкорчёвывания, что оказалось не очень эффективно, поскольку это растение производит большое количество семян, которые могут периодически прорастать в течение длительного времени после выкорчёвывания и снова занимать освобождённые площади.

В Бахрейне *P. juliflora* уже в конце 1980-х гг. начал дичать на поливных землях, уходить в пустыню и образовывать небольшие рощи, особенно в районе Сахира (Sakhir) [Cornes, Cornes, 1989]. Причём, авторами это воспри-

нимается как достаточно положительное явление («forms pleasant shady groves»).

В Аравию этот вид интродуцирован в середине XX в., поэтому было важно оценить его современное распространение и биологические особенности в условиях Эмиратов, что мы и попытались сделать на примере эмирата Фуджейра, расположенного на северо-востоке страны: на побережье Оманского залива и на склонах прилегающих гор Хаджар (Hadjar).

В Омане и Йемене [Ghazanfar, 1992; Wood, 1997] мескит числится только как культивируемый вид. В 4-м издании «Flora of Saudi Arabia» он не приводится совсем [Migahid, 1996], хотя имеется хорошая фотография этого растения, сделанная на о. Фрарсан [Frarsan] в явно диком месте, опубликованная гораздо раньше [Collenette, 1985]. Но в последних флорах [Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007] данный вид уже включён в список наряду с аборигенными *Prosopis cineraria* и *P. farcta*.

В 2010 г. вышла статья, посвящённая флоре Фарисанского архипелага, расположенного в Красном море и принадлежащего Саудовской Аравии [Hall et al., 2010]. В этой статье одной из наиболее серьёзных проблем со стороны инвазионных видов названа угроза от *Prosopis juliflora*, большие заросли которого образовались на Фарасан-аль-Кабире. Причём *Prosopis* агрессивно замещает местные акациевые редколесья (Acacia woodlands) и активно распространяется в самые густые леса из акации Эренберга (*Acacia ehrenbergiana* Hayne) в районе Аль-Мухаррак. Полевые наблюдения на Фарасане показывают, что *Prosopis juliflora* способствует исчезновению местной акации Эренберга и сообществ с её участием.

В последние годы мескит широко распространился в культуре в Аравии и даже начал натурализоваться в некоторых её районах. Поэтому вполне прогнозируемо дальнейшее продвижение и активная инвазия вида в центральные и северные районы ОАЭ из уже освоенных им мест. Процесс расселения может идти постепенно и незаметно для исследователей, так как *P. juliflora* не представляет прямой опасности для здоровья человека.

Иногда зарастание пустырей этим растением даже приветствуется местными жителями в условиях отсутствия крупных деревьев и кустарников в составе скудной здешней растительности.

В ОАЭ первый гербарный сбор *P. juliflora*, с которым нам удалось ознакомиться, был собран в эмирате Абу-Даби и датируется 1983 г., но, очевидно, что вид культивировался здесь и раньше. До недавнего времени он не приводился в списках видов растений ОАЭ [Western, 1989; и др.].

Распространение *P. juliflora* должно быть подвергнуто дальнейшей тщательной ревизии, чтобы своевременно выявить очаги появления вида в новых областях. Это растение представляет собой трудно и дорого истребляемый сорняк. В связи с этим, важной задачей является своевременное исследование вторичного ареала, способов размножения, жизненной формы, онтогенеза и других биологических особенностей *P. juliflora*. В данной работе изучено поведение *P. juliflora* на ранних этапах развития в природных условиях с целью определения адаптивных механизмов, позволяющих виду натурализоваться за пределами первичного ареала. Также мы попытались оценить степень инвазии вида на примере эмирата Фуджейра, составить предварительную точечную карту распространения вида и оценить основные пути инвазии на его территории. Поскольку, по проведённой нами предварительной черновой оценке присутствия просописа в местах распространения в эмирате Фуджейра, вид находится на этапе 3 инвазии по стандартам австралийского Департамента окружающей среды и первичных отраслей штата Виктория [Fleming et al., 2017], то просопис может быть как полностью искоренён, так и его популяции могут быть взяты под наблюдение.

В нашей работе мы не останавливались специально на влиянии *P. juliflora* на местную растительность, так как этому вопросу именно в ОАЭ было посвящено обстоятельное исследование Али Эль-Кеблэви (Ali El-Keblawy) [El-Keblawy, 2007]. В упомянутой работе автор изучил негативное влияние *P. juliflora* на аборигенные растительные сообщества и почвенные химические процессы в

двух регионах ОАЭ. Пять мест были выбраны им случайным образом: три – в Шардже, с 73 точками, и два – в Рас Аль-Химе с 37 точками. Результаты показали, что негативный эффект *P. juliflora* на сопутствующую флору значительно зависит от плотности и размера нависающей кроны. Большие индивидуумы с большей плотностью кроны оказывают значительно более негативное влияние на ассоциированные растения. Все изучаемые параметры сообществ (плотность популяции, частота встречаемости видов, видовое богатство и равномерность распространения связанных однолетних и многолетних видов) были значительно ниже под кронами *P. juliflora*, чем вне их крон. Также выявлено, что мескит оказывает большее влияние на однолетние травянистые растения, чем на многолетние. Количество однолетников (изучено 22 вида) со значительным снижением плотности и / или частоты встречаемости под кустами *P. juliflora* было достоверно больше, чем количество многолетников (изучено 14 видов). При этом плотность проростков *P. juliflora* наоборот была выше под кронами того же вида, чем в стороне от них, что указывает на небольшой или отсутствующий аллелопатический эффект (автоингибирование) в полевых условиях. Согласно исследованию этих авторов, *P. juliflora* улучшает некоторые признаки почвы путём значительного снижения рН и увеличения К, N и Р и органического вещества. Отсюда они делают вывод, что разнообразие видов растений на месте инвазии *P. juliflora* может быть увеличено после его ликвидации.

Целью нашего исследования было изучение распространения, биологических особенностей и степени инвазивности *P. juliflora* на территории эмирата Фуджейра, а также первичная оценка необходимости дальнейших мер борьбы с ним.

Методы и материалы

Распространение *Prosopis juliflora* на территории эмирата Фуджейра изучалось с января 2019 по май 2020 г. в разные сезоны года. Исследования традиционным для флористики маршрутным методом [Щербаков, Майо-

ров, 2006а, 2006б] были проведены в ноябре – декабре 2019 г., повторные посещения точек находок проводились с января 2019 по август 2020 г. Маршруты были привязаны к основным трассам и дорогам, а также населённым пунктам Фуджейры (см. рис. 1). При этом маршрут и места находок фиксировались с помощью GPS, собирались контрольные гербарные образцы (выборочно), которые сейчас хранятся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН – БИН РАН (LE) и в Научном Гербарии Фуджейры (предлагаемый акроним – FSH).

Нами разработана более удобная для наших целей оценка инвазии *Prosopis juliflora* по 5 категориям, позволяющая быстро и объективно в полевых условиях оценить эту категорию в зависимости от успешности размножения на подвергающейся инвазии территории. Такой подход делает возможным контроль распространения исследуемого вида на конкретных точках и частях ареала, а не на всём вторичном ареале на этой территории в целом. Главные цели категорической оценки в нашем исследовании: а) создание базы данных для дальнейшего мониторинга популяции просописа; б) определение основных мест для начала противодействия инвазии; в) поиск паттернов в распространении вида на вторичном ареале. Более детальное обоснование методики и примеры её возможного применения запланированы в публикации статьи «Противодействие инвазии *Prosopis juliflora* (Mimosaceae) в Фуджейре (ОАЭ)» и далее в этой статье приводится не будут. Эта методика оценки отличается как от методики австралийского Департамента окружающей среды и первичных отраслей штата Виктория [Fleming et al., 2017], так и от методики оценки инвазии проективным покрытием вида, определяемым с помощью дронов, как например, в работе Кетэма Бэке-ле [Bekele et al., 2018].

Выявленные места инвазий мескита были разделены нами на 5 категорий (1–5) по степени освоения участка этим видом, начиная с первичного проникновения семян и молодого не плодоносящего подростка (1), и заканчивая полным захватом территории взрослы-

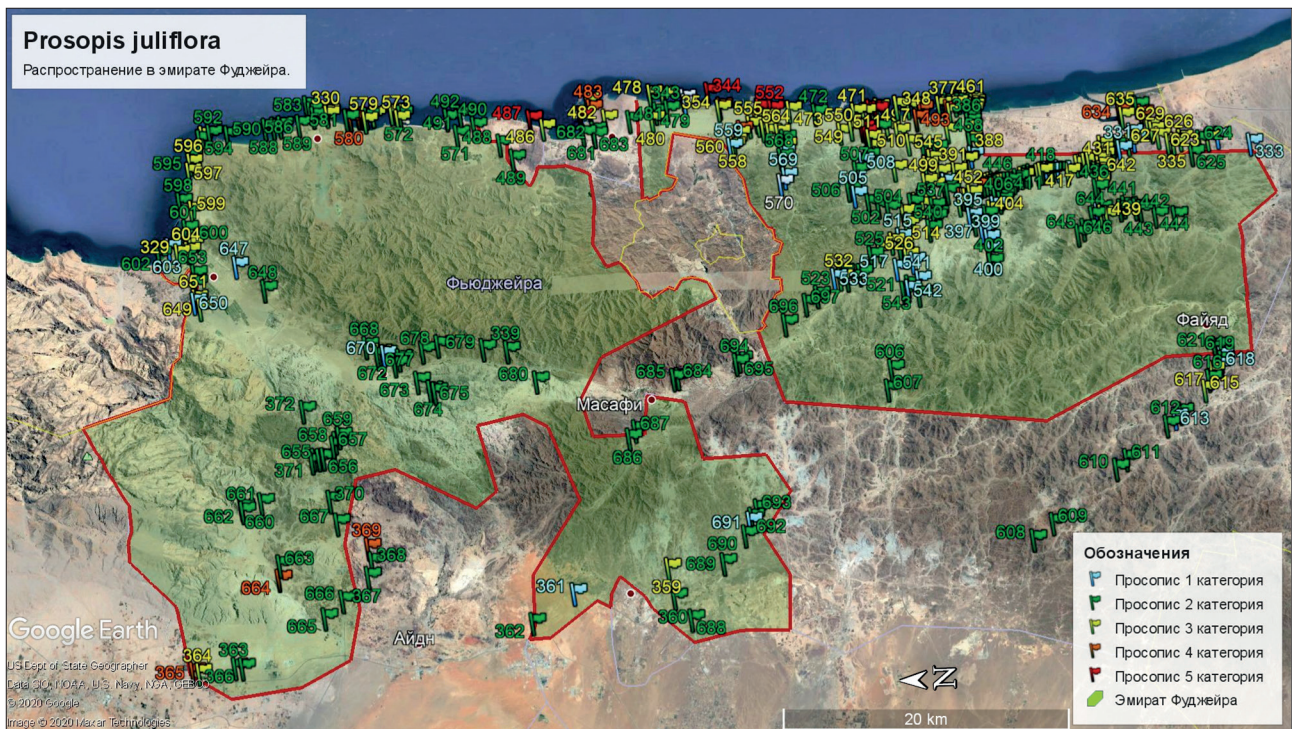


Рис. 1. Карта распространения *Prosopis juliflora* в эмирате Фуджейра (окрашен зелёным цветом, а граница – красным) и в ближайших окрестностях. Цифрами (см. Обозначения на рисунке) и соответствующими флажками разного цвета обозначена категория инвазии (см. ниже в тексте).

ми деревьями, с подавлением и вытеснением местных видов растений (5):

1 – всходы этого года и поросль, не достигшие репродуктивного возраста, отдельные или в группах; процент проективного покрытия любой;

2 – отдельные или в группах кустарники и деревья, достигшие репродуктивного возраста, но без подроста; проективное покрытие – менее 1/3, или до 33% ($\pm 8\%$);

3 – отдельные или в группах кустарники и деревья, достигшие репродуктивного возраста, с подростом; проективное покрытие – до 1/3, или от 33% ($\pm 8\%$);

4 – группы кустарников и деревьев репродуктивного возраста с подростом, между которыми есть небольшие прогалины с местной растительностью, проективное покрытие – от 1/3 до 2/3, или 33–67% ($\pm 8\%$);

5 – сплошные заросли кустарников и деревьев репродуктивного возраста, кроны смыкаются, даже подрост своего вида не может вырасти, либо экстремально угнетён, проективное покрытие – более 2/3, или 67% ($\pm 8\%$).

Данная работа направлена на практическую оценку популяции *P. juliflora*, поэтому, в

виду сложности точной оценки проективного покрытия при практическом использовании метода на большом объёме материала и необходимости обследовать большую площадь в разумные сроки, допускается некоторая ошибка при оценке проективного покрытия. С практической точки зрения, это обуславливается также особенностями биологии просописа: а) быстрый рост в течение всего года; б) образование шатрообразной кроны, быстро увеличивающей площадь, занимаемую кронами мескита. Для более точной оценки рекомендуется использовать аэроснимки, например, с дронов или средствами лёгкой авиации.

Карта распространения *P. juliflora* на территории эмирата Фуджейра составлена на основе программы Google Earth (общее распространение в Эмирате). Для наглядности мы обозначили на карте находки мескита флажками разного цвета в зависимости от категории инвазии.

Карту составляли как на основании гербарных сборов из гербариев БИН РАН (LE) и Научного Гербария Фуджейры (FSH), так и с учётом личных наблюдений на местности в 2019–2020 гг. (см. рис. 1). Ранние этапы развития растений изучали в природных усло-

виях на примере проростков, найденных под деревьями мескита.

Для первичного исследования развития популяции вида на антропогенно нарушенной территории, а также для оценки и сравнения степени инвазии мы провели обследование двух больших пустырей: 1) 28.11.2019 г. в пос. Мерба (Mirbah) (25°15'41.67" с. ш., 56°21'29.11" в. д. – точка 349 на карте, см. рис. 1); 2) 05.04.2020 г. в г. Фуджейра (Fujairah) (25°15'94.43" с. ш., 56°34'18.87" в. д. – точка 733 на карте). Были заложены две пробные площадки величиной 2.00 га и 1.16 га. Изученные пустыри были выровнены под строительство. Через первый участок проходят многочисленные полевые дороги к соседним виллам. На нём отсутствуют крупные деревья, кроме одного большого сухого дерева на краю. На втором есть заброшенный котлован под фундамент, примерно 2 м глубиной, но в течение многих лет оба участка не используются по назначению. Для удобства подсчётов мы отметили границы площадок и разбили площадки на сектора. Потом посекторно были посчитаны все экземпляры *Prosopis juliflora* и *Acacia tortilis*, которые там растут. При этом мы разделили их на три группы: 1) проростки первого года; 2) подрост второго года; 3) генеративные растения третьего года и старше. Данные, полученные на этих площадках, не могут быть экстраполированы на всю популяцию в данном регионе без дальнейших обследований других площадок, но наглядно демонстрируют репродуктивный потенциал мескита.

Основные сокращения, принятые в статье: LE – Гербарий высших растений БИН РАН в Санкт-Петербурге; FSH – Научный Гербарий Фуджейры при национальном парке Вади Вурайя (условное сокращение), UAE – United Arab Emirates.

Результаты

Мы обследовали территорию эмирата Фуджейра и некоторые прилегающие районы других эмиратов (Рас-Аль-Хайма, Шарджа и др.) с января 2019 по май 2020 г. в разные сезоны года для уточнения вторичного ареала *Prosopis juliflora* в Фуджейре. Были собраны

контрольные гербарные образцы из различных мест эмирата и ОАЭ в целом, которые хранятся в Гербариях БИН РАН (LE) и Научном Гербарии Фуджейры (FSH).

Почти во всех представленных местах *P. juliflora* успешно цветёт и завязывает полноценные плоды. Во многих местообитаниях образует значительные по площади заросли. Особенно интересны находки, сделанные в разное время в одном и том же районе, как например, в пригороде Сакамкам г. Фуджейра в 2018 и 2020 гг. Все повторные находки свидетельствуют об устойчивости популяций и расширении ареала вида как в прибрежных районах, так и в центре эмирата. Карта распространения вида в ОАЭ представлена на рисунках 1, 2, 3 и 4.

На карте хорошо видно, что наиболее массово по количеству находок этот вид встречается в предгорьях гор Хаджар (Hajar) на побережье Оманского залива (так называемый «Eastern Beach»). Здесь область его распространения тянется почти непрерывной полосой вдоль шоссе между городами Аль-Фуджейра и Дибба на границе с Оманом (его северным анклавом – Мусандамом (Musandam)), и уходит в прилегающие долины. Много этого растения в Аль-Фуджейре и вдоль шоссе на Дубай. Необходимо заметить, что этот вид массово одичал также на побережье Персидского залива в эмиратах Абу-Даби, Дубай, Шаржа, Ум-аль-Квайн и Рас-аль-Хайма. В ряде мест мескит специально использовался для закрепления барханов, там он сейчас массово одичал и натурализовался. Что касается горной части Фуджейры (центральный регион), то *Prosopis juliflora* только начинает туда проникать, постепенно продвигаясь вдоль шоссе от побережья внутрь гор эмирата, через перевалы и по долинам.

По полученным нами данным, чаще всего в Фуджейре мескит встречается в антропогенно нарушенных местообитаниях: вблизи от автомобильных дорог, на пустырях, реже на улицах поселений, у оград садов и питомников, в погибших садах, иногда в вади (арабское название сухих русел рек и эрозионных речных долин временных или периодических водных потоков, заполняемых, главным образом, только после сильных ливней, в пу-

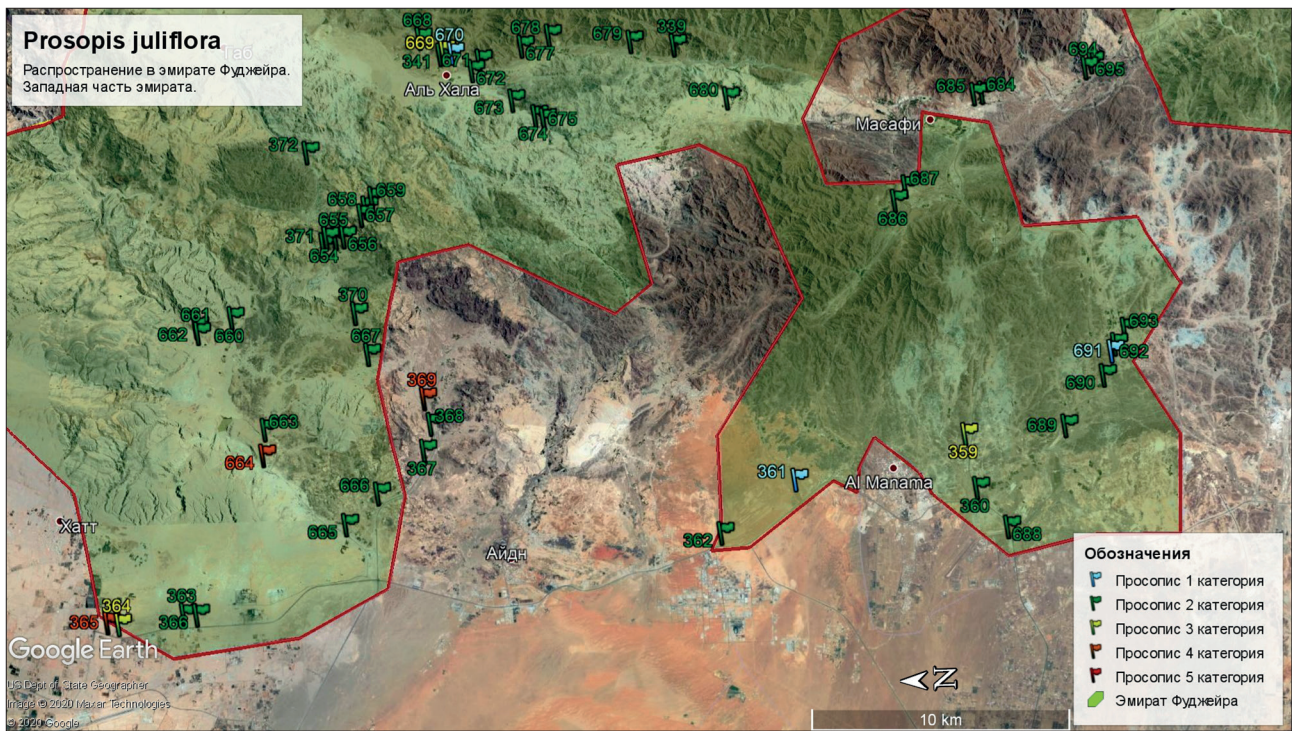


Рис. 2. Карта распространения *Prosopis juliflora* в западной части эмирата Фуджейра (окрашен зелёным цветом, а граница – красным) и в ближайших окрестностях. Цифрами (см. Обозначения на рисунке) и соответствующими флажками разного цвета обозначена категория инвазии (см. выше в тексте).

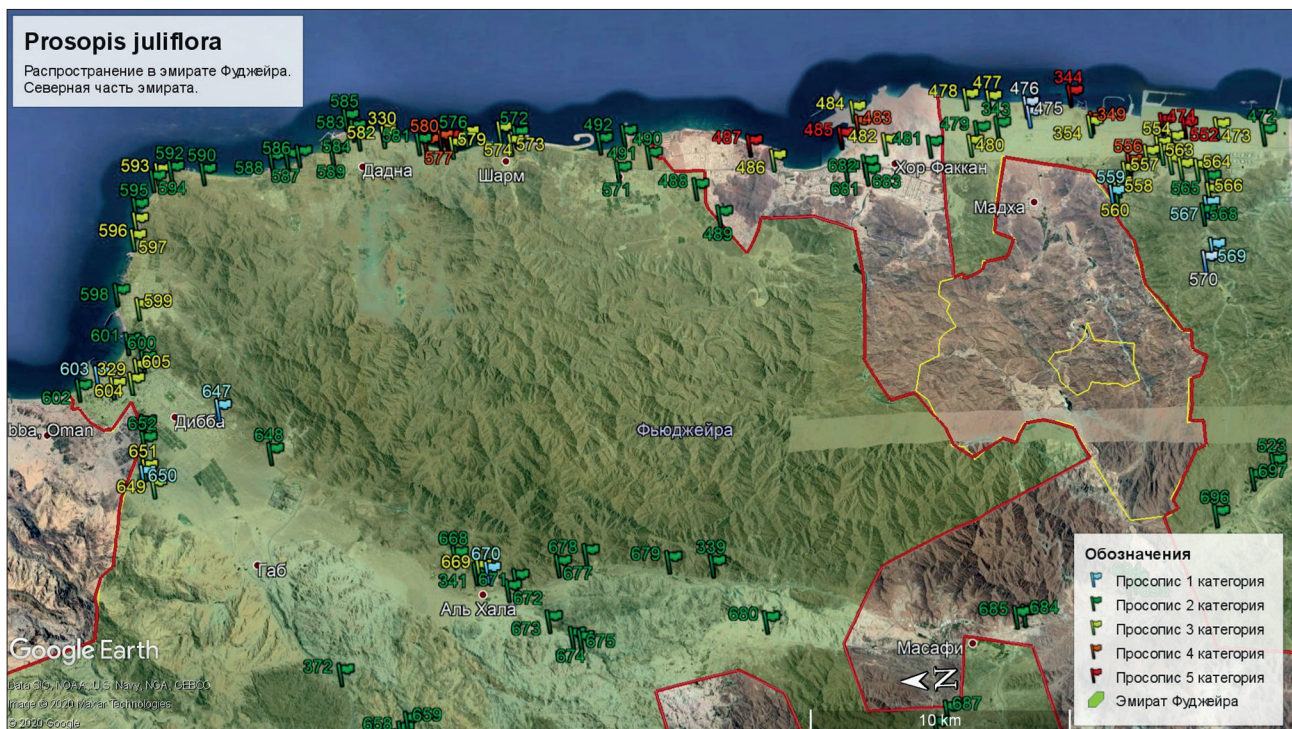


Рис. 3. Карта распространения *Prosopis juliflora* в северной части эмирата Фуджейра (окрашен зелёным цветом, а граница – красным) и в ближайших окрестностях. Цифрами (см. Обозначения на рисунке) и соответствующими флажками разного цвета обозначена категория инвазии (см. выше в тексте).

стынях и горах Аравийского полуострова [Вади..., 1960]) с садами. Особенно часто он встречается на дне пересыхающих прудов и на пустырях близ побережья моря.

Мы предполагаем, что существует три основных способа распространения данного вида от мест изначального произрастания (из культуры или первичной инвазии): 1) жи-

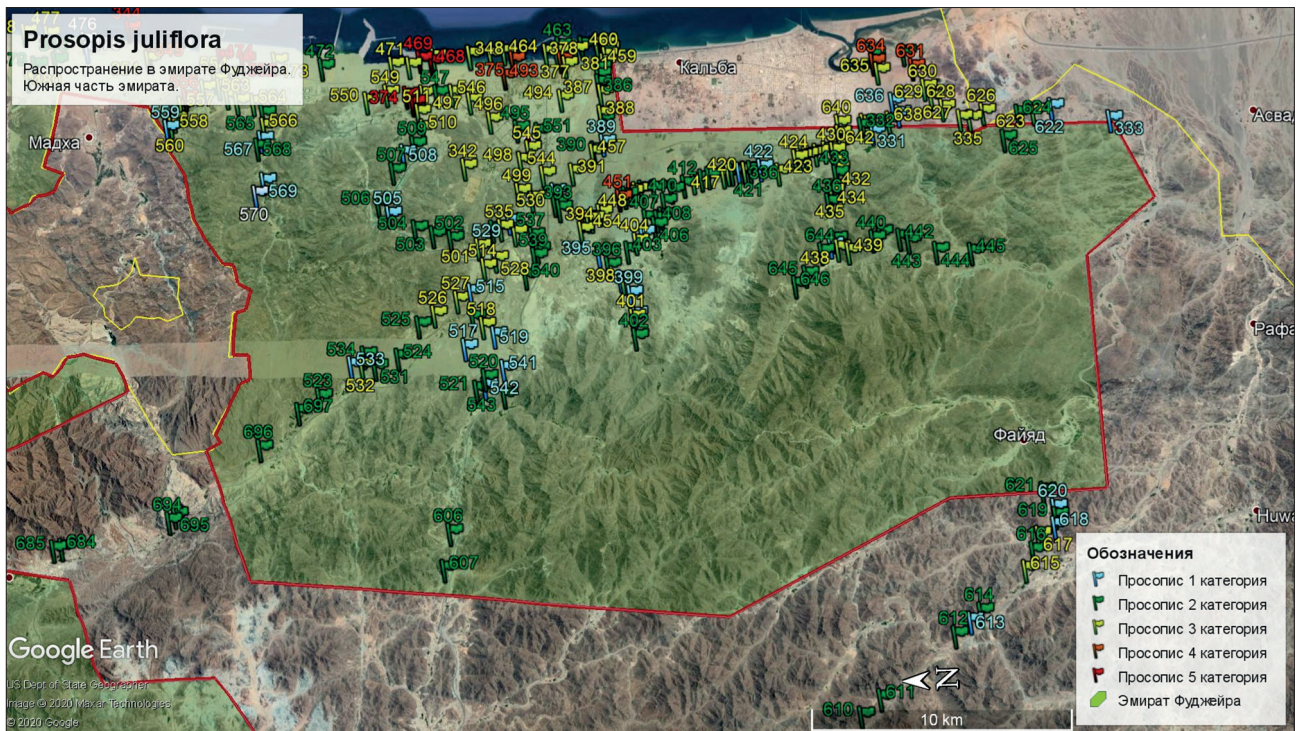


Рис. 4. Карта распространения *Prosopis juliflora* в южной части эмирата Фуджейра (окрашен зелёным цветом, а граница – красным) и в ближайших окрестностях. Цифрами (см. Обозначения на рисунке) и соответствующими флажками разного цвета обозначена категория инвазии (см. выше в тексте).

вотными на достаточно большое расстояние (на несколько километров), 2) ураганскими ветрами во время штормов и бурь (десяtkи и сотни метров) и 3) прорастание семян под материнским растением (на несколько метров вокруг). При этом, как показали наши наблюдения за прорастанием семян мескита из навоза копытных животных, ослы оказались самыми эффективными разносчиками растения в Фуджейре. Большое число одичавших животных свободно бродят вдоль дорог на пустырях, поднимаются в горы и вадии и постепенно разносят это растение по эмирату. Попавший в новое место мескит очень быстро его захватывает, практически не имея конкурентов среди местной флоры.

При обследовании двух пустырей, на первом участке мы насчитали 2339 (1170/га) экземпляров проростков первого года жизни, 161 (81/га) экземпляр второго года жизни и 179 (90/га) генеративных растений третьего года и старше. На втором участке – 3850 (3319/га) экземпляров проростков первого года жизни, 324 (277/га) экземпляра второго года жизни и 123 (106/га) генеративных растения третьего года и старше. На диаграмме

(рис. 5) хорошо видно, что большая часть (90–95%) проростков погибает, скорее всего, во время летней жары, в первый же год жизни, тогда как двухлетний подрост, переживший этот первый неблагоприятный период, уже хорошо адаптирован к местным условиям и значительно меньше гибнет в дальнейшем, и большинство растений этого возраста переходят в генеративную стадию развития. Мы предполагаем, что большее количество одно- и двухлетних экземпляров на 2-м участке связано с наличием мест скопления дождевой влаги из-за близости гор и меньшим количеством полевых дорог. Видимо, соотношение одно- и двухлетних семян будет сохраняться и в дальнейшем, тогда как соотношение двухлетних, трёхлетних и многолетних экземпляров будет изменяться в сторону увеличения количества взрослых растений, пока весь пустырь не зарастёт мескитом полностью (как это можно наблюдать на соседних участках, непосредственно примыкающих к пустырям).

Необходимо подчеркнуть, что на пустыре имеются подрост и семена местного вида акации – *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne. Одна-

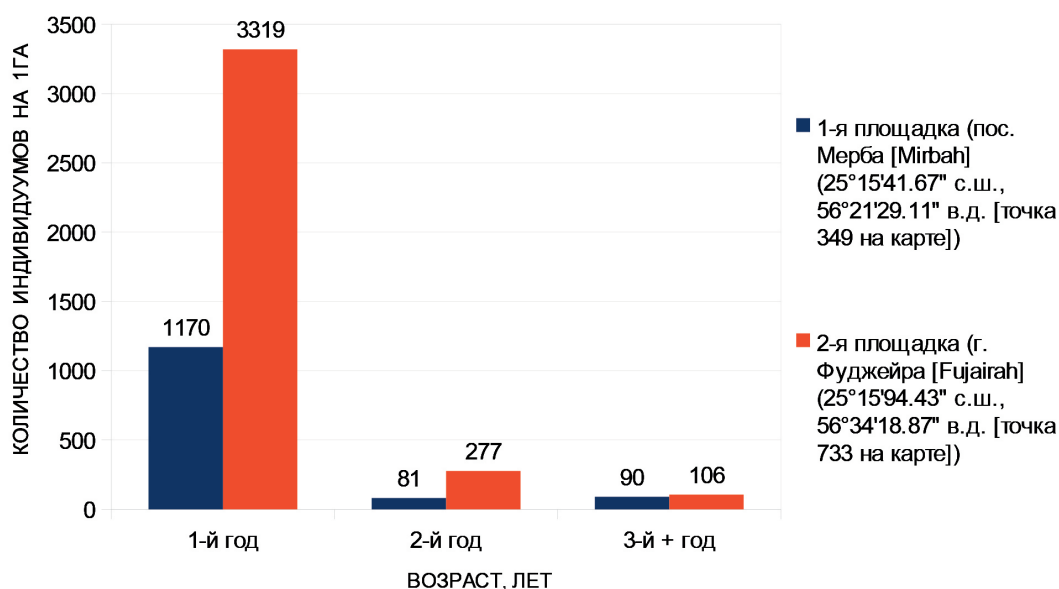


Рис. 5. Распределение по возрасту деревьев мескита (*Prosopis juliflora*) на двух произвольно выбранных площадках на территории эмирата Фуджейра, ОАЭ (для обеих площадок данные по количеству особей на 1 га в среднем).

ко, их количество в десятки раз меньше, чем проростков мескита, что вполне может свидетельствовать о меньшей жизнеспособности местной акации на исследованных нами пустырях: На первом участке нами найдено всего 10 двухлетних и два экземпляра старше 3 лет, а на втором – только две акации двухлетнего возраста. Однолетних всходов акации нам не удалось найти вообще. По нашему мнению, меньшее количество местной акации на втором участке по сравнению с первым может объясняться высокой засоленностью почвы здесь, о чём свидетельствует обилие солянок *Suaeda aegyptiaca* (Hasselq.) Zohary, *Salsola imbricata* Forssk., *Seidlitzia rosmarinus* Ehrenb. ex Bunge, *Frankenia pulverlenta* L. и др.

Обсуждение

По полученным нами данным, чаще всего мескит в Фуджейре встречается в антропогенно нарушенных местообитаниях: вблизи автомобильных дорог, на пустырях, реже – на улицах поселений, у оград садов и питомников, в погибших садах, иногда в вади с садами. Особенно часто он встречается на дне пересыхающих прудов и на пустырях близ побережья моря. Много находок приурочено к дорогам, в связи с этим наиболее вероятно, что основным путём распространения *P.*

juliflora в ОАЭ являются автомобильные дороги и примыкающие к ним пустыри. Анализ гербарных сборов и наблюдения в природе показали, что в Фуджейре особи *P. juliflora* проходят все фенофазы и завязывают плоды. В культуре мы наблюдали очень старые экземпляры этого растения, с толстыми стволами (например, в ноябре 2019 г. в саду близ фермы на перевале в горах Хаджар на границе с Рас-аль-Хаймой). Такое поведение вида подтверждает и факт успешной его натурализации в эмирате, где он не только хорошо прижился, но и начал активно захватывать новые участки, как вокруг посадок в садах и парках, так и вне мест культивирования. В изученном нами фитоценозе на пустыре в посёлке Мерба (Mirbah), *P. juliflora*, случайно вселённый сюда человеком, прекрасно существует уже много лет (отмечен нами здесь ещё в 2017 г.), его популяция постепенно расширяет границы.

Кроме того, мы наблюдали однолетние проростки мескита непосредственно под кронами материнских растений, без наличия навоза копытных. Особенно много (иногда до 10–15) таких проростков мы встретили на второй изученной площадке через несколько дней после мощного ливня. Это вполне может свидетельствовать о том, что свежие семена могут прорасти после дождей без скарификации.

Однако, доля прорастающих семян при этом не высока (не более 5–10%) – плодов с семенами под кронами можно наблюдать очень много, но всходы попадают единично. Многие бобы со временем повреждаются паразитическими жуками *Algarobius prosopis* (LeConte, 1858) из семейства листоедов (Chrysomelidae), прогрызающими характерные круглые отверстия в местах расположения семян.

При высокой плотности особей при прорастании из навоза ослов и ощутимой внутривидовой конкуренции наблюдается значительная гетерогенность растений по степени развития и виталитетности, при этом смертность оказывается очень высокой в условиях отсутствия полива и экстремальной летней жары в ОАЭ. Способность реагировать на неблагоприятные условия повышением индивидуальной изменчивости, вероятно, может являться адаптивным механизмом, благоприятствующим успешному захвату и удержанию пространства во вторичном ареале. Как показали наши исследования, наиболее мощные особи с высокими темпами развития могут заканчивать прегенеративный период за 2–3 года и уже в середине второго вегетационного сезона переходить к цветению, особи низкой жизнеспособности могут оставаться в иммаатурном состоянии и на третьем году жизни. Такая вариабельность онтогенеза (сокращение или, наоборот, пролонгация отдельных периодов развития в зависимости от экологических условий) увеличивает гетерогенность популяции, повышая конкурентоспособность вида. Если учесть, что мы имеем дело с древесными растениями, то начало цветения и плодоношения в конце второго – начале третьего года жизни показывает весьма впечатляющую жизнеспособность вида в новом для него регионе (чего не наблюдается, например, у местных видов – *Acacia tortilis* или *Prosopis cineraria*). Важно также отметить, что *Prosopis juliflora* является весьма устойчивым к засолению почв. Мы наблюдали его в погибших пальмовых садах в районе пос. Аль-Бидия [Al Bidīya] и в Аль-Фуджейре и других местах. Сады погибли здесь после мощного урагана, случившегося несколько лет назад, и морская вода затопила всё побережье. После этого произошло сильное засо-

ление почв, что привело к полной гибели садов вдоль низкого берега Оманского залива. Однако несколько солеустойчивых кустарников и деревьев до сих пор растут в этих местах среди погибших пальм и фруктовых деревьев – *Lawsonia inermis* L. (Lythraceae), *Aziderachta indica* A. Juss. (Meliaceae), *Salvadora persica* L. (Salvadoraceae) и *Prosopis juliflora*. При этом мескит остаётся зелёным и даже цветёт и плодоносит в этих крайне неблагоприятных условиях (хотя его самосева и подроста мы здесь не наблюдали).

Интересно отметить, что на второй изученной нами площадке в г. Фуджейра встречается большое число (до 15–20) однолетних проростков мескита непосредственно среди густых зарослей шведки египетской (*Suaeda aegyptiaca* (Hasselq.) Zohary), образующей большие пятна на выровненных участках и в небольших понижениях, временно заливаемых дождевыми осадками в зимне-весенний период. Шведка египетская является характерным приморским галофитом вдоль Оманского залива. При этом, как оказалось, *Prosopis juliflora* вполне может с ней конкурировать, демонстрируя выдающуюся солеустойчивость, не являясь настоящим галофитом, как виды *Suaeda* [Pasiiecznik et al., 2001; и др.]. Кроме того, в Фуджейре мы практически не встречали другие инвазивные виды древесных растений (такие как, *Azadirachta indica* L. или *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit) в подобных местообитаниях.

Устойчивость мескита к высокой инсоляции и засолению почв позволяет ему расти и нормально развиваться близ дорог и на пустырях, где на протяжении всего вегетационного сезона уровень инсоляции высок, а при дальнейшем расселении осваивать более или менее освещённые биотопы, которые может заселять на 100% и полностью изменять их внутри шатрообразной кроны. Именно такие открытые местообитания являются потенциально благоприятными для заселения *P. juliflora*, здесь он может успешно конкурировать с видами природной флоры, в частности, другими представителями мимозовых – акациями и местными просописами, а в дальнейшем и вытеснять их и образовывать монодоминантные сообщества. Таким образом,

проведённый анализ показал, что *P. juliflora* встречается во многих сотнях мест Фуджейры (см. карту, рис. 1), где он эффективно натурализуется и постепенно увеличивает площадь расселения. Также он показывает достаточно высокую всхожесть семян, иногда до 150–200 штук на 1 м² при определённых условиях, например, в местах скопления навоза ослов (личные наблюдения на двух замеренных площадках), значительную гетерогенность и пластичность особей исследуемого вида на ранних этапах развития, которые могут способствовать успешному закреплению его во вторичном ареале. Кроме того, нами найдены места, где мескит стал внедряться в естественные сообщества на горных склонах (на высотах до 200 м над ур. моря), уходя из нарушенных местообитаний приморской зоны Фуджейры. С нашей точки зрения, это весьма тревожный знак, требующий особого внимания. Необходимо разработать эффективную методику борьбы с *P. juliflora* в местах массовой агрессии вида в эмирате, чтобы не допустить в дальнейшем полного захвата им уникальных местных экосистем (до которых он пока ещё не добрался).

Выводы

1. Во всех населённых пунктах эмирата Фуджейра мескит (*Prosopis juliflora*) проявляет ту или иную степень инвазии. Чаще всего он встречается в антропогенно нарушенных местообитаниях. Также он продолжает активно распространяться вдоль дорог и в нижней части пологих вади.

2. Деление по категориям инвазии позволило нам выявить основные очаги и направления распространения просописа на территории эмирата Фуджейра, что видно на рисунках 1–4.

3. Места находок вида приурочены к побережью, пустырям и обочинам, дамбам, то есть к предгорным равнинам, в том числе с признаками засоления почвы. В то же время, есть несколько находок на склонах гор и низких каменистых холмах, что демонстрирует способность мескита расти в горных условиях в эмирате Фуджейра, на данный момент – в единичных случаях.

4. Анализ данных прорастания и развития от прематурного до взрослого состояния выявил как хорошую всхожесть (от 10–15 до 150–200 штук на 1 м² в дождливый период – личные наблюдения), так и вариабельность форм *P. juliflora* на ранних стадиях развития. Жизнеспособность проростков в условиях ОАЭ не очень высокая: большая часть проростков первого года погибает (90–95%), но при этом их может быть очень много в целом (до нескольких тысяч на 1 га). Совокупность хорошей всхожести, вариабельности форм и большого количества проростков обеспечивает быструю натурализацию вида во вторичном ареале и его широкое распространение по территории эмирата.

5. Необходимо разработать эффективную методику борьбы с *P. juliflora* в местах массовой агрессии вида в эмирате с учётом особенностей его биологии в местных условиях: хорошая всхожесть семян, быстрый рост, раннее плодоношение, толерантность к засолению, наличие нескольких агентов распространения (ослы, ураганы) и др.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Его Превосходительству Салему аль Захми (Директору офиса Наследного Принца), а также к. б. н. В.М. Коршунову (главному зоологу национального парка Вади Вурая Правительства эмирата Фуджейра), за помощь в проведении полевых работ и за большой вклад в реализацию настоящего исследования. [The authors express their gratitude to H.E. Salem Al Zahmi (Director of H.H. Crown-Prince Office) and to Dr. Vladimir M. Korshunov (General Zoologist of Wadi Wurayah National Park and Reserve Department, Government of Fujairah) for their assistance in conducting field work and for their great contribution to the implementation of this study].

Финансирование работы

Работа частично выполнена в рамках государственного задания по плановой теме номер АААА-А19-119031290052-1 «Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы». [The work was performed

as part of a state assignment on a planned topic number AAAA-A19-119031290052-1 “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources”].

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

- Вади // Краткая географическая энциклопедия / Глав. ред. А.А. Григорьев. М.: Советская энциклопедия, 1960. Том 1. 563 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Инвентаризация флоры и основы гербарного дела: Методические рекомендации / Под ред. проф. В.С. Новикова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006а. 50 с.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Полевое изучение флоры и гербаризация растений / Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Ч. 1. М.: Изд. каф. высших растений биол. ф-та МГУ, 2006б. 86 с.
- Bekele K., Haji J., Legesse B., Shiferaw H., Schaffner U. Impacts of woody invasive alien plant species on rural livelihood: Generalized propensity score evidence from *Prosopis* spp. invasion in Afar Region in Ethiopia // Pastoralism: Research, Policy and Practice. 2018. 8:28. <https://doi.org/10.1186/s13570-018-0124-6>.
- Burkart A. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). Part 2. Catalogue of the recognized species of *Prosopis* // Journal of the Arnold Arboretum. 1976. Vol. 57. No. 4. P. 450–525.
- Collenette Sh. An illustrated guide to the flowers of Saudi Arabia. London: Scorpion publishing Ltd., 1985. 514 p., col. ills.
- Cornes C.D., Cornes M.D. The Wild Flowering plants of Bahrain. IMMEL Publishing, London, 1989. 272 p., col. ills.
- El-Keblawy A., Al-Rawai A. Impacts of the invasive exotic *Prosopis juliflora* (Sw.) DC on the native flora and soils of the UAE // Plant Ecology. 2007. Vol. 190. No. 1. P. 23–35. DOI:10.1007/s11258-006-9188-2.
- Fleming P.J.S., Ballard G., Reid N.C.H., Tracey J.P. Invasive species and their impacts on agri-ecosystems: issues and solutions for restoring ecosystem processes // The Rangeland Journal. January 2017. <https://doi.org/10.1071/RJ17046>
- Ghazanfar S.A. An Annotated Catalogue of the Vascular Plants of Oman and their Vernacular Names // Scripta Botanica Belgica 2. National Botanic Garden of Belgium. Meise, Belgium, 1992. 152 p.
- Gunasekera L. Invasive Plants: A guide to the identification of the most invasive plants of Sri Lanka. Colombo, 2009. P. 101–102.
- Hall M., Llewellyn O.A., Miller A.G., Al-Abbasi T.M., Al-Wetaid A.H., Al-Harbi R.J., Al-Shammari K.F. Important plant areas in the Arabian Peninsula: 2. Farasan Archipelago // Edinburgh Journal of Botany. 2010. Vol. 67. No. 2. P. 189–208. DOI:10.1017/S0960428610000089
- ILDIS – International Legume Database & Information Service. 2005. *Prosopis juliflora*. Version 10.01, November 2005 // (www.ildis.org). (Проверено 25.01.2021).
- Jongbloed M., Feulner G., Böer B., Western A.R. The Comprehensive Guide to the Wild Flowers of the United Arab Emirates. Abu Dhabi, UAE, 2003. 576 p., col. ills.
- Karim F.M., Fawzi N.M. Flora of the United Arab Emirates. Al-Ain: United Arab Emirates University, 2007. 2 vols. (UAE University Publications; 98). Vol. 1. 1–444 p., ills.; vol. 2. 1–502 p., ills.
- LPWG – The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny // Taxon. 2017. Vol. 66. No. 1. P. 44–77. <http://doi:10.12705/661.3>.
- Migahid A.M. Flora of Saudi Arabia. Ed. 4. Riyadh: King Saud University Press, 1996. Vol. 2. 282 p., ills.
- Norton J.A., Abdul Majid S., Allan D.R., Al Safran M., Böer B. and Richer R. An Illustrated Checklist of the Flora of Qatar. Unesco office in Doha, 2009. 95 p., col. ills.
- Pagad S. Global Register of Introduced and Invasive Species- Australia. Invasive Species Specialist Group ISSG, 2019. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/3pz20c> accessed via GBIF.org on 2020-01-04.
- Pasiecznik N.M., Felker P., Harris P.J.C., Harsh L.N., Cruz G., Tewari J.C., Caboret K., Maldonado L.J. The *Prosopis juliflora*-*Prosopis pallida* Complex: A. Monograph. HDRA, Coventry, UK, 2001. 172 p.
- Pasiecznik N.M., Smith H. Identifying Tropical *Prosopis* Species. A field guide. Coventry, UK: Henry Doubleday Research Association, 2004. 30 p.
- Perry G. *Prosopis* // In book: Flora of Australia. Mimosaceae (excl. *Acacia*), Caesalpiniaceae. Melbourne: CSIRO Australia, 1998. Vol. 12. P. 7–13.
- Prosopis juliflora* (Sw.) DC. in GBIF Secretariat (2019). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2020-01-04.
- Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieukerken E. van, Zarucchi J., Penev L., (eds.). Species 2000: Naturalis. Digital resource at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Leiden, the Netherlands, 2019.
- Sirmah P., Dumarcay S., Masson E., Gerardin Ph. Unusual amount of (-)-mesquitol from the heartwood of *Prosopis juliflora* // Natural Product Research. 2009. Vol. 23. No 2. P. 183–189.

DISTRIBUTION OF INVASIVE SPECIES *PROSOPIS JULIFLORA* (MIMOSACEAE) IN FUJAIRA (UAE)

© 2021 Byalt V.V.^{a, b, *}, Korshunov M.V.^{c, **}

^a Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences of the Russian Federation, St. Petersburg 197273, Russia

^b Saint Petersburg State Forestry Technical University, St. Petersburg 194021, Russia

^c Wadi Wurayah National Park and Reserve, Government of Fujairah, P.O. Box 1, UAE
e-mail: *byalt66@mail.ru, VByalt@binran.ru; **mikh.korshunov@gmail.com

The article analyzes the secondary area in the Emirate of Fujairah, as well as the peculiarities of seed dispersing, seed germination and early seedling development of Mesquite, or *Prosopis juliflora* – the alien species of Mimosaceae, which appeared on the territory of the Emirates in the twentieth century, and one of the first collected herbarium specimen is dated 1983. In the secondary area most often, the Mesquite is found in anthropogenic habitats: in gardens, as well as near roads, on waste grounds, less frequent on the streets of settlements, garden fences etc. In regions represented by herbarium collections, *P. juliflora* is successfully naturalized and creates stable self-sustaining populations. It has a complex of specific helio-mesomorphic features that allow it to take root successfully in relatively open moderately wet, and even dry or saline habitats and compete with native species of acacia (*Acacia tortilis*, *A. ehrenbergii*) and local prosopis (*P. cineraria*). Characteristics such as good germination, significant morphological, dimensional and temporal variability of premature individuals of *P. juliflora*, identified in this work, undoubtedly contribute to the successful naturalization of the species in the secondary range and its wide distribution throughout the Emirate. Due to the high aggressiveness of Mesquite, it is necessary to develop a method of dealing with this plant in the UAE, which will stop its uncontrolled settlement in the region. We have compiled a map of Mesquite distribution in Fujairah and surrounding areas, which clearly shows the scale of the disaster. A method for assessing invasion on a five-level scale based on reproductive success has been developed and applied. The structure of ecotopes at an early and middle stage of penetration of *P. juliflora* was analyzed using large wastelands (2 and 1.2 ha) in the village Mirbah and the city of Fujairah on the coast of the Gulf of Oman.

Key words: *Prosopis juliflora*, Mimosaceae, Fabaceae s.l., UAE, plant geography, invasion, alien species, secondary range, seed germination, seedlings.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ БОРЬБЫ С ВРЕДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

© 2021 Викторов А.Г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.И. Северцова РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: aleviktorov@ya.ru

Поступила в редакцию 25.11.2020. После доработки 23.01.2021. Принята к публикации 02.02.2021.

В обзоре рассмотрены основные этапы развития генетического метода борьбы с вредными насекомыми:

- 1) Идея А.С. Серебровского, предложившего выпускать в природу самцов с нежизнеспособными транслокациями;
- 2) «Z-летальный» метод В.А. Струнникова для борьбы с вредными чешуекрылыми, заключающийся в выпуске в природу самцов, несущих две неаллельные рецессивные мутации в половых Z-хромосомах;
- 3) Метод стерильных насекомых, широко применявшийся на практике во второй половине XX в.;
- 4) Генно-инженерная биотехнология «выпуска самцов, несущих доминантную леталь», применяющаяся на практике в борьбе с инвазионным комаром *Aedes aegypti*, переносчиком вирусов Зика и жёлтой лихорадки.

Делается обобщение, что основным противником генетического метода борьбы выступает естественный отбор, поддерживающий самок, выбирающих при спаривании природных, а не стерильных или «генномодифицированных» самцов. Из этого следует, что генетические методы борьбы могут быть эффективны только в борьбе против инвазионных видов, ещё не успевших широко распространиться.

Ключевые слова: генетический метод борьбы, стерилизованные самцы, доминантная леталь, *Aedes aegypti*, *Plutella xylostella*, *Glossina morsitans*, *Cochliomyia hominivorax*.

Введение

По мере потепления климата растёт число чужеродных видов, а глобализация мировой экономики множит число очагов карантинных объектов. Не встречая в новых для них местах обитания естественных врагов, эти организмы бесконтрольно размножаются и наносят существенный ущерб мировой экономике. Значительная часть таких животных относится к классу Insecta. Так на 1 января 2012 г. только на территории европейской части РФ было отмечено 192 вида растительных чужеродных насекомых [Масляков, Ижевский, 2011]. Не приходится сомневаться, что с каждым годом число им подобных вселенцев только растёт.

История борьбы человека с вредными насекомыми неразрывно связана с историей земледелия. Известна старинная практика использования муравьёв для защиты плантаций цитрусовых. Первый научный трактат (Канон

врачебной науки), в котором описывается инсектицидное действие полыни и ртути, относится к первой половине XI в. и принадлежит перу Абу Али Хусейна ибн Абдуллаха ибн аль-Хасана ибн Али ибн Сины, известного в Европе под именем Авиценны [Ибн Сина, 1982].

В середине XX в. возникла иллюзия, что проблема массового размножения вредных насекомых легко решается с помощью хлор- и фосфорорганических пестицидов. Однако эйфория от успехов, достигнутых в этой борьбе, очень быстро сменилась разочарованием из-за возникновения и широкого распространения мутаций устойчивости к пестицидам в популяциях вредных насекомых. Оказалось, что широкое применение пестицидов значительно усиливает давление движущей формы естественного отбора у вредителей и тем самым значительно ускоряет появление резистентных и, как правило, более вредоносных

форм (эффект «пестицидного бумеранга»). Если в 1950-е гг. большой редкостью были насекомые, резистентные к синтетическим инсектицидам, то в 1980-е гг. стали редки насекомые к ним чувствительные. Благодаря микроэволюционным процессам число видов насекомых и клещей, устойчивых к пестицидам, постоянно растёт: в 1942 г. таковые отсутствовали, в 1984 г. их было 447, в 2013 – 546 [Georghiou, 1986; Tabashnik et al., 2014].

Темп прироста числа видов членистоногих, устойчивых к пестицидам, стал снижаться лишь в конце XX в. Но это связано не с замедлением микроэволюционных процессов, а с тем, что вредные насекомые приспособились ко всему списку инсектицидов «середины прошлого века», а «новые случаи» возникают у «старых» видов, но уже к пестицидам последних поколений. Скорость микроэволюционных процессов, в результате которых появляются популяции вредителей, резистентные к новым синтетическим инсектицидам, варьирует от 4 до 20 поколений [Викторов, 2015].

Рождение науки генетики в 1900 г. не могло не натолкнуть на мысль использования летальных мутаций в борьбе с вредителями. Генетический метод борьбы с вредными насекомыми впервые был предложен в 1940 г. выдающимся отечественным генетиком Александром Сергеевичем Серебровским. В основе метода Серебровского лежал выпуск в природу специально выведенных, несущих транслокации самцов того же вида. Транслокация – структурная перестройка хромосомы, в ходе которой участок хромосомы включается в другое место той же хромосомы или переносится в другую хромосому, либо происходит обмен двумя участками гомологичных или негомологичных хромосом [Серебровский, 1940]. Генетически изменённые самцы, несущие транслокацию, при скрещивании с самками природных популяций не дают полноценного потомства, что должно приводить к снижению численности популяции вредителя ниже экономического порога вредности.

Главный недостаток этого метода – достаточно сложный процесс получения не просто жизнеспособных самцов, несущих трансло-

кацию, а самцов, способных конкурировать в природе с самцами «дикого» типа в соревновании за «благоклонность» самок. Вторым существенным недостатком, связанным с первым, – технические сложности при отделении самцов от самок перед выпуском в окружающую среду. Не следует забывать и о том, что для некоторых видов паразитических насекомых выпуск самок принципиально невозможен по медицинским соображениям. И наконец, в рамках этого метода не удаётся совместить максимальный эффект подавления размножения в поколении F1, происходящем от выпущенных в природу стерильных самцов, с подавлением размножения в их последующих поколениях. Оба эти эффекта находятся в обратной зависимости друг от друга. Чем больше будет погибать представителей F1, тем меньше генетических повреждений унаследуют F2, F3 и т. д. Например, стопроцентная гибель F1 стерилизованных самцов имеет следствием нулевой продлённый эффект. Напротив, высокая стерильность в F2 и последующих поколениях может быть получена лишь при сравнительно невысокой гибели F1 [Струнников, 1978].

Метод стерильных насекомых

На практике «транслокационный» метод Серебровского получил воплощение во второй половине XX в. в несколько упрощённом виде: как выпуск в природу стерильных насекомых (Sterile Insect Technique, или сокращённо SIT; Метод Стерильных Насекомых, или сокращённо МСН). Одним из самых эффективных случаев применения этой биотехнологии считается её использование против мухи мясной *Cochliomyia hominivorax* Coquerel, возбудителя кохлиомиаза (заболевания человека и млекопитающих). Программа по выпуску стерилизованных самцов этого паразитического насекомого стартовала в штате Флорида (США) в 1958 г., в 1962 г. она стала федеральной, а в 1972 г. получила международный статус. Её реализация привела почти к полному уничтожению популяций *C. hominivorax* в южных штатах США, большей части Центральной Америки и Карибского бассейна к началу 2000-х гг. [Klassen,

Curtis, 2005]. Тем не менее, в 2016 г. во Флориде произошла вспышка численности *C. hominivorax*, приведшая к гибели более 40 из 800 сохранившихся и занесённых в Красную Книгу МСОП флоридских островных оленей *Odocoileus virginianus clavium* Zimmermann [Goodhue, 2016]. Эта вспышка очевидно связана с тем, что небольшая популяция мясных мух существовала на островах, имеющих статус особо охраняемой природной территорий, и долгие годы была «незаметна» из-за низкой численности. Восстановление численности *O. virginianus* расширило кормовую базу *C. hominivorax* и привела к росту популяции насекомого.

Начиная с марта 1988 г. методы МСН использовались на Гавайских островах для борьбы с инвазионным вредителем ягод кофейных деревьев средиземноморской плодовой мухой *Ceratitis capitata* Wiedemann. Вначале численность этого вредителя удалось довольно эффективно снизить, однако с 1991 г. этот метод стал терять эффективность в подавлении популяции *C. capitata*: доля стерильных яиц снизилась к концу 1992 г. до 20–30%. Причиной этого оказалась поведенческая реакция «диких» самок, ставших со временем отвергать стерильных самцов [McInnis et al., 1996].

Поведенческие различия между стерильными самцами и дикими особями стали основной причиной, не позволившей реализовать метод МСН в борьбе с маслинной мухой *Bactrocera oleae* Rossi: в природе эти насекомые предпочитают спариваться за 2 часа до наступления темноты, а стерильные самцы – за 4 часа [Zervas, Economidou, 1982].

Свою модификацию метода генетической борьбы с вредными насекомыми предложили авторы, открывшие явление «мейотического дрейфа» (или «смещения передаваемого соотношения аллелей или целых хромосом») у комаров *Aedes aegypti* L. «Мейотический дрейф» приводит к изменению соотношения полов в сторону самцов в каждом поколении у ряда линий этого насекомого. Суть предложения заключалась в следующем: провести отбор линий, в чьём потомстве будет минимальное количество самок, и массово выпускать самцов этих линий в мегаполисы, чтобы

таким образом уменьшить количество кровососущих самок [Craig et al., 1960]. В дальнейшем идея использования «мейотического дрейфа» получила развитие. Предлагалось найти ген, делающий комаров невосприимчивыми к вирусу денге или чувствительными к инсектицидам, и сцепить его с M^D (генетическим фактором, обеспечивающим низкую долю самок в их потомстве и расположенном в хромосоме 1 у самцов). Авторы предполагали, что отбор должен увеличить частоту обоих генов [Wood et al., 1977].

В 1978 г. выдающийся советский генетик и селекционер Владимир Александрович Струнников предложил «Z-летальный» метод борьбы с вредными чешуекрылыми с помощью женской гетерогаметии (как известно, у большинства представителей отряда Lepidoptera гетерогаметный (ZW) пол женский, а гомогаметный (ZZ) пол – мужской). В основе этой идеи лежал разработанный и введённый В.А. Струнниковым в практику мирового шелководства способ получения исключительно мужского потомства тутового шелкопряда с помощью двух сбалансированных не аллельных, но близко локализованных друг к другу летелей в Z-хромосомах, вызывавших эмбриональную гибель самок. Кокконы самок и самцов весят примерно одинаково, но кокконы самцов содержат на 20% больше шёлка, и эта дельта в весе у самок покрывается греней. Соответственно, эффективность шелководства повышается за счёт выращивания только самцов. Использование этой схемы в борьбе с чешуекрылыми вредителями позволит выпускать в природу одних самцов, не прибегая к технически сложному делению насекомых до полу. В F_1 от скрещивания «диких» самок с выпущенными «двухлетальными» самцами погибнет также 100% эмбрионов женского пола, в F_2 – 62.5%, в F_3 – 31.2%, в F_4 – 15.6% и т. д. Повторный выпуск в природу «двухлетальных» самцов приведёт к прогрессивному нарастанию по поколениям гибели самок природной популяции вплоть до её полного вымирания [Струнников, 1978]. Однако на практике эта красивая идея использования летелей, сцеплённых с половой хромосомой, начала реализовываться лишь

спустя несколько десятилетий и уже на другом уровне развития биотехнологии.

Эффективной оказалась и другая модификация генетического метода борьбы, основанная на стерильности потомства от межвидовых скрещиваний. В 1940-х гг. она была разработана и апробирована в полевых условиях на примере двух видов мух цеце *Glossina morsitans* Westwood и *G. swynnertoni* Austen. Суть метода заключалась в том, что был организован массовый сбор куколок *G. morsitans* с целью выпуска выходящих из них имаго в засушливом биотопе площадью 26 км², заселённом только *G. swynnertoni*. Влаголюбивый вид *G. morsitans* здесь отсутствовал, а его ближайшая популяция находилась на расстоянии 19 км. Основываясь на принципе частотно-зависимого отбора, исследователи предположили, что интродуцируемый вид, хуже приспособленный к новой и неблагоприятной для него среде, чем аборигенный, тем не менее может его вытеснить в случае значительного преобладания в численности. Кроме того, с большой вероятностью можно было предположить, что неприспособленный к засушливым условиям интродуцент в новом биотопе быстро вымерет. На практике так и случилось. Массовые выпуски *G. morsitans* сначала уничтожили менее многочисленную популяцию *G. swynnertoni*. На непродолжительное время здесь установилась популяция интродуцента, но вскоре вымерла и она, поскольку не приспособилась к засушливому микроклимату [Klassen, Curtis, 2005].

Генетические методы борьбы на основе методов генетической инженерии

Первым генетически трансформированным не только насекомым, но и животным стал в начале 1980-х гг. модельный генетический объект *Drosophila melanogaster* Meigen [Rubin, Spradling 1982]. Именно на этом виде в 1990-е гг. была отработана генно-инженерная модификация технологии МСН, названная методом RIDL (Release of Insects carrying a Dominant Lethal genetic system) или «выпуска насекомых, несущих доминантную летальную мутацию». Данная технология заключается в создании генно-инженерной

репрессивной летальной конструкции, обеспечивающей возможность в присутствии тетрациклина выращивать насекомых до стадии имаго. В состав генно-инженерной конструкции входит также ген флуоресцентного белка-маркера, что позволяет легко идентифицировать ГМ-насекомых. Без тетрациклина самцы развиваются нормально, а самки гибнут на преимагинальных стадиях развития. Это обстоятельство позволяет легко отделить самцов от самок и выпускать в природу только самцов. Женское потомство ГМ-самцов в естественных условиях погибает полностью в 1-м личиночном возрасте. Самцы, унаследовавшие генно-инженерную конструкцию, достигают стадии имаго и оплодотворяют «диких» самок, благодаря чему повторяется описанный выше сценарий [Thomas et al., 2000]. Поскольку половина (женская) потомков ГМ-самцов умирает в каждом поколении на преимагинальных стадиях развития, как и в описанном выше методе В.А. Струнникова [1978], генно-инженерная репрессивная летальная конструкция должна исчезнуть в природной популяции через несколько поколений. В связи с этим, чтобы продолжать ограничивать численность вредителя, необходимо периодически выпускать ГМ-самцов в соответствующую экосистему.

Как известно, одной из причин эволюционного успеха класса Insecta стало разделение экологических ниш у личиночных (бескрылых) и половозрелых (крылатых) стадий развития и появление покоящейся стадии развития – куколки. Как и у насекомых с неполным превращением, личинки насекомых с полным превращением имеют грызущий ротовой аппарат, а имаго, как правило, нет. В любом случае кормовая база у личинок и имаго разная (в ряде случаев имаго просто афаги). В связи с этим у большинства экономически значимых вредителей растений ущерб наносят личинки, а у паразитов животных – имаго (исключение – оводы и мясные мухи). Соответственно и эффективность подавления популяции вредителя зависит от срока проявления летальности. Так в первом случае проявление должно быть как можно более ранним – на стадии эмбриона или личинки первого возраста, чтобы снизить экономический ущерб, на-

носимый урожаю. Во втором случае летальное проявление должно быть более поздним – на стадии куколки или личинки последнего возраста, для того чтобы нанести ещё больший урон природной популяции паразита путём увеличения конкуренции на стадии личинок. Это связано с тем, что для того, чтобы уйти от давления хищников, эволюционно продвинутые группы кровососущих двукрылых приспособились откладывать яйца в сравнительно малочисленные временные микроводоёмы, где естественных врагов нет, ресурсов немного, а яиц в них откладывается, наоборот, много. Таким образом, в отличие от фитофагов, популяции кровососущих комаров регулируются, главным образом, с помощью эффектов, зависящих от плотности, при которых высокоплодовитая популяция поддерживается на стабильном уровне путём ограничения ресурсов, связанных с наличием мест откладки яиц или питательных веществ для личинок. Поэтому даже многократное снижение среднего репродуктивного потенциала самок может не оказать существенного влияния на целевую популяцию [Dye, 1984; Rogers, Randolph, 1984]. Личинки сельскохозяйственных вредителей в свою очередь не ограничены в пищевых ресурсах и теоретически могут освоить весь урожай.

Первым вредным насекомым, на котором был реализован метод RIDL, стал комар *A. aegypti*. Этот инвазионный (в Новом Свете и Евразии) вид паразитических насекомых переносит возбудителей не только самой жёлтой лихорадки, но и лихорадки чикунгуньи и, самое главное, лихорадки денге, против которой до сих пор не разработаны ни вакцина, ни специальная терапия. Флавивирус Денге считается наиболее важным с медицинской точки зрения вирусом, переносимым членистоногими, и *A. aegypti* ежегодно заражает им около 390 миллионов человек в странах Южной и Юго-Восточной Азии, Африки, Океании и Карибского бассейна [Bhatt et al., 2013]. Именно поэтому считается, что уничтожение популяций комаров – наиболее эффективный способ борьбы с этим опасным заболеванием.

Первое испытание в полевых условиях ГМ-самцов *A. aegypti*, несущих генно-инженерную конструкцию RIDL OX513A в своих

двух половых хромосомах, было проведено на о. Большой Кайман – крупнейшем из Каймановых островов, расположенных в Карибском море и находящихся под юрисдикцией Великобритании в качестве её заморской территории (British Overseas Territories [BOTs]). Британская юрисдикция места выпуска в природу первых трансгенных животных представляется неслучайной, поскольку генно-инженерная конструкция RIDL OX513A была создана английской биотехнологической компанией Oxitec. Следует также отметить, что данная генно-инженерная конструкция была разработана с учётом выше названных соображений о необходимости позднего проявления летальности и должна была приводить к смерти на стадии окукливания всего потомства (вне зависимости от пола) от скрещивания ГМ-самцов с «дикими» самками [Harris et al., 2011; 2012].

Выбор площадки для полевых испытаний осуществлялся с учётом множества биологических, социологических и логистических критериев: высокая численность целевого вида *A. aegypti*; отсутствие близкородственного вида *A. albopictus*; географическая изолированность места выпуска, позволяющая предотвратить, с одной стороны, как иммиграцию *A. aegypti* и *A. albopictus* из соседних экосистем, так и эмиграцию ГМ-самцов *A. aegypti*, с другой. При всём этом учитывалось, что *A. aegypti* имеет ограниченную дальность активного распространения, не превышающую 400 м в течение жизни, обычно не продолжающейся более 45 дней. С учётом всех этих факторов для полевых испытаний OX513A было выбрано местечко Ист-Энд, находящееся в 25 км к востоку от г. Джорджтауна, столицы Каймановых Островов [Harris et al., 2011; 2012].

Успех в выпуске стерильных самцов насекомых-вредителей критически зависит, во-первых, от способности ГМ-самцов успешно конкурировать с дикими самцами за спаривание с дикими самками в природных условиях, во-вторых, от способности конструкции RIDL приводить к гибели потомство от таких спариваний. В принципе, разные природные линии могут различаться как по своей склонности к спариванию самцов

RIDL, так и чувствительности к ГМ-конструкции RIDL, а сильные барьеры при спаривании или существенная устойчивость к трансгену могут поставить под угрозу эффективность данного метода [Phuc et al., 2007]. Именно поэтому перед выпуском ГМ-самцов в природу в лабораторных условиях была исследована их конкурентоспособность с аборигенными самцами и пенетрантность летального фенотипа у самцов. Оказалось, что 55% диких самок спариваются с ГМ-самцами, что указывает на отсутствие сильного репродуктивного барьера между ними. Была также проверена в лабораторных условиях пенетрантность летального проявления трансгена у гибридов F1 между гомозиготными самцами OX513A и дикими самками. Она оказалась неполной: в отсутствие тетрациклина смертность этих гибридов равнялась 96.5%. Выжившие особи характеризовались пониженной жизнеспособностью [Harris et al., 2011].

Выпуск ГМ-самцов *A. aegypti* начался 16 ноября 2008 г. на площади 10 га со средней скоростью 465 особей / га в неделю на протяжении 28 дней. ПЦР-анализ ДНК самцов, пойманных в ловушки для взрослых насекомых с 1 по 14 декабря, показал, что в них попало 20 выпущенных самцов OX513A и 105 самцов дикого типа. Это указывает на то, что самцы OX513A составляли около 16% от общего числа взрослых самцов (ГМ плюс дикие) в данный период, при допущении одинаковой эффективности улавливания для каждого типа. Наблюдение за потомством ГМ-самцов велось с помощью «овитрапов», имитирующих временные микроводоёмы, в которые самки предпочитают откладывать яйца. Вышедшие в лабораторных условиях из таким образом полученных яиц личинки проходили скрининг на флуоресценцию: у флуоресцентных личинок были ГМ-отцы, тогда как у нефлуоресцентных – отцы дикого типа. Всего в пяти овитрапах было обнаружено 1316 личинок, из которых флуоресцентных было 126 или 9.6%. Приблизительно двукратное различие между долей ГМ-самцов (16%) и долей их потомства (9.6%) статистически незначимо и, следовательно, может быть результатом случайного отклонения. По оценкам авторов, конкурентоспособность (С) в

природе ГМ-самцов составила 0.56 (значение 1.0 представляет точную эквивалентность диким самцам) [Harris et al., 2011]. Этот показатель превышает таковой в разных программах МСН, где он колебался в пределах 0.1–0.43 при подавлении *C. hominivorax* [Vreysen, 2005] и 0.17–0.42 при подавлении *C. capitata* [Shelly et al., 2007].

Впоследствии компания Oxitec провела полевые испытания ГМ-самцов *A. aegypti*, несущих генно-инженерную конструкцию RIDL OX513A также в Панаме и Малайзии. Попытки применения этой биотехнологии в штате Флорида (США) натолкнулись на мощное сопротивление общественности и остались нереализованными [Servick, 2016].

На практике компании Oxitec удалось реализовать биотехнологию «OXITEC'S FRIENDLY™ MOSQUITO TECHNOLOGY» только в Бразилии. Выпуски в природу ГМ-самцов «Friendly™ Aedes» происходили в 2011–2015 гг. в трёх муниципалитетах штата Баия, находящегося на севере Бразилии. Суммарный объём выпущенных в природу трансгенных особей достигал 540 000 в неделю [Carvalho et al., 2014].

В г. Жуазейру, штат Баия, более года, с мая 2011 по сентябрь 2012, продолжались выпуски ГМ-самцов. Объём выпуска достигал 63 600 особей в неделю на площади 5.5 га. В результате численность местной популяции *A. aegypti* сократилась на 95%, на основе данных по ловушкам для имаго, и на 81%, на основе показателей овитрапов по сравнению с соседней контрольной зоной, где выпуск не производился. Конкурентоспособность спаривания выпускаемых ГМ-самцов была аналогична той, которая была определена в испытаниях на о. Большой Кайман, что указывает на то, что различия между окружающей средой и целевой популяцией оказывали незначительное влияние на успех спаривания самцов OX513A [Carvalho et al., 2015].

В 2013–2015 гг. проходили выпуски ГМ-самцов в другом районе площадью 33 га г. Жуазейру и в одном из районов площадью 31 га г. Педра-Бранка. Однако эта программа начала терять свою эффективность примерно через 18 месяцев после своего начала. Об этом свидетельствовали два показателя: сни-

жение числа яиц F1, несущих трансгенную конструкцию и увеличение числа самок в природной популяции [Grazia et al., 2017]. Снижение эффективности программы связано скорее всего с тем, что при спаривании ГМ-самцы подвергались дискриминации со стороны «диких» самок, как это уже происходило в описанной выше программе выпуска стерилизованных самцов *C. capitata* на Гавайских островах [McInnis et al., 1996]. Параллельно проводилось исследование уровня интрогрессии генов ГМ-линии в дикую популяцию. Своего пика 40–60% этот показатель достигал на 12-м месяце, а затем постепенно опускался до уровня 1–4% через 30 месяцев после начала программы (или 6 месяцев после её окончания), что говорит о действии элиминирующего отбора. Представляет особый интерес то, что сам трансген действием того же отбора был удалён из природной популяции несколько быстрее: флуоресцирующие личинки выявлялись в Педра-Бранка в течение 2 месяцев, а в Жуазейро – 5 месяцев после окончания программы [Evans et al., 2019].

В 2015–2016 гг. биотехнология RIDL применялась в районе СЕСАР/Eldorado г. Пирасикаба (штат Сан-Паулу, Бразилия), а в 2016 г. в районе São Judas. В СЕСАР/Eldorado Friendly™ оба года численность природной популяции *A. aegypti* сокращалась на 80% по сравнению с другими (необработанными) районами города. В июле 2016 г. были опубликованы цифры, показывающие, что количество случаев денге в районе СЕСАР/Eldorado снизилось на 91% по сравнению с предыдущим годом – с 133 до 12. Количество выпущенных ГМ-самцов компания не называла, однако из литературы известно, что производительность биофабрики достигала 4 миллионов особей в неделю [Servick, 2016]. Однако в обоих этих случаях выпуск самцов не продолжался более двух лет, что, очевидно, связано со снижением эффективности, как и в предыдущих случаях.

Главной проблемой, не позволившей широко распространиться методу борьбы с *A. aegypti* с помощью выпуска ГМ-самцов, стала уже упоминавшаяся неполная пенетрантность генно-инженерной конструкции

ОХ513А. В отсутствие тетрациклина смертность ГМ-самок не достигала необходимых 100%. Остаточное присутствие самок составляло 0.02%, или 1 особи женского пола на 4300 особей мужского. Хотя выжившие самки характеризовались пониженной жизнеспособностью, все особи, предназначенные для выпуска, на стадии куколок подвергались механической (в том числе ручной) сортировке для их удаления, что значительно снизило экономическую эффективность программы RIDL [Carvalho et al., 2014; 2015].

Однако наряду с экономической составляющей есть и составляющая биологическая. Высокая генетическая изменчивость в природных популяциях *A. aegypti* и других представителей семейства Culicidae обеспечивает им высокую приспособляемость к окружающей среде. Снижение приспособленности из-за потери генетической изменчивости практически неизбежно при лабораторном выращивании, а тем более промышленном производстве этих насекомых [Baeshen et al., 2014].

Борьба с вредителями сельскохозяйственных культур с помощью генно-инженерных конструкций

Одна из первых попыток использования технологии RIDL для борьбы с сельскохозяйственными вредителями была предпринята на маслинной мухе *Vactrocera oleae*. Компанией Oxytec была выведена соответствующая генно-инженерная линия этого вида ОХ3097D-Vol. Лабораторные эксперименты с подавлением искусственной популяции, состоящей из природных особей, прошли успешно. Поведенческих различий, описанных выше, между стерильными самцами и «дикими» особями отмечено не было. Тем не менее испытаний линии ОХ3097D-Vol в природе далее не последовало [Ant et al., 2012].

В 2017 г. в штате Нью-Йорк (США) впервые в мире был проведён выпуск самцов для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур с помощью генно-инженерных конструкций. Целевым видом была капустная моль *Plutella xylostella* L. Личинки этого космополитически распространённого вида

чешуекрылых насекомых наносят огромный экономический ущерб различным представителям семейства капустных, или, иначе, крестоцветных (*Brassicaceae* или *Cruciferae*), введённым в сельскохозяйственное производство. В мировом масштабе этот вред оценивается в 5 миллиардов долларов США в год. Борьба с этим вредителем пытались разными методами. Использование разнообразных инсектицидов привело, во-первых, к появлению множества устойчивых к ним популяций. Во-вторых, многие инсектициды оказались неэффективны, так как у *P. xylostella*, как и у многих других фитофагов, имеется солидный набор ферментов, детоксифицирующих ядовитые для насекомых вещества, которые растения вырабатывают в защитных целях. С большим или меньшим успехом эти ферменты способны обезвреживать пестициды, тем самым снижая эффективность их применения [Abro et al., 2013]. Наконец, велась работа по созданию инсектицидных линий разных сортов капусты, поедая которую личинки капустной моли должны были быстро умирать. Вт-брокколи даже проходила полевые испытания, но коммерциализирована так и не была.

Для борьбы с *P. xylostella* компания Oxitec решила применить ту же биотехнологию, которую использовалась против *A. aegypti*. В этих целях была создана генно-инженерная конструкция RIDL OX4319L. В 2015 г. опыты, проведённые в условиях закрытого грунта (в отсутствие естественных врагов и при контролируемом микроклимате), показали, что регулярный выпуск ГМ-самцов в соотношении 10 к 1, приводит к гибели экспериментальной популяции за три поколения [Harvey-Samuel et al., 2015].

Полевое испытание, проведённое в 2017 г., должно было оценить поведение насекомого в естественных условиях, где погода и хищники делают жизнь ГМ-самцов более сложной. В августе – сентябре 2017 г. было произведено шесть отдельных выпусков самцов OX4319L *P. xylostella* в количестве от 1000 до 2500 особей (всего 10 000 особей) уже в естественных условиях. Опыты проводились на экспериментальном поле, имеющем форму круга диаметром 190 м (площадь 2.83 га)

и засеянном капустой *Brassica oleracea* L. var. capitata 'Cabton', на территории сельскохозяйственной экспериментальной станции штата Нью-Йорк (NYSAES), принадлежащей Колледжу сельского хозяйства и наук о жизни при Корнелльском университете. Данная станция находится в городе Женева, округ Онтарио на северо-востоке штата Нью-Йорк. Необходимо особо отметить, что на экспериментальном поле природная популяция капустной моли отсутствовала. Эти опыты показали, что с 95%-й достоверностью можно ожидать, что 75% ГМ-самцов, выпущенных на капустном поле в количестве 1500 экземпляров, будут жить от 3.5 до 5.4 дня, и 95% из них будут обнаружены в пределах 25.8–34.9 м от точки выпуска. Среднее расстояние, пройденное этими самцами с момента выпуска, составляло 39.3 м за 48 часов. Важно отметить, что опыты с выпуском в природу «дикой» линии самцов дали сходные результаты, что говорит о том, что жизнеспособность самцов ГМ-линии и «дикой» одинакова. Полученные результаты свидетельствуют, что в случае использования OX4319L ГМ-конструкции для подавления численности *P. xylostella*, выпуск ГМ-самцов в дискретных точках на расстоянии 70 м друг от друга обеспечит охват 0.25 га соответствующего поля капусты [Shelton et al., 2020].

Лабораторные исследования показали, что самцы OX4319L одинаково конкурентоспособны, как и самцы «дикой» линии в спаривании с самками «дикой» линии. Кроме того, самцы OX4319L и «дикой» линий имели одинаковую продолжительность жизни в равных условиях, а продолжительность жизни (6–8 дней) самцов без пищи в лабораторных условиях очень близка к 8.1-дневной выживаемости в полевых условиях, полученной в исследовании австралийской популяции этого вида [Mo et al., 2003]. Спаривание с самцами OX4319L не сказывается на количестве яиц, откладываемых самками «дикой» линии. В совокупности эти результаты указывают на то, что, помимо смертности самок в отсутствие тетрациклина в корме для личинок, жизненный цикл ГМ-линии OX4319L соответствует таковому «дикой» линии *P. xylostella*, без каких-либо суще-

ственных ограничений репродуктивного потенциала [Shelton et al., 2020].

Математическое моделирование популяционной динамики на основе данных полевых и лабораторных исследований показало, что постоянные выпуски линий OX4319L (два раза в неделю из расчёта от 2 до 25 самцов OX4319L на 1 самца целевой популяции) должны привести к значительному сокращению численности вредителя по прошествии более 3 поколений. Авторы считают, что в случае использования разработанной ими ГМ-технологии выпускать в природу биотехнологических самцов надо значительно меньше, чем в случае МСН, когда на одного «дикого» самца приходилось до 100 выпущенных [Shelton et al., 2020]. Интересно отметить, что в цитируемой публикации сравнение жизнеспособности ГМ-самцов *P. xylostella* проводилось со стерилизованными самцами, а не с ГМ-самцами *A. aegypti*, что, на наш взгляд, было бы более корректно.

Местом, выбранным для выпуска, было изолированное поле, окруженное с трёх сторон лесом, включая и наветренную сторону. Это позволило предотвратить, с одной стороны, ветровой занос *P. xylostella* с других полей, а с другой – ветровое рассеивание выпущенных самцов [Shelton et al., 2020]. Эти обстоятельства имеют особое значение, так как среди различных особенностей биологии, которые делают *P. xylostella* космополитически распространённым вредителем, выделяется способность пассивно рассеиваться на расстояния свыше 3000 км. Так, в Великобритании ежегодное появление *P. xylostella* объясняется ветровым переносом имаго из Балтийского региона. В восточной части Канады ежегодно популяции *P. xylostella* возникают из-за миграции имаго из США. Подобным же образом в Японии это насекомое заносится с субтропических юго-западных островов в более холодный умеренный климат островов Хонсю и Хокайдо [Talekar, Shelton, 1993]. Поэтому авторы отметили, что во время полевых испытаний самцов OX4319L *P. xylostella* не было сильных ветров, которые могли бы увеличить рассеивание. Многие исследователи отмечали, что для эффективного искоренения вредителя генетическим методом, зона

его распространения должна быть изолирована от других частей ареала трудно преодолимыми препятствиями. Поэтому идеальным объектом для уничтожения считались сравнительно новые очаги инвазионных видов и карантинных вредителей, площадь которых и, соответственно, плотность популяций ещё не достигли угрожающих размеров [Махров и др., 2014]. При этом нам представляется, что эффективность генетического метода борьбы с вредными насекомыми может одинаково снижаться как от ветрового рассеивания выпущенных самцов, так и от ветрового заноса особей с других полей. Не следует забывать и то, что успех программы искоренения популяций *C. hominivorax* во многом был обусловлен тем, что плотность популяции этого вредителя как правило невелика – порядка 40–80 имаго на 1 км², и тем не менее только одна биофабрика в Мексике в неделю производила 500 миллионов особей мясной мухи [Klassen, Curtis, 2005]. Для сравнения можно привести данные по плотности популяции *P. xylostella* – до 100 имаго регистрируется на трёх рядом растущих растениях на площади, не превышающей 1 м² [Adati et al., 2011]. Соответственно и выпуск ГМ-самцов популяций капустной моли в сотни тысяч раз должен превышать выпуск стерилизованных самцов мясной мухи. То, что первым вредителем для апробации генно-инженерного метода защиты растений был выбран вид *P. xylostella*, вызывает некоторое удивление, поскольку от использования методики МСН для борьбы с непарным шелкопрядом, хлопковой совкой и ряда других чешуекрылых в свое время отказались именно по причине высокой плотности популяций этих видов, а также большого потенциала пассивной миграции.

Заключение

Дальнейшему развитию генно-инженерных технологий в борьбе с вредными насекомыми способствовала вспышка лихорадки Зика в 2015 г. в Центральной и Южной Америке. Основными переносчиками флавивируса, вызывающего эту болезнь, служат комары рода *Aedes* и прежде всего *A. aegypti*. Компанией OXITEC была разработана генно-инже-

нерная репрессивная летальная конструкция RIDL-2 для *A. aegypti*, и в настоящее время ведутся работы по созданию аналогичных трансгенов ещё для двух видов комаров (*Anopheles albimanus*, *An. stephensi*). В отличие от RIDL-1, в F1 от скрещивания ГМ-самцов RIDL-2 с «дикими» самками в естественных условиях (в отсутствии тетрациклина) погибает не всё потомство, а только самки. Самцы, унаследовавшие генно-инженерную конструкцию, продолжают реализовывать описанный выше сценарий. Таким образом, трансген какое-то время может циркулировать в природной популяции. Тем не менее через несколько генераций он должен полностью элиминироваться, поскольку каждый раз половина (женская) потомков ГМ-самцов умирает на стадии личинок последнего возраста, как и в методе Струнникова [1978]. В связи с этим постоянный выпуск ГМ-самцов необходим для ограничения численности природной популяции. Полевые испытания RIDL-2 *A. aegypti* проводились в городе Индаятуба (Бразилия, штат Сан-Паулу) и продемонстрировали эффективность новой линии в борьбе с популяциями комаров *A. aegypti*. Биотехнология RIDL-2 менее затратна по сравнению со своей предшественницей, поскольку распространяются не имаго, а контейнеры с яйцами, из которых выходят ГМ-самцы [OXITECH..., 2020].

30 апреля 2020 г. Агентство по охране окружающей среды США (EPA USA) выдало разрешение на выпуск с 30 апреля 2021 г. по 30 апреля 2022 г. 249 600 000 комаров OX5034 *A. aegypti* в округе Харрис (штат Техас) и 508 560 000 в округе Монро (штат Флорида) [EPA-HQ-OPP..., 2020]. В конце августа 2020 г. местные власти округа Монро дали окончательное разрешение на выпуск ГМ-комаров в 2021 г. [Release of GM..., 2020]. О решении властей округа Харрис на момент сдачи статьи ничего известно не было.

Аналогичные генно-инженерные репрессивные летальные конструкции RIDL-2 разработаны и для сельскохозяйственных вредителей: кукурузной лиственной совки *Spodoptera frugiperda* (Smith), соевой совки *Chrysodeixis includens* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), средиземноморской плодовой

мухи *C. capitata* и пестрокрылой дрозофилы *D. suzukii* (Matsumura) [OXITECH..., 2020].

В 2021 г. исполняется 25 лет с момента первого выпуска генетически модифицированных растений на поля. Большие опасения с самого начала вызывал их инвазионный потенциал. Пропоненты ГМО минимизировали этот риск, поскольку культурные растения, как правило, плохо приспособлены к окружающей среде, требуют для произрастания известных условий, которые им создаёт человек, а потому не выдерживают конкуренции с дикими сородичами. Однако два признака используемых в ГМ-растениях (инсектицидность и гербицидоустойчивость) оказались адаптивно ценными, и генно-инженерные конструкции, отвечающие за эти признаки, регулярно поддерживаются естественным отбором и распространяются. Такие случаи хорошо известны и происходят как в результате ветрового опыления ГМ-пыльцой традиционных сортов кукурузы, так и в результате гибридизации ГМ-рапса с дикими сородичами, в том числе, сорными. Популяции глифосат-устойчивого ГМ-рапса нередко возникают вдоль автомобильных и железнодорожных магистралей, а также в морских портах в результате нарушения целостности упаковок, в которых перевозят семена этих растений, служащих сырьём для производства масла. Поля глифосат-устойчивой полевницы побегообразующей *Agrostis stolonifera* L далеко зашли за границы гольф-клубов и гибридизировались с инвазионным сорняком многобородником монпельинским *Polypogon monspeliensis* L [Zapiola, Mallory-Smith, 2017; Rostoks et al., 2019; Dively et al., 2020].

С ГМ-насекомыми ситуация представляется обратной. Генно-инженерная конструкция RIDL, попадая в природную популяцию, сразу же подвергается действию элиминирующего отбора и в течение нескольких поколений из неё вычищается. Как и в случаях применения техники стерильных самцов, естественный отбор действует также на самок, поддерживая гены, носители которых отличают «генно-модифицированных» от природных самцов. Все эти процессы существенно снижают эффективность генетических методов борьбы с вредными насекомыми.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме ААА-А-А18-118042490053-3.

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

- Викторов А.Г. Эволюция резистентности фитофагов к трансгенным коммерческим Bt-растениям: можно ли создать эффективное инсектицидное растение? // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 1. С. 17–27.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Ибн Сина Абу Али. Канон врачебной науки. Книга 2. Ташкент: Фан, 1982. 832 с.
- Махров А.А., Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Генетические методы борьбы с чужеродными видами // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 110–125.
- Серебровский А.С. О новом возможном методе борьбы с вредными насекомыми // Зоологический журнал. 1940. Т. 19, вып. 4. С. 618–630.
- Струнников В.А. Перспективы использования сбалансированных сцепленных с полом леталей для борьбы с вредными насекомыми // Генетика. 1978. Т. 14. № 11. С. 2002–2011.
- Abro G.H., Syed T.S., Kalhor A.N., Sheikh G.H., Awan M.S., Jess R.D., Shelton A.M. Insecticides for control of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) in Pakistan and factors that affect their toxicity // Crop Protection. 2013. Vol. 52. P. 91–96
- Adati T., Susila W., Sumiartha K., Sudiarta P., Toriumi W., Kawazu K., Koji S. Effects of mixed cropping on population densities and parasitism rates of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) // Appl. Entomol. Zool. 2011. Vol. 46. P. 247–253. <https://doi.org/10.1007/s13355-011-0036-z>
- Ant T., Koukidou M., Rempoulakis P., Gong H.-F., Economopoulos A., Vontas J., Alphey L. Control of the olive fruit fly using genetics-enhanced sterile insect technique // BMC Biol. 2012. Vol. 10: 51. doi.org/10.1186/1741-7007-10-51
- Baeshen R., Ekechukwu N.E., Toure M., Paton D., Coulibaly M., Traore S.F., Tripet F. Differential effects of inbreeding and selection on male reproductive phenotypes associated with the colonization and laboratory

- maintenance of *Anopheles gambiae* // Malar. J. 2014. Vol. 13. P. 19. Doi:10.1186/1475-2875-13-19
- Bhatt S., Gething P.W., Brady O.J., Messina J., Farlow A.W., Moyes C. L., Drake J.M., Brownstein J.S., Hoen A.G., Sankoh O., Myers M.F., George D.B., Jaenisch T., Wint G.R.W., Simmons C.P., Scott T.W., Farrar J.J., Hay S.I. The global distribution and burden of dengue // Nature. 2013. Vol. 496. No. 7446. P. 504–507. doi: 10.1038/nature12060
- Carvalho D.O., McKemey A.R., Garziera L., Lacroix R., Donnelly C.A., Alphey L., Malavasi A., Capurro M.L. Suppression of a Field Population of *Aedes aegypti* in Brazil by Sustained Release of Transgenic Male Mosquitoes // PLoS Negl. Trop. Dis. 2015. Vol. 9. P. 7. e0003864. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003864>
- Carvalho D.O., Nimmo D., Naish N., McKemey A.R., Gray P., Wilke A.B., Marrelli M.T., Virginio J.F., Alphey L., Capurro M.L. Mass Production of Genetically Modified *Aedes aegypti* for Field Releases in Brazil // J. Vis. Exp. 2014. Vol. 83. e5579. doi:10.3791/3579.
- Craig G.B.Jr., Hickey N.A., Van de Hey R.C. An inherited male producing factor in *Aedes aegypti* // Science. 1960. Vol. 132. P. 1887–1889.
- Dively G.P., Huang F., Oyediran I. Burd T., Morsello S. Evaluation of gene flow in structured and seed blend refuge systems of non-Bt and Bt corn // Journal of Pest Science. 2020. Vol. 93. P. 439–447. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01126-4>
- Dye C. Models for the population dynamics of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* // J. Animal Ecol. 1984. Vol. 53: 247–268.
- EPA-HQ-OPP-2019-0274-0353 (Experimental Use Permit Issued for 93167-EUP-2 to Allow for Releases of OX5034 *Aedes aegypti* in Florida and Texas Insurance Letter). 2020 // (<https://beta.regulations.gov/document/EPA-HQ-OPP-2019-0274-0353>). Проверено 28.01.2021.
- Evans B.R., Kotsakiozi P., Costa-da-Silva A.L., Ioshino R.S., Garziera L., Pedrosa M.C., Malavasi A., Virginio J.F., Capurro M.L., Powell J.R. Transgenic *Aedes aegypti* Mosquitoes Transfer Genes into a Natural Population // Scientific Reports. 2019. Vol. 9: 13047. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49660-6>
- Georghiou G.P. The magnitude of the resistance problem // Pesticide resistance: strategies and tactics for management. Washington: National Academy Press, 1986. P. 14–43.
- Goodhue D. Deadly fly larvae infest federally endangered Key deer population, more than 40 are euthanized. 2016 // (<https://www.flkeysnews.com/news/local/article105665836.html>). Проверено 05.10.2020.
- Grazia L., Pedrosa M.C., Almeida de Souza F., Gomez M., Moreira M.B., Verginio J.F., Capurro M.L., Carvalho D.O. Effect of interruption of over-flooding releases of transgenic mosquitoes over wild population of *Aedes aegypti*: Two case studies in Brazil // Entomol. Exp. Appl. 2017. Vol. 164. P. 327–339. doi: 10.1111/eea.12618.
- Harris A.F., McKemey A.R., Nimmo D., Curtis Z., Black I., Morgan S.A., Oviedo M.N., Lacroix R., Naish N., Morri-

- son N.I., Collado A., Stevenson J., Scaife S., Dafa'alla T., Fu G., Phillips C., Miles A., Raduan N., Kelly N., Beech C., Donnelly C.A., Petrie W.D., Alphey L. Successful suppression of a field mosquito population by sustained release of engineered male mosquitoes // *Nat. Biotechnol.* 2012. Vol. 30. P. 828–830. doi: 10.1038/nbt.2350
- Harris A., Nimmo D., McKemey A., Kelly N., Scaife S., Donnelly C.A., Beech C., Petrie W.D., Alphey L. Field performance of engineered male mosquitoes // *Nat. Biotechnol.* 2011. Vol. 29. P. 1034–1037. doi.org/10.1038/nbt.2019
- Harvey-Samuel T., Morrison N.I., Walker A.S., Marubbi T., Yao J., Collins H.L., Gorman K., Davies T.G.E., Alphey N., Warner S., Shelton A.M., Alphey L. Pest control and resistance management through release of insects carrying a male-selecting transgene // *BMC Biology.* 2015. Vol. 13. 49. <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0161-1>
- Klassen W., Curtis C.F. History of the sterile insect technique // *Sterile insect technique: principles and practice in area-wide integrated pest management* / Eds. V.A. Dyke, J. Hendrichs and A.S. Robinson. Dordrecht: Springer, 2005. P. 4–36.
- McInnis D.O., Lance D.R., Jackson C.G. Behavioral resistance to the sterile insect technique by Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Hawaii // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1996. Vol. 89. P. 739–744.
- Mo J., Baker G., Keller M., Roush R. Local dispersal of the diamondback moth *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) // *Environ. Entomol.* 2003. Vol. 9. P. 212–230. doi: 10.1111/eva.12280
- OXITEX. Our Technology. 2020 // (<https://www.oxitec.com/en/our-technology>). Проверено 28.01.2021.
- Phuc H.K., Andreasen M.H., Burton R.S., Vass C., Epton M.J., G. Pape, Fu G., Condon K.C., Scaife S., Donnelly C.A., Coleman P.G., White-Cooper H., Alphey L. Late-acting dominant lethal genetic systems and mosquito control // *BMC Biology.* 2007. Vol. 5. P. 11.
- Release of GM mosquitoes OK'd // *SCIENCE.* 2020. Vol. 369. P. 1037.
- Rogers D., Randolph S. From a case study to a theoretical basis for tsetse control // *Insect Sci. Applic.* 1984. Vol. 5. P. 419–423.
- Rostoks N., Grantiņa-Ieviņa L., Ieviņa B., Evelone V., Valciņa O., Aleksejeva I. Genetically modified seeds and plant propagating material in Europe: potential routes of entrance and current status // *Heliyon.* 2019. 5:e01242. doi: 10.1016/j.heliyon.2019.e01242.
- Rubin G.M., Spradling A.C. Genetic transformation of *Drosophila* with transposable element vectors // *Science.* 1982. Vol. 218 P. 348–353.
- Servick K. Brazil will release billions of lab-grown mosquitoes to combat infectious disease. Will it work? 2016 // (<https://www.sciencemag.org/news/2016/10/brazil-will-release-billions-lab-grown-mosquitoes-combat-infectious-disease-will-it>). Проверено 28.01.2021.
- Shelly T.E., McInnis D.O., Rodd C., Edu J., Pahio E. Sterile insect technique and Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): assessing the utility of aromatherapy in a hawaiian coffee field // *J. Econ. Entomol.* 2007. Vol. 100. P. 273–282.
- Shelton A.M., Long S.J., Walker A.S., Bolton M., Collins H.L., Revuelta L., Johnson L.M., Morrison N.I. First field release of a genetically engineered, self-limiting agricultural pest insect: evaluating its potential for future crop protection // *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2020. Vol. 7. 482. doi: 10.3389/fbioe.2019.00482
- Tabashnik B.E., Mota-Sanchez D., Whalonq M.E., Hollingworth R.M., Carrière Y. Defining Terms for Proactive Management of Resistance to Bt Crops and Pesticides // *Journal of Economic Entomology.* 2014. Vol. 107. No. 2. P. 496–507.
- Talekar N.S., Shelton A.M. Biology, ecology, and management of the diamondback moth // *Annu. Rev. Entomol.* 1993. Vol. 38. P. 275–301.
- Thomas D.D., Donnelly C.A., Wood, R.J., Alphey L.S. Insect population control using a dominant, repressible, lethal genetic system // *Science.* 2000. Vol. 287. P. 2474–2476.
- Vreysen M.J.B. Monitoring sterile and wild insects in area-wide integrated pest management programmes // *Sterile Insect Technique. Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* / Eds. V.A. Dyck, J. Hendrichs, A.S. Robinson. Springer the Netherlands, 2005. P. 325–361.
- Wood R.J., Cook L.M., Hamilton A., Whitelaw A. Transporting the marker gene *re* (red eye) into a laboratory cage population of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae), using meiotic drive at the MD locus // *J. Med. Entomol.* 1977. Vol. 14. P. 461–464.
- Zapiola M.L., Mallory-Smith C.A. Pollen-mediated gene flow from transgenic perennial creeping bentgrass and hybridization at the landscape level // *PLoS ONE.* 2017. Vol. 12. No. 3. e0173308. doi: 10.1371/journal.pone.0173308
- Zervas G.A., Economopoulos A.P. Mating frequency in caged populations of wild and artificially reared (normal or gamma-sterilized) olive fruit flies, *Dacus oleae* (Gmelin) (Diptera:Tephritidae) // *Environ. Entomol.* 1982. Vol. 11. P. 17–20.

GENETIC METHODS OF INSECT CONTROL. HISTORY AND CURRENT STATE

© 2021 Viktorov A.G.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow 119071, Russia
e-mail: aleviktorov@ya.ru

The review considers the main stages in the development of genetic method of insect control:

- 1) The idea of A.S. Serebrovsky, who suggested releasing males with non-viable translocations into nature;
- 2) “Z-lethal” method of V.A. Strunnikov for control of harmful Lepidoptera, which consists in the release of males carrying two non-allelic recessive mutations in the sex Z-chromosomes into nature;
- 3) Sterile insect technique (SIT) used widely in practice in the second half of the XX-th century;
- 4) Genetically engineered biotechnology RIDL (Release of Insects carrying a Dominant Lethal) used in practice to control the invasive mosquito *Aedes aegypti*, the vector of Zika viruses and yellow fever.

It is generalized that the main opponent of the genetic method of insect control is natural selection, which supports females, choosing natural rather than sterile or “genetically modified” males on mating.

It follows from the above that genetic methods of control can be effective only in control of invasive species have not spread widely yet.

Key words: population control, biological invasions, SIT, RIDL, *Aedes aegypti*, *Plutella xylostella*, *Glossina morsitans*, *Cochliomyia hominivorax*.

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЗЕМЛЕРОЯ *LITHOGNATHUS MORMYRUS* (LINNAEUS, 1758) (ACTINOPTERYGII: SPARIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2020 Гуськов Г.Е.

Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону 344006, Россия
e-mail: gleb_guskov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.02.2020. После доработки 13.11.2020. Принята к публикации 02.02.2021.

На основе литературных, собственных и опросных данных обобщена информация о распространении атлантического землероя *Lithognathus mormyrus*, вселившегося в Чёрное море. Приводится хронология, географические координаты находок вида-вселенца за последние 40 лет (1980–2020 гг.).

Ключевые слова: атлантический землерой, вид-вселенец, Чёрное море, *Lithognathus mormyrus*.

Введение

Изучение видов-вселенцев Азово-Черноморского бассейна крайне важно, как для прикладной науки, так и для практической деятельности человека. Детальное изучение этого явления позволит не только стабилизировать экологический баланс, сберечь аборигенные виды ихтиофауны, имеющие промысловое значение, но и снизить расходы, выделяемые на борьбу с последствиями инвазий.

Экосистема Чёрного моря обладает пониженной солёностью и потому далека от равновесия, вследствие чего очень восприимчива к внешним воздействиям. Недостаточная сопротивляемость данного бассейна к проникновению чужеродной ихтиофауны, по-видимому, обуславливает постоянное появление в нём видов-вселенцев.

Процесс заселения Чёрного моря средиземноморской фауной довольно молодой, что является следствием сравнительно недавнего (по геологическим меркам) объединения его со Средиземным морем. Здесь всё ещё не сложилось стабильного сообщества видов. История формирования ихтиофауны продолжается и в наши дни. При этом большая часть современных «черноморских» видов – это средиземноморские вселенцы, пришедшие сюда после появления Босфорского пролива. И лишь небольшое количество обитателей – это сугубо свои, черноморские формы.

Проникновение в Чёрное море средиземноморской фауны – процесс далеко не завершённый, периодически в нём продолжают появляться новые, ранее не обнаруженные здесь вселенцы из Средиземного моря.

Надо отметить, что изменения живой природы Чёрного моря, структуры его экосистемы в последние годы тесно связаны с хозяйственной деятельностью человека, что не могло не отразиться и на появлении новых видов организмов. Варварское отношение к экосистеме Чёрного моря на протяжении последних 50 лет, проявляющееся в загрязнении прибрежных зон сточными водами, балластные воды судов, активное строительство вдоль побережья портов, гаваней и пр. [Болтачев, Карпова, 2014; Engin et al., 2015] – все это создаёт морским организмам новую среду обитания. Эти факторы приводят к утрате исторически сложившейся совокупности живых организмов и появлению новых видов.

В настоящее время ихтиофауна Чёрного моря насчитывает, по разным источникам, от 180 до 200 видов, включая случайных пресноводных и морских рыб, известных по единичным находкам [Васильева, 2007; Болтачев и др., 2009; Дроздов, 2011; Болтачев, Карпова, 2014].

Объект нашего исследования – атлантический землерой, *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758), он же мормор (мормир), или слонорыл (семейство Спаровые, или морские караси, Sparidae).

Ареал этого вида охватывает восточную часть Атлантического океана от Бискайского залива до мыса Доброй Надежды, вокруг Канарских островов и Кабо-Верде; обнаружен землерой и у восточного побережья Африканского континента, обитает в Средиземном и Красном морях. В Средиземном море встречается на глубинах до 50–80 м, однако, как правило, до 10–20 м [Васильева, 2007].

Предпочитает песчаное или илистое дно, а также заросли водной растительности. Половое созревание наступает в возрасте двух лет и при длине около 14 см. *L. mormyrus* является протандрическим гермафродитом. Нерестится атлантический землерой весной-летом. Продолжительность жизни составляет около 12 лет. Средний размер особей без хвостового плавника 25 см. Крупные экземпляры могут достигать 55 см в длину [Васильева, 2007; Болтачев, Карпова, 2017].

Ещё десять лет назад, по данным литературы и опросным данным, землерой был мало известен в Чёрном море, хотя и встречались о нём редкие заметки с фотографиями в интернет-форумах. Единичные особи не так давно стали добывать рыбаки-любители у Кавказского побережья. Сейчас эту рыбу активно ловят в окрестностях Сухуми, Пицунды, в Большом Сочи, в Архипо-Осиповке, Геленджике, Новороссийске, где мормор стал относительно часто попадаться на силиконовые приманки (микроджиг). С недавних пор он так же является объектом подводной охоты в Чёрном море.

В настоящей работе на основе анализа данных, накопленных в литературе, на базе собственных находок *L. mormyrus* нами рассматривается вопрос о формировании у берегов Кавказа и Крыма черноморской популяции атлантического землероя, высказывается мнение о причине распространения вида и вероятности увеличения его ареала, приводится хронология обнаружения этого вида в Чёрном море.

Материалы и методы

В ходе данного исследования нами был проведён лов атлантического землероя на силиконовую приманку в районе мысов Малый

Утриш, Большой Утриш и у п. Сукко в июне 2019 г., где ранее этот вид не был отмечен.

Координаты лова фиксировали по GPS-ГЛОНАСС навигатору.

В работе использованы опросные данные рыбаков-любителей и подводных охотников. Проведён поиск заметок по данной тематике в Интернете. Сделан анализ научных публикаций, посвящённых *L. mormyrus* в Чёрном море.

Для преобразования координат лова из разных источников использовали on-line конвертер [Конвертер..., 2020]. Для построения карт применяли сервис «Мои карты» [2020].

Видовую принадлежность выловленных особей устанавливали по определителю Е.Д. Васильевой [2007].

Результаты и обсуждение

На основе литературных и собственных данных о времени и местах обнаружения атлантического землероя нами была получена картина расселения этого вида в Чёрном море.

Впервые *L. mormyrus* был найден в Чёрном море в 1980 г. у берегов Румынии [Stanciu, Ilie, 1980].

В 2007 г. Е.Д. Васильева в определителе «Рыбы Чёрного моря» пишет, что *L. mormyrus*: «В Чёрном море известен только у берегов Болгарии (Варненский залив)» [Васильева, 2007, с. 101]. Однако А. Артамонов в 2007 г. описал лов атлантического землероя в Хостинском и Адлерском районах г. Сочи в приустьевых участках горных рек Хоста, Маджеста, Кудепста, Мзымта [Артамонов, 2007].

В 2013 г. появилось сообщение о первой находке *L. mormyrus* около мыса Айя у берегов Крымского п-ова в улове промысловой донной ловушки на глубине 40 м в прибрежной зоне [Болтачев и др., 2013].

По данным Института экологии Абхазской академии наук первые сообщения об обнаружении *L. mormyrus* к ним поступили осенью 2013 г.

В 2015–2016 гг. у побережья Абхазии при промысле жаберными сетями отмечено значительное количество атлантического землероя. Лов проходил на песчано-илистом грунте на глубинах от 1 до 7 м. В этот период

приблизительно 1000–1500 экземпляров этой рыбы массой от 70 до 250 г было добытого в Абхазии сетями и рыбаками-любителями [Дбар и др., 2020].

В марте 2014 г. и июне 2016 г. два экземпляра мормора были добыты подводными охотниками в районе торгового порта г. Ялта и в г. Севастополе в бухте Омега [Тамойкин, Кулешов, 2016].

В ноябре 2014 г. в акватории г. Кобулетти обнаружен атлантический землерой. В публикации грузинских коллег отмечалось, что Черноморская инспекция предоставила учёным образец *L. mormyrus*, пойманный при помощи удочки в 300 м от берега на глубине приблизительно 8 м на песчано-каменистом дне. Температура поверхности воды составляла 17.3 °С, солёность 16.6‰ [Guchmanidze, Boltachev, 2017].

В мае 2014 г. на Форуме Кубани, посвящённом морской рыбалке, опубликована фотография атлантического землероя, выловленного в районе п. Джубга [Форум Кубани..., 2014].

В летний период 2014 г. вдоль черноморского побережья Турции сравнительно массовый улов (20–30 особей) отмечен у п. Дерепазары [Engin et al., 2015].

В сентябре 2016 г. восточней р. Псезуапсе у п. Лазаревское на удалении от берега от 15 до 150 м и на глубинах от 1.0 до 5.5 м при проведении ихтиологических исследований нами было добыто 37 особей *L. mormyrus*. Температура воды в этом районе в сентябре 2016 г. колебалась от 19.9 до 26.7 °С. Лов проводился при помощи ставных сетей, ячеей от 20 до 45 мм [Гуськов и др., 2017].

По данным наших интернет-запросов, в 2017 г. несколько экземпляров атлантического землероя было добыто в Геленджикской бухте, о чём свидетельствуют фотографии участника форума «Technogrek» [Ответы Mail.ru..., 2017].

По сообщениям рыбаков-любителей, атлантический землерой всё лето 2019 г. активно ловился в районе п. Алексино в Новороссийской бухте. За 2–3 часа на силиконовую приманку добывалось от 20 до 25 особей этого вида. Данные сведения подтверждены фотоматериалами.

В июне 2019 г. нами произведён лов *L. mormyrus* на силиконовую приманку в западной части Кавказского побережья. Для этого были выбраны: мысы Большой и Малый Утриш, посёлок Сукко, Краснодарского края.

Два района лова показали положительный результат, это приустьевой участок р. Сукко (44.786 с. ш., 37.3778 в. д.), где был добыт один экземпляр атлантического землероя и район м. Малый Утриш (44.703 с. ш., 37.472 в. д.), где поймано четыре особи этого вида. Размеры варьировали от 11.0 до 19.3 см. (*ad*-промысловая длина).

Добытые особи *L. mormyrus* легко узнаваемы и подходят под описание в определителе Е.Д. Васильевой [2007]. Вытянутое, овальное, сплющенное с боков туловище с немного закруглённым профилем головы и длинным рылом. Высоко расположенные глаза. Немного опущенный нижний рот с толстыми губами, верхняя челюсть слегка выдаётся вперёд. Длинный, неразделённый спинной плавник с 11 колючими и 12 мягкими лучами. Грудные плавники с одним лучом-колючкой и 5-ю мягкими лучами. Окраска серебристо-серая, 11 длинных поперечных тёмно-серых полос. Плавники желтовато-серые.

В 2020 г. коллеги из ИнБЮМ РАН опубликовали данные о новых местах обнаружения *L. mormyrus* в восточной части Черноморского побережья Крыма. Один экземпляр пойман ставной сетью в декабре 2019 г. в акватории бухты Карадагской биостанции на глубине 10 м. Второй добыт так же ставной сетью в январе 2020 г. недалеко от г. Феодосии у п. Орджоникидзе. Оба экземпляра были двухлетками [Мальцев, Василец, 2020]. Эти данные говорят о том, что ареал атлантического землероя теперь охватывает почти весь восточный и южный берег Крыма, хотя поимки здесь пока единичны. Опросы рыбаков-любителей в августе 2020 г. в районе г. Феодосии и в окрестностях г. Судака показали, что данный вид им пока не известен.

Летом 2020 г. нам поступили сведения об обнаружении *L. mormyrus* в западной части Кавказского побережья в г. Анапа у санатория «Малая бухта».

Подводные охотники свидетельствовали о значительных скоплениях атлантического

Таблица. Сводные данные о местах обнаружения атлантического землероя в период с 1980 по 2020 г.

№	Место обнаружения <i>L. mortuigus</i>	Год обнару- жения	Координаты на карте		Наличие устья реки	Места находки	Источник
			с. ш.	в. д.			
1	Румыния	1980	44.223	28.652	?	?	[Stanciu, Ilie. 1980]
2	г. Варна (Болгария)	2007	43.183	27.919	+	Варненский залив	[Васильева, 2007]
3	Около устья р. Хоста (Россия)	2007	43.506	39.867	+	Хоста	[Артамонов, 2007]
4	Около устья р. Мацеста (Россия)	2007	43.542	39.791	+	Мацеста	[Артамонов, 2007]
5	Около устья р. Кудеп- ста (Россия)	2007	43.493	39.882	+	Кудепста	[Артамонов, 2007]
6	Около устья р. Мзымта (Россия)	2007	43.415	39.922	+	Мзымта	[Артамонов, 2007]
7	Сухуми, Пицунда. (Абхазия)	2013	42.979	41.011	?	Сухуми, Пицунда.	[Дбар и др., 2020]
8	Мыс Айя (Крым, Россия)	2013	44.468	33.617	нет	44°28.8' с. ш., 33°37.4' в. д.	[Болтачев и др., 2013]
9	Сюрмене лиманы (Турция)	2013	40.923	40.204	+	40°55'24" с. ш., 40°12'17" в. д.	[Engin et al., 2015]
10	Архави-Артвин, (Тур- ция)	2013	41.351	41.293	+	41°21'05" с. ш, 41°17'35" в. д.	[Engin et al., 2015]
11	Дерепазары, (Турция)	2013	41.026	40.411	+	41°01'36" с. ш, 40°24'40" в. д.	[Engin et al., 2015]
12	Пазар (Турция)	2013– 2014	41.183	40.876	+	41°11'01" с. ш, 40°52'36" в. д.	[Engin et al., 2015]
13	Румели Фенери- Стамбул (Турция)	2013	41.235	29.114	нет	41°14'06" с. ш, 29°06'51" в. д.	[Engin et al., 2015]
14	п. Джубга (Россия)	2014	44.309	38.697	+	нет	[Форум Кубани..., 2014]
15	г. Кобулети (Грузия)	2014	41.816	41.768	+	300 м от берега	[Guchmanidze, Boltachev, 2017]
16	г. Севастополь (Крым, Россия)	2014	44.598	33.443	нет	бухта Омега	[Тамойкин, Кулешов, 2016]
17	г. Ялта (Крым, Россия)	2016	44.497	34.197	нет	Торговый порт	[Тамойкин, Кулешов, 2016]
18	п. Лазаревское (Россия)	2016	43.897	39.341	+	43°53'49.5" с. ш, 39°20'28.2" в. д. 43°53'85.2" с. ш, 39°20'47.0" в. д.	[Гуськов и др., 2017]
19	п. Геленджик (Россия)	2017	44.555	38.054	нет	Бухта	[Ответы Mail..., 2017]
20	Орду (Турция)	2017	40.987	37.933	+	Орду	[Aydın, 2018]
21	г. Новороссийск (Россия)	2019	44.687	37.798	+	п. Алексино	Сахибов (устное сообщение)
22	п. Малый Утриш (Россия)	2019	44.704	37.471	+	44.703° с. ш., 37.933° в. д.	Данные автора
23	п. Сукко (Россия)	2019	44.786	37.378	+	44.786° с. ш., 37.472° в. д.	Данные автора

24	Карадагская биостанция (Крым, Россия)	2019	44.909	35.189	+	Бухта	[Мальцев, Василец, 2020]
25	п. Орджоникидзе (Крым, Россия)	2020	44.960	35.354	нет	Бухта	[Мальцев, Василец, 2020]

землероя в районе п. Витязево в 2019 и 2020 гг. у затопленной баржи (44°59' с. ш., 37°14' в. д.) на глубине 2 м. Возвышение над грунтом корпуса судна составляло 1.6 м., удаление от береговой линии – 600 м. По наблюдениям очевидцев, атлантический землерой доминировал здесь по численности в сравнении со ставридой (*Trachurus mediterraneus*), смаридой (*Spicara smaris*) и султанкой (*Mullus barbatus*).

Проанализированные точки обнаружения *L. tormyrus* сведены в таблицу (см.) и нанесены на карту (рисунок).

С 1997 по 2007 г. в прибрежной зоне, которая охватывает примерно 400 км береговой линии вдоль северо-восточного побережья Турции в Чёрном море, в связи с хозяйственной деятельностью человека произошли существенные изменения, что привело к возникновению новой среды обитания для представителей ихтиофауны. Это способствовало появлению у этих берегов атлантического землероя [Engin et al., 2015].

Вероятнее всего оттуда он и начал массово распространяться вдоль береговой линии.

Анализ представленных данных подтверждает формирование новой, местной популяции *L. tormyrus* в Чёрном море. Об этом свидетельствуют уловы (далеко не единичные) у берегов Турции, Абхазии, Российской Федерации [Engin et al., 2015; Гуськов и др., 2017; Дбар и др., 2020; Карпова, 2020].

Об адаптации этого вида к условиям Чёрного моря говорит и обнаруженная у берегов Севастополя в бухте Казачья молодь атлантического землероя и отнерестившиеся особи у берегов Абхазии [Дбар и др., 2020; Карпова, 2020].

Согласно данным таблицы следует, что землерой ловился в основном в приустьевых участках рек. Из проанализированных нами 25 точек обнаружения вида только в четырёх не наблюдается поблизости впадения рек в море. Это может быть связано с тем, что рыбаки-любители предпочитают ловить именно в таких местах, то есть в черте городов. Как

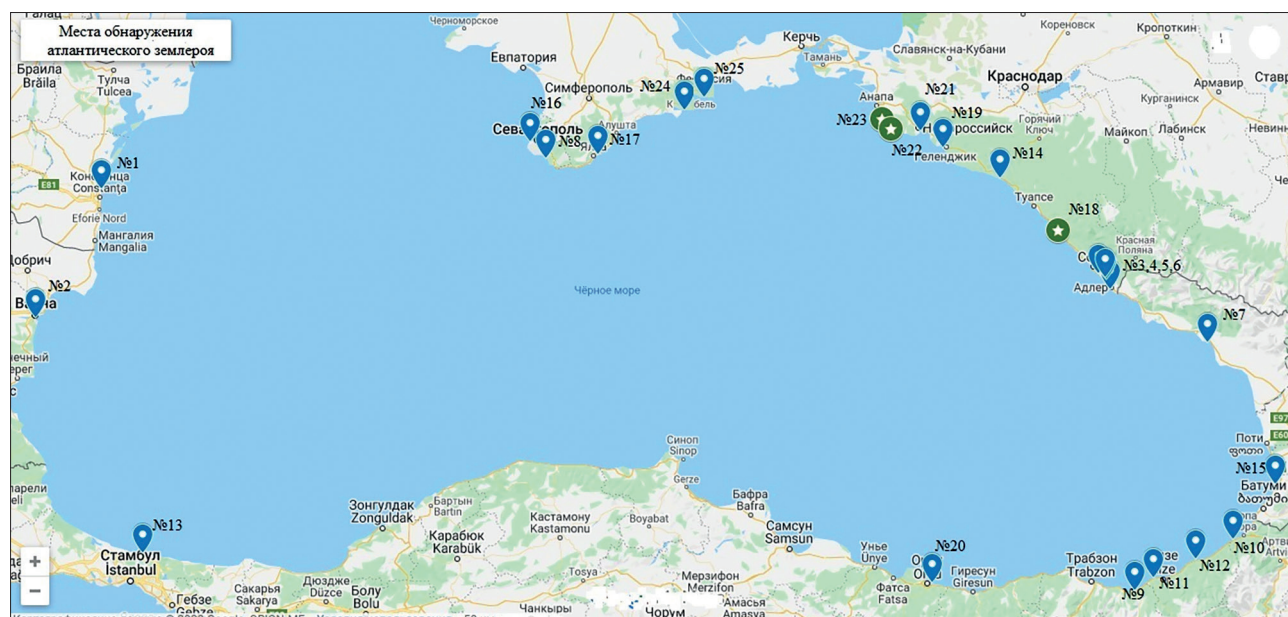


Рис. Места обнаружения атлантического землероя (*L. tormyrus*) с 1980 по 2020 г. в Чёрном море (синие метки). Метки со звёздочкой – места обнаружения *L. tormyrus* автором (подробная информация о метках в таблице).

правило, это бухты с впадающими в них реками, и успешный вылов землероя здесь связан с тем, что он является эвригалинным видом. Так же вероятно, что воды рек, впадающие в море, выносят в прибрежную зону относительно мягкий грунт с обилием в нём кормовой базы, что делает эстуарии для землероя более предпочтительными для поиска пищи.

В связи с тем, что *L. mormyrus*, как мы упомянули выше, является эвригалинным видом, предполагаем, что при данной динамике событий есть вероятность его проникновения в Керченский пролив. Этому может способствовать и резкое снижение объёма стоков пресной воды из р. Дон и р. Кубань за последние годы, что влечёт за собой интенсивное осолонение Азовского моря. Солёность в проливе в последние годы интенсивно растёт, по нашим данным, собранным с борта ПТР «Денеб», её показатели иногда могут достигать 17‰.

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках Государственного задания ЮНЦ РАН (00-19-09, № госрегистрации 01201354245) по теме «Оценка современного состояния, анализ процессов формирования водных биоресурсов южных морей России в условиях антропогенного стресса и разработка научных основ технологии реставрации ихтиофауны, сохранения и восстановления хозяйственно-ценных видов рыб».

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

Артамонов А. Морские караси // Рыбачьте с нами. 2007. № 9. С. 174–179.
Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Фаунистическая ревизия чужеродных видов рыб в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 3. С. 2–26.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Морские рыбы Крымского полуострова // Симферополь: Бизнес-Информ, 2017. С. 376
Болтачев А.Р. Карпова Е.П., Данилюк О.Н.. Находки новых и редких видов рыб в прибрежной зоне Крыма (Чёрное море) // Вопросы ихтиологии. 2009. 49(3). С. 318–332.
Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Кирин М.П. Первая находка землероя атлантического *Lithognathus mormyrus* (L., 1758) (*Steichthyes, Sparidae*) в Черноморской прибрежной зоне Крыма // Морской экологический журнал. 2013. Т. 12. № 4. С. 96.
Васильева Е.Д. Рыбы Чёрного моря: Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 100 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. С. 341.
Дбар Р.С., Вольтер Е.Р., Маландзия В.И. К вопросу об инвазии атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) в Чёрное море на примере акватории Абхазии // В сб.: Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование. Мат. II Междунар. научно-практич. конф. (Керчь, 27–30 мая 2020 г.). Симферополь: ООО «Издательство Типография «Ариал», 2020. С. 293–297.
Дроздов В.В. Многолетняя изменчивость рыбопромысловых ресурсов Чёрного моря: тенденции, причины и перспективы // Учёные записки РГГМУ. СПб., 2011. Т. 21. С. 137–154.
Карпова Е.П. Натурализация атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* (Sparidae) в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 2. С. 40–46.
Конвертер GPS координат (Электронный ресурс) // (<http://traveleu.ru/map/GPSconverter.htm>). Проверено 23.01.2020.
Мальцев В.И., Василец В.Е. Первое обнаружение атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* (sparidae) у берегов юго-восточного Крыма // В сб.: Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование. Мат. II Междунар. научно-практич. конф. (Керчь, 27–30 мая 2020 г.). Симферополь: ООО «Издательство Типография «Ариал», 2020. С. 621–626.
Мои карты (Электронный ресурс) // (<https://www.google.com/intl/ru/maps/about/mymaps/>). Проверено 23.01.2020.
Ответы Mail.ru. 2017 (Электронный документ) // (<https://otvet.mail.ru/question/195045505>). Проверено 23.01.2020.
Тамойкин И.Ю., Кулешов В.С. Вклад организованных ныряльщиков-любителей в сбор данных о продолжающейся медитеранизации Черноморской ихтиофауны прибрежных вод Крыма // Системы контроля

- окружающей среды – 2016. Тезисы докладов Международной научно-технической конференции (Севастополь, 24–27 октября 2016 г.). Севастополь: ИПТС, 2016. С. 221.
- Форум Кубани, охота и рыбалка, морская рыбалка. 18.05.2014. (Электронный документ) // (<http://forums.kuban.ru/showthread.php?p=35246270>). Проверено 20.01.2020.
- Aydın Mehmet. The New Maximum Length of the Striped Sea Bream (*Lithognathus mormyrus* L., 1758) in the Black Sea Region // Copyright 2018 by Aquatic Sciences and Engineering. P. 50–52
- Engin Semih, Keskin Arif Can, Akdemir Tolga, Seyhan Dilruba. 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. 15. P. 937–940.
- Guchmanidze A., Boltachev A. Notification of the 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 // J. Black Sea/Mediterranean Environment. 2017. 23. P. 48–55
- Stanciu M., Ilie G. *Lithognathus mormyrus*, a new species of Sparidae at the Romanian littoral // Pontus Euxinus, Studii si cercetari CSMN-Constanta. 1980. 1. P. 107–110 (in Romanian).

ANALYSIS OF DISTRIBUTION OF STRIPED SEABREAM (*LITHOGNATHUS MORMYRUS* L., 1758) (ACTINOPTERYGII: SPARIDAE) IN THE BLACK SEA

© 2020 Guskov G.E.

Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don 344006, Russia
e-mail: gleb_guskov@mail.ru

Information on the distribution of the mormor (striped seabream) *Lithognathus mormyrus* moved into the Black Sea is summarized on the basis of literature, own and survey data. The chronology and geographical coordinates of the finds of the alien species for the recent 40 years (1980–2020) are given.

Key words: striped seabream, mormor, Black Sea, *Lithognathus mormyrus*.

ИНВАЗИЯ ДРЕЙССЕНЫ ПОЛИМОРФНОЙ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) В ВОДОЁМ БАССЕЙНА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА И БИОХИМИЧЕСКАЯ РОЛЬ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА

© 2021 Дудакова Д.С.^{а, *}, Светов С.А.^{б, **}

^а ФГБУН Институт озероведения РАН, Санкт-Петербург 196105, Россия

^б ФГБУН Институт геологии КарНЦ РАН, Петрозаводск 185910, Россия

e-mail: *judina-d@yandex.ru; **doc_svs@mail.ru

Поступила в редакцию 15.07.2019. После доработки 23.01.2021. Принята к публикации 17.02.2021.

В июне 2017 г. в одном из карьеров, находящихся в бассейне Ладожского озера (Келколовские карьеры, Кировский район Ленинградской области), был выявлен факт вселения чужеродного вида дрейссены полиморфной. Проведены биологические исследования этой популяции и изучен микроэлементный состав створок моллюсков. Выявлено, что популяция относится к молодым и имеет высокий потенциал дальнейшего развития при благоприятствующих условиях среды. Одной из предпосылок вселения вида в данный водоём является высокая минерализация его воды, что обеспечивает оптимальный уровень необходимых элементов для построения известкового скелета большого количества особей. Основные хорологические типы, образуемые здесь дрейссеной – щётки и друзы, позволяющие максимально полно использовать пищевые ресурсы при ограниченном пространстве. Показано участие створок в аккумуляции и биозахоронении ряда микроэлементов.

Ключевые слова: дрейссена полиморфная, численность и биомасса, размерная структура, распределение, хорологические типы, микроэлементный состав створок.

Введение

Количество публикаций, посвящённых дрейссене полиморфной, превышает 3 тысячи [Stańczykowska, 1977; Антонов, 1983; Hebert et al., 1989; Neumann, Jenner 1992; Nalera, Schloesser 1993; Дрейссена..., 1994; Старобогатов, 1994; Шкорбатов и др., 1994; Claudi, Mackie, 1994; Каратаев, Бурлакова, 1995; Харченко, 1995; Karatayev et al., 1997; Бурлакова, 1998; Gollasch, Leppäkoski, 1999; Антонов, 2000; Протасов, Сеницына, 2000; Щербина, 2001; Minchin et al., 2002; Маврин и др., 2003; Телеш, 2004; Burlakova et al., 2006; Сергеева, 2008; Протасов, 2008; Щербина, 2008; Mackie, Claudi, 2010; Pollux et al., 2010; Van der Velde et al., 2010; Яковлева, Яковлев, 2011; Протасов, Силаева, 2012; Протасов, 2013; Ворошилова, 2015; Гусева, Науменко, 2015; Разлуцкий и др., 2015; Karatayev et al., 2015; Определитель..., 2016; Пряничникова, Цветков, 2018; и др.].

Дрейссениды относятся к двустворчатым моллюскам, обладающим высоким инвазион-

ным потенциалом. Попадая в пресноводные водоёмы и заселяя там твёрдые субстраты, дрейссениды могут размножаться в огромных количествах и за короткий период времени достигать биомассы в 10 раз большей, чем суммарная биомасса всех остальных видов беспозвоночных, что оказывает большое влияние на все части экосистем, особенно на бентосных животных. Агрегируясь в больших количествах, дрейссена полиморфная создаёт новые двух- и трёхмерные местообитания для разных организмов, а фекалии и псевдофекалии обеспечивают обильную пищу для детритофагов. Кроме того, ток воды, образующийся при фильтрационной активности моллюсков, улучшает кислородные условия для бентоса, вследствие чего в агрегациях формируются различные сообщества [Karatayev et al., 1997]. Моллюски выступают кормовым объектом для бентосоядных рыб и способствуют улучшению качества воды [Kotta et al., 1998; Johannsson et al., 2000; Щербина, 2008]. Однако, они могут являться про-

межуточными хозяевами или разносчиками патогенных для рыб паразитов, накапливать тяжёлые металлы в мягких тканях и передавать их по пищевым цепям [Jones et al., 1997; Мастицкий, 2009; Протасов, Силаева, 2012; Павлов, небесихина, 2013; Махлун, 2016]. Дрейссена может играть существенную роль в техноэкосистемах, где она выступает одним из основных компонентов перифитона, зачастую выступая в качестве доминанта. В разных элементах технологического оборудования дрейссена может создавать биопомехи. Её обрастания часто наблюдают на сваях и различных гидротехнических сооружениях – водотоках, трубах, проводящих воду к турбинам или предназначенных для технического и питьевого водоснабжения, защитных решётках и т. д. Всё это затрудняет проход воды и требует постоянной очистки от обрастаний этих сооружений. Местами дрейссены может сплошь и в несколько слоёв покрывать всякий подходящий субстрат; её количество здесь может достигать десятков или сотен тысяч экземпляров на 1 м², а вес – до 50 кг/м² [Протасов, Афанасьев, 1984; Протасов, 1994; Попов, 2002; Протасов и др., 2008; Протасов, Силаева, 2012; Marszewska, Cichy, 2018].

Дрейссена активно участвует в биогеохимических процессах. Органы моллюсков, в частности, наружный скелет – раковина – являются возможным накопителем различных химических элементов, в том числе микроэлементов [Павлов и др., 2008; Махлун, 2016]. Рассматривая процесс их накопления с точки зрения глобальных геохимических циклов, мы имеем дело с захоронением микроэлементов в донных отложениях в составе створок раковин, что относится к нециклическому типу миграции вещества [Остроумов, 2003]. Известно, что по многим элементам биоаккумуляция в створках происходит меньше, чем в тканях, однако с учётом высокой массы наружного скелета и различиях в способности удерживать химические элементы в своём составе гораздо более длительное время, створки могут играть более важную роль в геохимических циклах [Макаренко, Байчоров, 2013; Макаренко, Коваль, 2014; Махлун, 2016]. Тогда как тело моллюска при отмирании особи выносит элементы вновь в

окружающую среду в легкодоступной форме, створки дают вариант биозахоронения. С этой точки зрения створки моллюсков требуют более пристального внимания как объект устранения потенциально опасных веществ и химических элементов из воды. С этой стороны дрейссены изучена недостаточно, имеются лишь очень редкие данные по микроэлементному составу створок [Махлун, 2016]. В наших предыдущих работах подобные исследования проводились для широко распространённых в пресных водоёмах двустворчатых моллюсков семейства Unionidae [Дудакова, Светов, 2017]. Эти данные можно использовать для целей биоиндикации и учёта биозахоронения вредных элементов.

Палеонтологические находки дрейссениды связаны с Европой; первые из них отнесены к эстуариям древнего моря Тетис, отделявшего в то время Африку от Европы и Азии [Aksu et al., 2017]. Время происхождения вида *Dreissena polymorpha* относят к периоду, предшествовавшему последнему оледенению (миоцен-плиоцен): 10–11 миллионов лет назад [Karataev et al., 1997; Aksu et al., 2017]. Постгляциальное распределение дрейссены полиморфной до начала XIX в. было ограничено опреснёнными северными участками Каспийского, Чёрного и Азовского морей и низовий рек, впадающих в эти моря [Karataev et al., 1997].

С начала прошлого века дрейссена стала активно распространяться за пределы понто-каспийского региона по российским внутренним водоёмам и водотокам в северном, северо-восточном направлениях [Ворошилова, 2008; Ворошилова и Артамонова, 2008; Орлова, 2010; Поздеев, 2011; Истомина и др., 2012; Жукова, 2013; Михайлов, 2015], а также в центральную и восточную Европу, на юг Скандинавии, Британии, Ирландии и Северной Америки [Gollasch, Leppäkoski, 1999; Minchin et al., 2002; Vanderploeg et al., 2002]. В настоящее время дрейссена обитает во многих регионах Европы; её ареал доходит на западе до Португалии (р. Тежу). Самая северная находка этого вида отмечена в европейской части России в бассейне Северной Двины [Кучина, 1964; Махнович, 2018], восточная часть ареала в России доходит до р.

Урал [Паллас, 1773]. Существует несколько способов расселения дрейссены: естественное, с помощью планктонной личинки; перемещение вместе с другими биологическими видами (разнос птицами, снос макрофитов с прикрепленными особями моллюска) и вызванное деятельностью человека на акватории (перемещение водного транспорта, обрастание корпуса судна и балластные воды, создание искусственных водотоков, размещение рекреационного оборудования). Возможный занос в водоёмы Ленинградской обл. возможен с оз. Ильмень, где имеется развитая популяция моллюсков этого вида, и по р. Волхов, либо с Финского залива [Старобогатов, 1988; Orlova et al., 2006].

Ни в одной из имеющихся публикаций не упоминается присутствие натурализовавшихся популяций дрейссены полиморфной в пресноводных водоёмах и водотоках бассейна Ладожского оз. и в самом озере. Имеются указания на встречаемость велигеров дрейссены в Волховской губе Ладожского оз. [Науменко и др., 2000]. Последние, вероятно, заносятся с водами р. Волхов из оз. Ильмень, где присутствует устойчивая популяция *D. polymorpha* [Андреева, 2008]. В июне 2017 г. в одном из водоёмов Ленинградской обл. (Келколовские карьеры, Кировский район), относящемся к бассейну Ладожского оз., нами была обнаружена сформировавшаяся в нём популяция этого вида.

Успех инвазии дрейссенид определяют несколько факторов: гидродинамические особенности водоёма-реципиента, наличие субстратов для прикрепления, отсутствие толстого слоя илистых грунтов, температурные условия, кислородный режим в подлёдный период. Основными экологическими факторами, влияющими на жизненный цикл и развитие дрейссены, являются: физико-химические свойства воды (температура, рН, растворённый кислород, уровень кальция, солёность), обилие пищи и природных врагов. Наличие подходящих субстратов для прикрепления и скорость движения воды также относятся к этой группе факторов. Известно, что данный моллюск может заселять подходящие местообитания независимо от глубины (для пресноводных озёр и водохра-

нилищ диапазон глубин – от уреза воды до 15 м и более), интенсивности света или даже зимней температуры [Яковлева, Яковлев, 2011; Aksu et al, 2017]. Колонии быстро растут там, где есть кислород и твёрдые частицы пищи, а потоки воды не слишком быстры (не более 2 м/с). Их редко можно встретить в зонах с высокой волновой активностью, на таких участках они встречаются в основном в рефугиумах: щелях и промежутках между скоплениями обломков, создающих зоны с пониженными придонными движениями воды. Имеются данные, что помимо твёрдого, предпочитаемого ею субстрата, дрейссена может колонизировать заиленное песчаное дно, мягкое илистое и глинистое (при условии невысокой мощности мягкого осадка), используя твёрдые предметы на его поверхности (каменистые обломки, фрагменты растений, затонувшие деревья и ветки, створки нативных видов моллюсков, а впоследствии створки отмерших взрослых особей дрейссены) [Aksu et al., 2017].

Цель работы – изучить биологические особенности обнаруженной популяции инвазийного вида, оценить потенциал её развития и биохимическую роль в аккумуляции микроэлементов.

Материалы и методы

Место проведения исследований – Келколовские карьеры в Кировском районе Ленинградской обл. (59°47'49" с. ш., 31°0'42" в. д.), разрабатывающиеся с 1953 г. на Келколовской горе с целью добычи песка для кирпичного завода в посёлке Павлово-на-Неве. Средняя глубина 10–15 м, максимальная – 25. Первая находка *Dreissena polymorpha* была нами сделана 16.06.2017 г. Детальное изучение популяции проведено 03.10.2017 г. Наблюдения проводились на двух станциях в восточной части водоёма (рис. 1). Также осмотрены пляжи в юго-восточной части, где дрейссена отсутствовала. Диапазон обследованных глубин составил 0.2–4 м. Отмечены два типа биотопов: песчаный с пологим склоном, слабо заросший и песчаный с крутым склоном с сильно развитыми обрастаниями. Вблизи исследованных участков отмечалось интен-

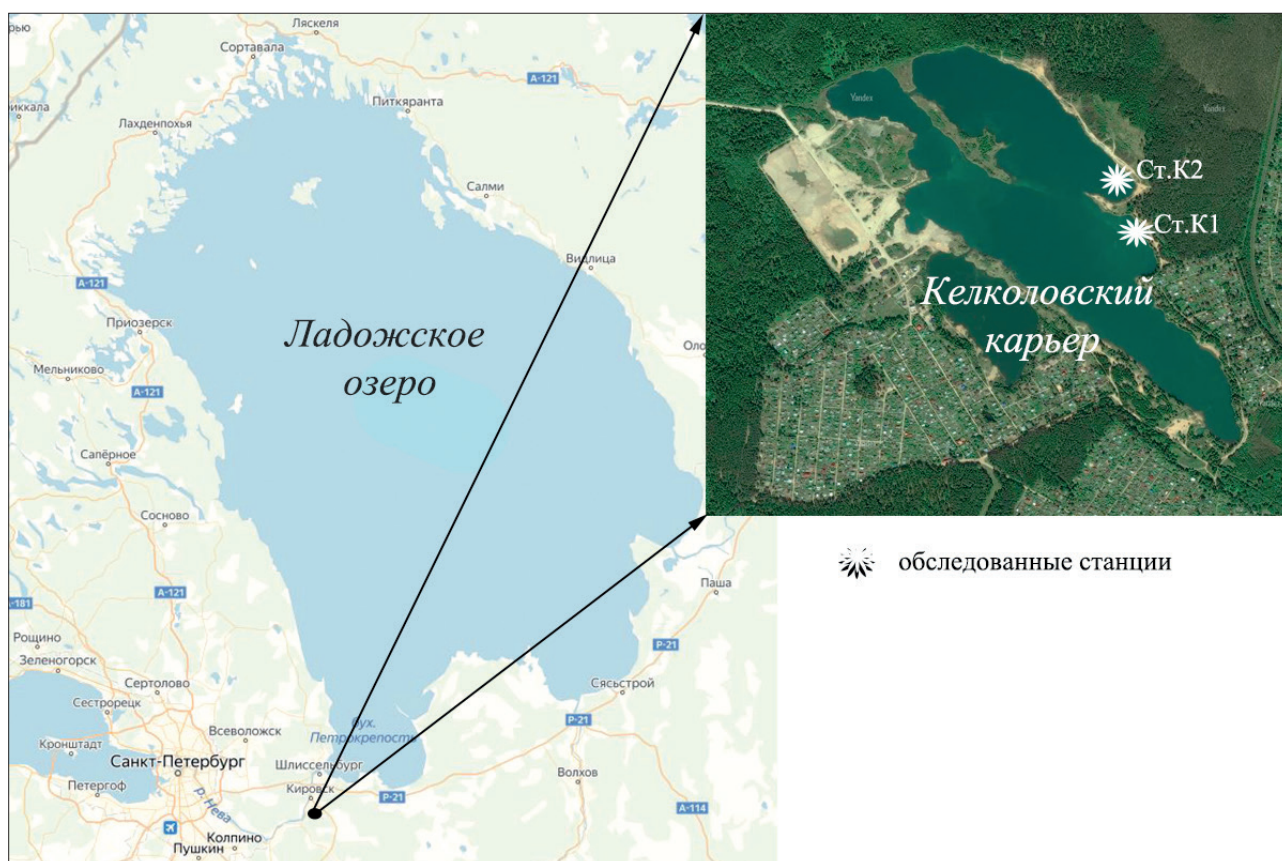


Рис. 1. Схема размещения Келколловских карьеров.

сивное развитие водорослевых обрастаний и макрофитов. Расчётная площадь карьеров (получена с помощью инструментов программы Google Earth) составила 0.69 км².

На первом этапе исследований для изучения структуры пространственного распределения агрегаций моллюсков и учёта их плотности использовался неинвазивный метод видеофиксации (с помощью камеры GoPro3). На втором этапе проводился ручной сбор моллюсков аквалангистом с помощью квадратной рамки со стороной 1 м; глубина отбора – 0.1–1.0 м. Извлечённые моллюски фиксировались 70%-м этиловым спиртом. Камеральные работы включали оценку численности и биомассы, проведение комплекса морфометрических измерений [Определитель..., 2016].

Изучение микроэлементного состава раковин выполнялось в Аналитическом центре Института геологии КарНЦ РАН (г. Петрозаводск) методом лазерного испарения LA-ICP-MS с использованием приставки лазерной абляции UP-266 Macro (New Wave research),

дополняющей квадрупольный масс-спектрометр X-SERIES 2 (Terhmo scientific). Система UP-266 Macro включает в себя учетверённый по частоте лазер Nd: YAG с длиной волны 266 нм, позволяющий проводить испарение с энергией в импульсе на уровне от 0.133 до 10 мДж. Скорость сканирования составляла 50 μm/sec, частота импульсов 10 Hz.

Аналитические исследования проводились на срезах раковин, в области их замковой части. До выполнения исследования осуществлялась ультразвуковая очистка препарированных поверхностей в дистиллированной воде в течение 3 минут. Размер области лазерного пробоотбора в экспериментах составлял 50 мкм (диаметр окружности). В каждой точке выполнялась серия из 3 повторяющихся прожигов, что незначительно увеличивало площадь кратера абляции и его глубину до уровня 25–40 мкм. Количественный анализ при LA-ICP-MS проводился по внешней калибровке (аттестованный силикатный стандарт – NIST 612) и на следующие элементы: Li, Be, Sc, Ti, V, Cr, Mn, Co, Ni, Cu,

Zn, Rb, Sr, Y, Zr, Nb, Mo, Sn, Sb, Cs, Ba, La, Ce, Ta, Pb и U. Итого изучалось 29 элементов. В обсуждении использовались средние значения для каждой точки (среднее по трём промерам). Общая база данных сформирована на основании изучения 4 раковин дрейссены старших возрастов (размеры 16.0, 18.0, 20.4 и 24 мм) живых на момент сбора особей. Для сравнения использовались материалы по изучению микроэлементного состава 16 раковин двустворчатых моллюсков семейства Unionidae возрастом от 3 до 10 лет из разных частей Ладожского озера. Суммарное количество замеров – 149 (из них дрейссена – 8 замеров).

Результаты

По результатам проведённых работ показано, что в октябре 2017 г. численность (N) и биомасса (B) были невысокими и варьировали на разных биотопах от 120 до 740 экз./м², и от 25.0 до 173.8 г/м². Средняя масса одного моллюска исследованной популяции составляла 0.232 г (диапазон от 0.002 до 2.880 г), средняя длина 12.19±0.14 мм (размеры изменялись от 1 до 28 мм).

На исследованных типах субстратов Келколовского карьера по численности доминировали два размерных класса дрейссены: 5.1–10.0 и 10.1–15.0, по биомассе – размерные классы 10.1–15.0, 15.1–20.0 и 20.1–25.0 (таблица 1). На пологих участках на песке плот-

ность поселений была ниже, чем на склонах, и преобладание мелкоразмерных классов, представленных молодыми особями, было выражено сильнее. Максимальная плотность скоплений дрейссены отмечена для поверхностей с высоким уклоном, близким к вертикальному. Доля молодых моллюсков-сеголетков (размером до 5 мм включительно) была невысокой (не более 20%), а на одной станции (K2б) они отсутствовали.

Отмеченные агрегации дрейссены Келколовских карьеров, согласно классификации А.А Протасова [2008], относятся к двум хорологическим типам: щёткам и друзам; кроме того на песках встречались одиночные особи.

Валовые содержания исследованных химических элементов в створках представлены в таблице 2.

Проведено сопоставление содержания тех же элементов в створках дрейссены из Келколовских карьеров с составом раковин устриц *Unio pictorum* и *Anadonta cygnea*, исследованных нами ранее в Ладожском оз. [Дудакова, Светов, 2017] (рис. 2).

В исследованных створках дрейссены отмечено превышение концентрации по сравнению с устрицами Ладожского оз. по цинку, молибдену и сурьме, относящихся к классам высокоопасных и умеренно опасных, а также элементам бария и олову (в 4.5, 4.4, 3.2 и 2.6 раз выше). Тогда как концентрации свинца (из класса высокоопасных), кобальта, никеля,

Таблица 1. Структура популяции дрейссены Келколовских карьеров на разных биотопах, % от N_{общ} и B_{общ}

Тип биотопа	N _{общ.} , экз./м ² B _{общ.} , г/м ²	Размерные классы, мм					
		0.0–5.0	5.1–10.0	10.1–15.0	15.1–20.0	20.1–25.0	25.1–30.0
Пологий песчаный пляж с фито-псаммомом (ст. K1a)	209 25.0	20.2 0.1	38.8 1.4	25.4 34.3	9.0 20.8	5.2 31.1	1.5 12.4
Пологий песчаный пляж с растительным детритом (ст. K1б)	239 35.0	5.0 0.3	64.9 26.1	18.4 25.0	9.6 34.0	2.1 14.6	0.0 0.0
Крутой песчаный склон у зарослей макрофитов (ст. K2a)	739 173.8	12.7 0.6	32.5 12.4	34.0 53.7	16.6 2.0	4.1 29.8	0.1 1.4
Крутой песчаный склон с фито-перифитомом (ст. K2б)	120 42.4	0.0 0.0	2.5 0.8	51.9 51.1	17.1 27.9	3.2 9.9	1.3 10.3
Среднее	327 69.1	9.5 0.3	34.7 10.2	32.4 41.0	13.0 21.2	3.7 21.4	0.7 6.0

Таблица 2. Валовые содержания микроэлементов в створках дрейссены полиморфной Келколовских карьеров, мг/кг ($n_{cp} \pm m$)

Элемент	Концентрация	Элемент	Концентрация	Элемент	Концентрация
Li	35.1±2.3	Ni	30.8±3.7	In	1.3±0.4
Mg	56.7±10.3	Cu	25.0±2.1	Sn	7.2±1.8
K	765.9±10.8	Zn	61.6±33.3	Sb	0.7±0.7
Sc	32.0±1.1	Rb	10.6±2.5	Ba	989.2±276.2
Ti	129.6±26.2	Sr	4249.1±955.7	La	1.1±0.7
V	43.7±1.8	Y	3.1±1.5	Ce	3.8±3.3
Cr	35.4±2.2	Zr	7.4±3.3	Pb	1.5±0.7
Mn	38.9±1.7	Nb	1.4±0.9	Bi	0.3±0.3
Fe	134.1±12.8	Mo	11.5±3.4	U	0.1±0.1
Co	7.7±1.1	Ag	0.5±0.4		

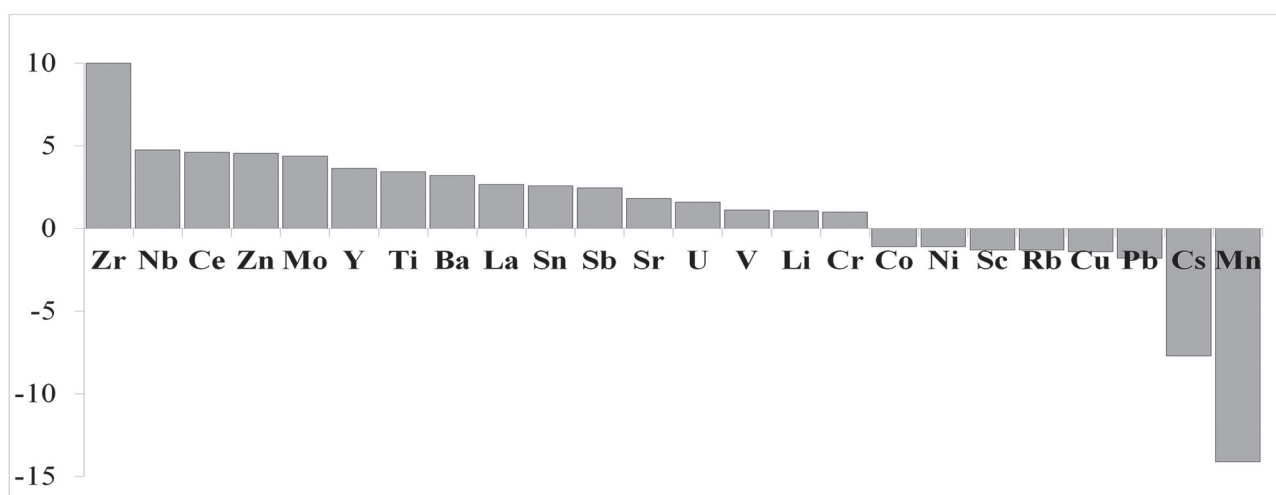


Рис. 2. Различия элементного состава створок дрейссены из Келколовского карьера и створок унионид из Ладожского озера (шкала Y – отношение концентраций элементов; >1 – концентрация элемента в створках дрейссены выше, чем для унионид; <0 – концентрация элемента в створках унионид выше, чем для дрейссены).

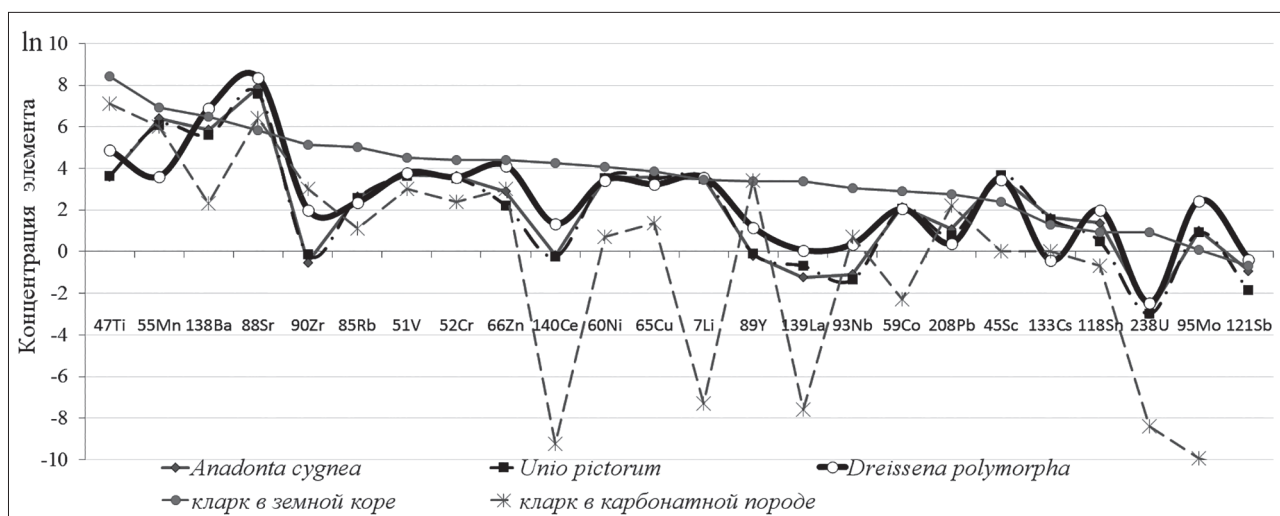


Рис. 3. Сравнение микроэлементного состава створок моллюсков разных видов с кларковыми содержаниями (кларки элементов верхней части земной коры – по: [Виноградов, 1962]; кларки карбонатных пород – по: [Скляров и др., 2001]).

меди (из класса умеренно опасных) и марганца у дрейссен было меньше, чем у унионид. Однако, большинство микроэлементов из исследованных, кроме Mo, Sc и Sn, оказались по содержанию ниже кларковых концентраций (рис. 3) и концентраций в донных грунтах, где элементный состав гораздо ближе к кларковому по сравнению с раковинами моллюсков. Отмечено повышенное содержание стронция и бария в створках дрейссены, что связано с карбонатной структурой створок и способностью этих двух элементов изоморфно замещать кальций. Аналогичное явление было отмечено для Ладожских перловиц и беззубок [Дудакова, Светов, 2017].

Резко выраженное достоверное отличие проявилось только по двум элементам: Mo и Mn. Отмечено высокое накопление молибдена в створках дрейссен и пониженное содержание марганца по сравнению с унионидами из Ладожского оз., а также по сравнению с кларками элементов верхней части земной коры и с кларковым содержанием в карбонатных породах.

Обсуждение

Согласно А.А. Протасову [1994], разнообразие распределения размерных групп дрейссены в сообществах сводится к четырём типам: I. «ювенильные» сообщества, характеризующиеся преобладанием малых размерных групп; II. тип с преобладанием крупных особей (в этих сообществах дрейссена представлена отдельными взрослыми моллюсками, небольшими друзьями, скоплениями типа пятен, которые в целом не создают сложной пространственной структуры), т. н. сообщества «неагрегированного доминанта»; III. тип с нормальным распределением (плотные поселения типа щёток, друз на щётках), куда относятся сообщества «первичной и вторичной агрегированности доминанта»; и IV. тип с двухвершинным распределением, при котором представлено несколько субдоминантных размерных классов. Для дрейссены Келколовских карьеров наиболее высока была доля моллюсков третьего размерного класса (10–15 мм); в качестве субдоминанта выступал пятый класс (20–25 мм), дававший второй

пик в структуре биомассы. Такое распределение размерных групп дрейссены исследованной популяции указывает на наличие предшественников нескольких поколений: сеголеток и особей предыдущего года. Исследованные поселения дрейссены Келколовских карьеров можно отнести к IV типу по признаку распределения размерных групп.

Дрейссена образовала на Келколовских карьерах новый для данного водоёма тип биотопов (помимо существовавшей ранее открытой и зарослевой песчаной литорали) – твёрдые отвесные стенки из агрегаций (щёток и друз) отмерших и живых моллюсков, использующих в качестве субстрата крутые песчаные склоны.

Интерес представляют пространственные особенности размещения её агрегаций. Моллюски пространственно ассоциируются в спиралевидные образования, образуя друзы. Внутри друзы особи располагаются в несколько слоев. В центральной части моллюски несколько возвышены над грунтом и прикреплены нитями биссуса к створкам соседних моллюсков; у периферийных особей имеется непосредственный контакт с грунтом. Это сложное пространственное образование описывается как трёхмерная спираль [Лезин, 2009]. В отличие от многоярусных друз, в щётках все моллюски расположены в один слой и непосредственно контактируют с субстратом. Оба типа агрегаций представляют собой удобный способ использования пространства и его ресурсов максимально большим количеством особей. Этот аспект даёт конкурентное преимущество перед нативными видами унионид, которые по большей части не образуют агрегаций. Имеются лишь редкие исключения, когда униониды объединяются в щётки, как, например, наблюдавшиеся нами *Unio pictorum* из зал. Импилахти Ладожского оз. [Дудакова, Беляков, 2014].

На устойчивое развитие популяции дрейссены может оказывать влияние целый комплекс факторов. Такие условия, как отсутствие сильной гидродинамической активности, наличие субстрата в виде плотного песка, каменистых обломков, затопленных веток, стволов, сформировавшиеся в Келко-

ловских карьерах, достаточно благоприятны для развития популяции этого вида. Известно, что расселение дрейссен в пресные водоёмы лимитируется содержанием кальция в воде [Мартемьянов, 2013]. Проведённый анализ удельной электропроводности (УЭП) воды карьера указывает на достаточно высокий уровень минерализации по сравнению с более низко минерализованными близлежащими водоёмами бассейна Ладожского оз., а также водами самого Ладожского оз. УЭП вод Келколовских карьеров достигала $348 \text{ мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$, рН – 7.54. В Ладожском оз. максимальная минерализация отмечается для водной массы, сформированной водами р. Волхов, величина УЭП здесь составляет $105 \text{ мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$ (Волховская губа) [Ладога, 2013], что в 3.3 раза ниже, чем для Келколовских карьеров. Высокая степень минерализации, вероятно, является одним из ключевых факторов для формирования развитой популяции дрейссены, требующей необходимых элементов, в первую очередь кальция для построения карбонатных скелетов. Униониды Ладожского оз. имеют менее плотное размещение; как правило, особи размещены равномерно или случайно, что представляется частью стратегии по рациональному использованию дефицитного ресурса – кальция – в низкоминерализованных водах. Он и является ограничителем развития популяции с точки зрения влияния химического фона при условии наличия достаточного количества ресурсов.

В аспекте фильтрации воды отдельные особи дрейссены уступают унионидам, однако при этом биоаккумуляция некоторых веществ у дрейссены происходит более эффективно. Известно, что скорость фильтрации воды представителя семейства Unionidae *Unio pictorum* составляет порядка 86 мл/ч на 1 г живого веса, или, в среднем, 36 л в сутки [Алимов, 1981; Шаплыгина, 2013], тогда как для *Dreissena polymorpha* она составляет до 35 мл/ч на 1 г, или порядка 1 л в сутки [Stańczykowska, 1968; Пряничникова, Цветков, 2018]. Фильтрационная активность молодой популяции дрейссены из Келколовских карьеров (при рассмотрении соотношения между расчётными показателями фильтра-

ции на 1 м^2 при средних показателях биомассы моллюсков) оказалась в 5.5 раз ниже по сравнению с перловицами из зал. Импилахти Ладожского оз. Следует учитывать, что при фильтрации в организм моллюсков совокупно попадают растворённые химические соединения, а также потребляемые в качестве пищи живые организмы (планктонные водоросли, бактерии) и детрит. Каждый из этих компонентов, может являться источником различных элементов, в частности тяжёлых металлов. Согласно нашим данным, Zn, Mo, Sb, Ba и Sn накапливаются, эффективнее в створках дрейссены, тогда как Pb, Co, Ni, Cu и Mn – у унионид. Интересно отметить, что, по данным для мягких тканей, содержание таких металлов как Zn, Cu, Cd и Pb выше в теле дрейссены по сравнению с *U. pictorum* и *A. cygnea* [Соловых и др., 2009]. Накопленные створками элементы изымаются из биохимического оборота на десятки лет: учитывая скорость разложения раковин, A. Stańczykowska [1984] даёт значение в 20 лет, а в случае захоронения раковин в донных осадках элементы могут полностью изыматься из современных биохимических циклов. Наиболее выраженное концентрирование химических элементов в створках дрейссены из изученной популяции наблюдается по молибдену. С учётом современной максимальной плотности дрейссены и полученной средней концентрации Mo величина захороненного в створках элемента составит до 1 мг с 1 м^2 субстрата, заселённого моллюском.

Заключение

Таким образом, анализ характеристик популяции дрейссены из Келколовских карьеров позволяет отметить наличие относительно недавно прошедшей инвазии. Дрейссена является важным звеном биохимических процессов и способна накапливать и выводить некоторые потенциально опасные своей токсичностью элементы, что наиболее явно проявляется для молибдена. В исследованных створках дрейссен отмечено превышение концентрации по сравнению с унионидами Ладожского оз. по элементам Zn, Mo, Sb, относящимся к классам высокоопасных и

умеренно опасных, а также элементам бария и олову.

Близость водоёма, где наблюдается инвазивный вид, к Ладожскому оз. создаёт вероятность вселения дрейссены в последнее. В связи с этим, требуется наблюдение за дальнейшим её развитием в Келколловских карьерах и в ближайших с ними водоёмах и водотоках, а также возможным расселением в бассейне Ладожского оз.

Благодарности

Приносим благодарность Н.В. Игнатьевой, заведующей лаб. гидрохимии ИНОЗ РАН, за определение электропроводности и рН воды Келколловских карьеров, М.О. Дудакову, инженеру лаб. комплексных проблем лимнологии ИНОЗ РАН, за дайверские работы, видеосъёмку и отбор проб и В.М. Анохину, в. н. с. лаб. географии и гидрологии ИНОЗ РАН, за помощь в проведении работ.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2019-0001 «Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоемов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов», а также государственного задания ИГ КарНЦ РАН по теме АААА-А18-118020690231-1 «Эволюция окружающей среды в антропогене, геохимические аспекты динамики современных ландшафтов и прогнозирование экологических рисков на территории Юго-Восточной Фенноскандии».

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

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.

Андреева Е.А. *Dreissena polymorpha* Pallas озера Ильмень // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 55–57.

Антонов П.И. Изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* (Pallas) в различных участках её ареала // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука, 1983. № 7. С. 64–67.

Антонов П.И. Особенности формирования и динамика популяции моллюска *Dreissena* в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2000. Т. 2. С. 268–272.

Бурлакова Л.Е. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) и его роль в структуре и функционировании водных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, Беларусь. 1998. 22 с.

Виноградов А.П. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555–571.

Ворошилова И.С. Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2008. 160 с.

Ворошилова И.С. Морфологическая и генетическая идентификация пресноводных дрейссенид: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *D. rostriformis bugensis* Andrusov, 1897 (Dreissenidae, Bivalvia) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 42–52.

Ворошилова И.С., Артамонова В.С. Пути расселения *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в северо-восточной части ареала // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 65–67.

Гусева Д.О., Науменко Е.Н. Многолетняя динамика численности планктонных личинок дрейссены *Dreissena polymorpha* в Куршском заливе Балтийского моря // Актуальные проблемы планктонологии. Тезисы докладов II Международной конференции с таксономическим тренингом для молодых учёных. Светлогорск, 2015. С. 42–43.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.

Дудакова Д.С., Беляков В.П. Развитие популяций крупных двустворчатых моллюсков и особенности их распределения как реакция на изменение природных и антропогенных факторов в озёрах // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Современные методы исследования состояния поверхностных вод в условиях антропогенной нагрузки. Мат-лы V Всерос. конф. по водной экотоксикологии. Борок: ООО «Филигрань», 2014. С. 62–65.

Дудакова Д.С., Светов С.А. Исследование микроэлементного состава раковин пресноводных моллюсков Ладожского озера с помощью LA-ICP-MS метода // Вода. Химия и экология. 2017. № 11–12. С. 146–153.

- Жукова Т.В. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озёр (обзор) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 55–59.
- Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 107–108.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Роль дрейссены в озёрных экосистемах // Экология. 1995. № 3. С. 232–236.
- Кучина Е.С. К вопросу распространения моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в р. Северной Двине // В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л.: Наука, 1964. С. 31–37.
- Ладога / Ред.: В.А. Румянцев, С.А. Кондратьев. СПб.: Нестор-История, 2013. 468 с.
- Лезин П.А. Особенности агрегативного поведения и пространственная организация друз беломорской мидии *Mytilus edulis* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 10 с.
- Маврин А.С., Курбатова С.А., Стрельникова А.П. Изменение характера трофических связей в проточных мезокосмах под влиянием моллюска *Dreissena polymorpha* // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Тез. докл. Борок, 2003. С. 76–80.
- Макаренко Т.В., Байчоров В.М. Содержание тяжёлых металлов в раковинах и мягких тканях моллюсков водоёмов Гомеля и прилегающих территорий // Гидробиологический журнал. 2013 Т. 49. № 6. С. 56–64.
- Макаренко Т.В., Коваль Ю.В. Тяжёлые металлы в мягких тканях и раковинах пресноводных моллюсков разных классов // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: Сб. тр. конф. Владикавказ, 2014. С. 129–132.
- Мартемьянов В.И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в пресных водоёмах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 80–83.
- Мастицкий С.Э. О роли моллюска-вселенца *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в распространении трематодозов рыб в Беларуси // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. 2009. № 25. С. 183–189.
- Махлун А.В. Особенности микроэлементного состава кормовых бентосных организмов промысловых рыб // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2016. № 3. С. 115–121.
- Махнович Н.М. Характеристика популяции *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в устьевой области реки Северная Двина // Проблемы региональной экологии. 2018. № 2. С. 68–72.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках среднего и нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Науменко М.А., Авинский В.А., Барбашова М.А., Гузи-ватый В.В., Каретников С.Г. и др. Современное экологическое состояние Волховской губы Ладожского озера // Экологическая химия. Т. 9, вып. 2. 2000. С. 90–105
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. СПб., 2010. 48 с.
- Остроумов С.А. Гидробионты как фактор регуляции потоков вещества и миграции элементов в водных экосистемах // Известия Самарского научного центра РАН, 2003. Т. 5. № 2. С. 249–255.
- Павлов Д.Ф., Небесихина Н.А. Химический состав тканей дрейссенид водохранилищ Пролетарского каскада (Ростовская область) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 83–84.
- Павлов Д.Ф., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г. Накопление некоторых тяжёлых металлов *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* Рыбинского водохранилища и вопрос об их роли в самоочищении водоёмов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 105–110.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорская Академия наук, 1773. 786 с.
- Поздеев И.В. Границы ареала *Dreissena polymorpha* (Pallas) в бассейне реки Камы // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 106–109.
- Попов А.В. Биомелиорация водоёма-охладителя с целью предотвращения чрезвычайных ситуаций в работе системы водоснабжения атомной станции // Дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 187 с.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка, 1994. 307 с.
- Протасов А.А. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 9–23.
- Протасов А.А. О роли дрейссенид в гидроэкосистемах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 36–48
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоёме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 282–287.
- Протасов А.А., Панасенко Г.А., Бабарига С.П. Биологические помехи в эксплуатации энергетических станций, их типизация и основные гидробиологические принципы ограничения // Гидробиологический журнал. 2008. Т. 44. № 5 С. 36–54.

- Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС / Ин-т гидробиологии НАН Украины. Киев, 2012. 274 с.
- Протасов А.А., Сеницына О.О. Биотопическая изменчивость и феногеография *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Экология. 2000. № 6. С. 449–455.
- Пряничникова Е.Г., Цветков А.И. Основные характеристики популяции *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в озере Плещеево // Трансформация экосистем. 2018. 1 (2). С. 73–80.
- Разлуцкий В.И., Сысова Е.А., Бусева Ж.Ф., Фенёва И.Ю. Сравнение экологического статуса и качества воды озёр, заселённых и незаселённых *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 75–93.
- Сергеева И.С. Фенотипическое разнообразие *Dreissena polymorpha* (Pallas) в северо-восточной части ареала // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 53–60.
- Скляр Е.В., Гладкочуб Д.П., Донская Т.В., Иванов А.В., Летникова Е.Ф., Миронов А.Г., Сизых А.И. Интерпретация геохимических данных. М.: Интернет-Инжиниринг, 2001. 288 с.
- Соловых Г.Н., Минакова В.В., Карнаухова И.В., Павловская В.В. Сравнительное исследование аккумуляции тяжёлых металлов двустворчатыми моллюсками семейств Unionidae и Dreissenidae // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 348–350.
- Старобогатов Я.И. Раки и моллюски. Л.: Лениздат, 1988. 147 с.
- Старобогатов Я.И. Биологическое разнообразие моллюсков континентальных водоёмов и состояние его изученности в Российской Федерации и соседних независимых государствах // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 60–65.
- Телеш И.В. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 268–274.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиологический журнал. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–21.
- Шаплыгина Ю.Н. Роль пресноводных моллюсков в самоочищении воды дельты реки Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2013. 24 с.
- Шкорбатов Г.Л., Карпеевич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // В кн.: Дрейссена: *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 67–107.
- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биология внутренних вод. 2001. № 1. С. 63–70.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биология внутренних вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 3. С. 105–118.
- Aksu S., Yildiz D., Güngör P.A. The Zebra Mussel in Turkey. Report №7. Ankara, Turkey: Hydropolitics Association, 2017. 40 p.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. Vol. 571. P. 133–146.
- Claudi R., Mackie G. Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publishers, CRC Press. 1994. 227 pp.
- Gollasch S., Leppäkoski E. (eds.) Initial risk assessment of alien species in nordic coastal waters. Nordic Council of Ministers, Copenhagen. 1999. 244 pp.
- Hebert P.D.N., Mancaster B.W., Mackie G.L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas) a new mollusc in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. P. 1587–1591.
- Johannsson O.E., Dermott R., Graham D.M., Dahl J.A., Millard E.S., Myles D.D., LeBlanc J. Benthic and pelagic secondary production in Lake Erie after the invasion of *Dreissena* spp. with implications for fish production // J. Great Lakes Res. 2000. Vol. 26. P. 31–54.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. 1997. Vol. 78. P. 1946–1957.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // Journal of Shellfish Research. 1997. Vol. 16. No. 1. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts // Hydrobiologia. 2015. Vol. 746. No. 1. P. 97–112.
- Kotta J., Orav H., Kotta I. Distribution and filtration activity of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in the Gulf of Riga and the Gulf of Finland // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Vol. 47. No. 1. 1998. P. 32–41.
- Mackie G.L., Claudi R. Monitoring and control of macrofouling mollusks in fresh water system. CRC Press, 2010. 508 pp.
- Marszewska A., Cichy A. Infestation of unionids native to Poland by *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in the littoral zone of two lowland lakes // Folia Malacol. 2018. Vol. 26. No. 3 P. 177–182.
- Minchin D., Lucy F., Sullivan M. Zebra mussel: Impacts and spread // In: Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic publishers, 2002. P. 135–146.
- Nalepa T.F., Schloesser D.W. (eds.) Zebra mussels biology, impacts and control // Boca Raton, London, New York: Lewis Publishers, 1993. 810 pp.
- Neumann D., Jenner H.A. The zebra mussel *Dreissena polymorpha*: ecology, biological monitoring and first

- applications in the water quality management. Stuttgart: Gustav Fisher, 1992. 262 pp.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of non-indigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60. P. 98–105.
- Pollux B.J.A., Van der Velde G., Bij de Vaate A. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations // In: The zebra mussel in Europe. Chapter 4. Leiden: Backhuys Publishers; Weikersheim: Margraf Publishers, 2010. P. 45–58.
- Stańczykowska A. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes // Pol Arch Hydrobiol. 1977. Vol. 24. P. 461–530.
- Stańczykowska A. The filtration capacity of populations of *Dreissena polymorpha* Pall. in different lakes as a factor affecting circulation of matter in the lake // Ekologia Polska. 1968. No. 14. P. 265–270.
- Stańczykowska A. Role of bivalves in the phosphorus and nitrogen budget in lakes // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Verhandlungen. 1984. Vol. 22. No. 2. P. 982–985.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Bij de Vaate A. The Zebra Mussel in Europe. Weikersheim: Backhuys Publishers, Leiden: Margraf Publishers, 2010. 489 pp.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J., Mills E.L., Holeck K.T., Liebig J.R., Grigorovich I.A., Ojaveer H. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes // Can J Fish Aquat Sci. 2002. Vol. 59. P. 1209–1228.

INVASION OF ZEBRA MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) IN THE BASIN OF LADOGA LAKE AND THE BIOCHEMICAL ROLE OF THE INVADER

© 2021 Dudakova D.S.^{a,*}, Svetov S.A.^{B,**}

^a Institute of limnology of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg 196105, Russia;

^b Institute of geology KarSC of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Russia;

e-mail: *judina-d@yandex.ru,**doc_svs@mail.ru

In June 2017 in one of the career in the basin of Lake Ladoga (Kakolowski career, Kirovskiy district, Leningrad oblast), a stable population of *Dreissena polymorpha* was found. The biological observation and study of microelement composition of the shells of *Dreissena p.* were conducted. It was revealed that the population referred to young one with high potential for further development under favorable environmental conditions. The latter is expressed by the relatively high mineralization of the water reservoir, which provides the optimal level of necessary elements for the construction of the calcareous skeleton of a large number of individuals. The main chorological types formed here were dreissen-brushes and druses, allowing the fullest use of resources in a limited space. The participation of shells in the accumulation and bio-burial of a number of trace elements is shown.

Key words: Zebra mussel, abundance and biomass, size structure, distribution, chorological types, the trace element composition of the shells.

ЭКСПАНСИЯ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2020 Живоглядова Л.А.^{а,*}, Ревков Н.К.^{б,**}, Фроленко Л.Н.^{а,***},
Афанасьев Д.Ф.^{а,****}

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

^б Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», Севастополь 299011, Россия

e-mail: *l.zhivoglyadova@mail.ru, **nrevkov@yandex.ru; ***gidrobiont.az@yandex.ru, **** dafanas@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2020. После доработки 14.11.2020. Принята к публикации 02.02.2021

Более 30 лет продолжается освоение Азовского моря азиатским моллюском *Anadara kagoshimensis*. Исследование этой экспансии основано на материалах дночерпательных съёмов, выполненных в Азовском море в 1989–2018 гг. Процесс расселения моллюска рассматривается по изменениям ареала, показателей обилия (удельные численность, биомасса, общий запас) и структуры популяции. Выделены и обсуждаются основные этапы инвазионного процесса. Оценивается влияние различных факторов среды на распространение и количественные показатели развития популяции моллюска. Показано, что ключевым фактором, определяющим его экспансию в Азовском море, является солёность.

Ключевые слова: Bivalvia, Arcidae, вид-вселенец, ареал, биологическая инвазия.

Введение

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) – двустворчатый моллюск, описанный по фоссилиям из окрестностей Токио [Tokunaga, 1906]. Видовое название анадара (ориг. *Arca kagoshimensis*) получила по месту обнаружения живых экземпляров (префектура Кагосима, Япония). Нативный ареал моллюска находится в умеренных широтах северной части Тихого океана [Zentos et al., 2010].

Анадара кагосимская – эврибионтный вид [Ревков, Щербань, 2017]. Её естественные поселения могут располагаться в широких границах изменения солёности (от нормальной океанической 32–35‰ в районе Индо-Пацифики – до малосолёных вод 10–12‰ Азовского моря). Относясь к тепловодным формам моллюсков [Лутаенко, 1999], она формирует устойчивые поселения в относительно «суровых» условиях межсезонных изменений температуры вод Азовского моря (от минимальных, близких к 0 °С в зимний период до 25–26 °С в период летнего прогрева вод). Анадара легко переносит гипоксические и аноксические условия благодаря наличию гемоглобина и высокоэффективного анаэробного ферментативного

комплекса [Андреев и др., 2009; Солдатов и др., 2010].

Эти особенности позволяют моллюску осваивать разные типы биотопов, включая лагуны и эстуарии. С конца 1960-х гг. вид активно расширяет границы ареала за счёт освоения внутренних морей Евразии – Средиземного (с центром инвазии в Адриатическом море [Ghisotti, 1973]), Чёрного [Киселёва, 1992] и Азовского [Чихачёв и др., 1994]. В бассейне Средиземного моря *A. kagoshimensis* (под именем *A. inaequivalvis*) отнесена к локально инвазивной группе видов [Gofas, Zenetos, 2003]. С 2006 г. она входит в группу наиболее опасных инвазивных видов (100 ‘worst invasives’) Средиземного моря [Streftaris, Zenetos, 2006], а с 2018 г. – включена в аналогичную группу (ТОП – 100) самых опасных инвазивных видов России [Солдатов и др., 2018].

Впервые *A. kagoshimensis* была обнаружена в Азовском море на северном участке Казантипского залива в 1989 г. [Чихачёв и др., 1994]. Произошло это через 21 год после её первой регистрации в бассейне Чёрного моря в 1968 г. [Киселёва, 1992]; и явилось результатом последовательного освоения данным видом в 1980-е гг. акваторий кавказского участ-

ка черноморского шельфа [Ревков, 2016] и связывающего Чёрное и Азовское моря Керченского пролива [Иванов, Синегуб, 2008].

К 1992 г. в Казантипском заливе анадара формирует собственный биоценоз, который в 1997 г. уже широко распространён в южной части моря от Керченского пролива до Арабатского залива [Фроленко, Двинянинова, 1998]. В 1999 г. северная граница ареала проходит по косе Федотова, на востоке – по Темрюкскому заливу [Фроленко и др., 2000], к 2006 г. первая достигла косы Обиточной, вторая – Железинской банки [Фомичёва, Фроленко, 2007]. В 2012 г. вид проникает в устьевую часть Таганрогского залива, а в 2014 г. обнаружен и в его восточной части [Фроленко, Мальцева, 2017]. Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют об освоении анадарой к 2014 г. почти всего бассейна Азовского моря, включая Таганрогский залив.

Цель настоящей работы – выделить основные этапы инвазии *A. kagoshimensis* в Азовском море и оценить роль основных факторов среды, отвечающих за динамику инвазионного процесса.

Материал и методика

Работа основана на материалах комплексных гидробиологических съёмок Азовского моря, выполненных Азово-Черноморским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») в период с 1989 по 2018 г., и дополнена материалами ФИЦ «ИНБИОМ», собранными в 2016, 2017 гг. в юго-западной части моря.

Стандартная схема станций отбора бентосных проб представлена на рисунке 1. В ходе съёмки АЧФ ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») выполнялось от 27 до 98 станций, за год – до 246 (3–4 съёмки в год). Весенние съёмки проводились в апреле, летние – в июле (основная) и в августе (дополнительная), осенние – в октябре. Сетка станций, как правило, равномерно охватывала все районы моря за исключением 2015–2018 гг., когда частично недоступным для исследований оказался северный район. Съёмка ФИЦ «ИНБИОМ» включала 4 станции. В 2016 г. съёмки проводили в апреле, июне и октябре, в 2017 г. – в июле и декабре.

Ввиду работы с борта судов район исследований по периметру моря был ограничен изобатой 2.8 м. В качестве орудия отбора проб

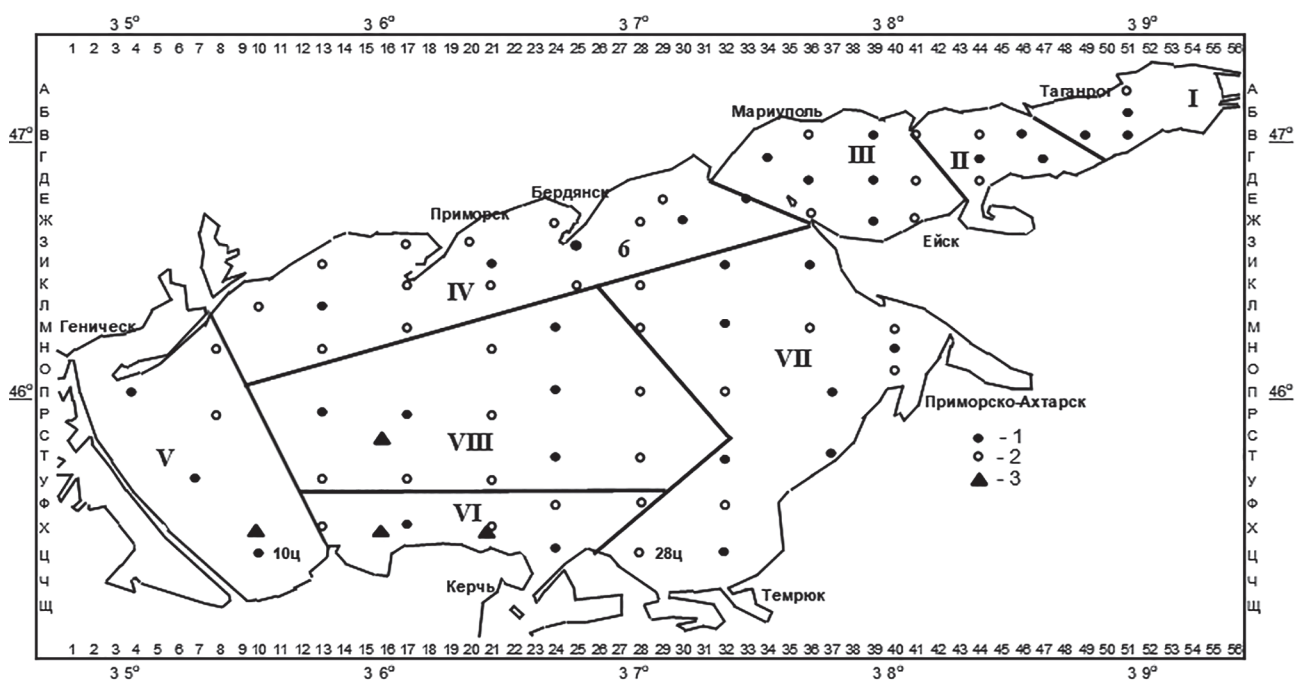


Рис. 1. Схема станций съёмок в Азовском море: 1 – комплексные станции Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО», 2 – бентосные станции Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО», 3 – бентосные станции ФИЦ «ИНБИОМ». Районы: Таганрогский залив (I – Восточный, II – Центральный, III – Западный); Собственно море (IV – Северный, V – Западный, VI – Южный, VII – Восточный, VIII – Центральный).

бентоса использовали дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0.1 м². На каждой станции отбирали по две дночерпательные пробы. Всего в настоящей работе проанализировано 5911 проб.

Материал обрабатывали согласно методическим рекомендациям [Методы..., 2005]. Первичную обработку проб осуществляли на борту судна. Промывку бентоса вели через сита с диаметром ячеек фильтрации 5 мм (верхнее сито) и 0.3 мм (газ № 23, нижнее сито). После промывки содержимое верхнего и нижнего сит фиксировали 4%-м нейтрализованным формалином (до 2014 г.) или 75%-м этиловым спиртом (2015–2018 гг.). Камеральную обработку проб проводили под биноклярным увеличением. Размерные ряды моллюсков строили с шагом в 1 мм; их взвешивали без удаления мантийной жидкости с точностью до 1 мг.

При анализе популяционной структуры вида использованы следующие количественные показатели: площадь ареала (тыс. км²), удельная численность (экз./м²), удельная биомасса (г/м²), общий запас (млн т).

Построение карт распределения численности и биомассы моллюска выполнено в геоинформационном пакете Surfer 15. Оценку ареала проводили по картам распределения биомассы; пороговая величина, определяющая границу ареала, принята равной 0.1 г/м². Удельная численность и биомассу внутри ареала рассчитывали как средние арифметические без учёта станций с нулевыми значениями. Запас анадары для каждого из районов находили как произведение средней по району биомассы (с учётом станций с нулевыми значениями биомассы) и площади района. Общий запас по морю считали как сумму запасов по всем районам.

При выявлении связей количественных параметров развития анадары с абиотическими и биотическими факторами среды – солёностью (средней по морю, ‰) и запасом гребневика *Mnemiopsis leidyi* (млн т) – использовали коэффициент корреляции Спирмена. Статистическая обработка данных выполнена в программе PAST [Hammer, 2012].

Возраст моллюсков определяли по их линейным размерам согласно данным, представленным в работе [Чихачёв и др., 1994].

Результаты

Динамика освоения акватории. В 1989 г. *A. kagoshimensis* регистрируется в центральном районе моря, в следующем году – в западном и южном районах, ещё через четыре года – в восточном (рис. 2, 3). К 2000 г. площадь её ареала, при фактически линейном нарастании, увеличивается с 3.5 до 6.7 тыс. км² (рис. 4).

В 2001–2002 гг. анадара резко расширяет ареал (в 2001 г. – 14.1 тыс. км², в 2002 г. – 18.1 тыс. км²), осваивая восточное побережье до района Еленинских банок, и северный район моря до основания косы Бирючий остров. В этот период поселения моллюска занимают полностью южный и западный районы моря, частично – центральный, восточный и северный. В районах массового скопления плотность достигает 23 280 экз./м², биомасса – 1816 г/м².

С 2003 г. регистрируется постепенное сокращение площади поселений. Ранее сплошной ареал распадается на два локальных скопления – юго-западное и восточное. К 2007 г. ареал сокращается практически до первоначальных размеров (4.5 тыс. км²), сохраняется только юго-западное скопление, плотность которого не превышает 1700 экз./м², биомасса – 140 г/м². При этом высокая численность отмечается лишь на одной станции, где обнаружена молодёжь моллюска, на остальных станциях в пробах встречены единичные экземпляры.

Начиная с 2008 г. популяция *A. kagoshimensis* восстанавливается. За два-три года вновь формируется поселение моллюсков в восточной части моря, численность в скоплениях увеличивается до 7800 экз./м², биомасса – до 370 г/м². К 2011–2012 гг. ареал охватывает по периметру уже всё Азовское море и составляет 16.7 тыс. км², а позднее (к 2016–2017 гг.) включает центральную часть собственно моря и Таганрогский залив – 26.5 тыс. км². В 2016–2018 гг. плотность поселений анадары на отдельных станциях достигает 42 050 экз./м², биомасса – 4165 г/м².

Таким образом, к 2017 г. ареал вселенца занимает 70% акватории моря, а учитывая недоступные для исследования, но ранее от-

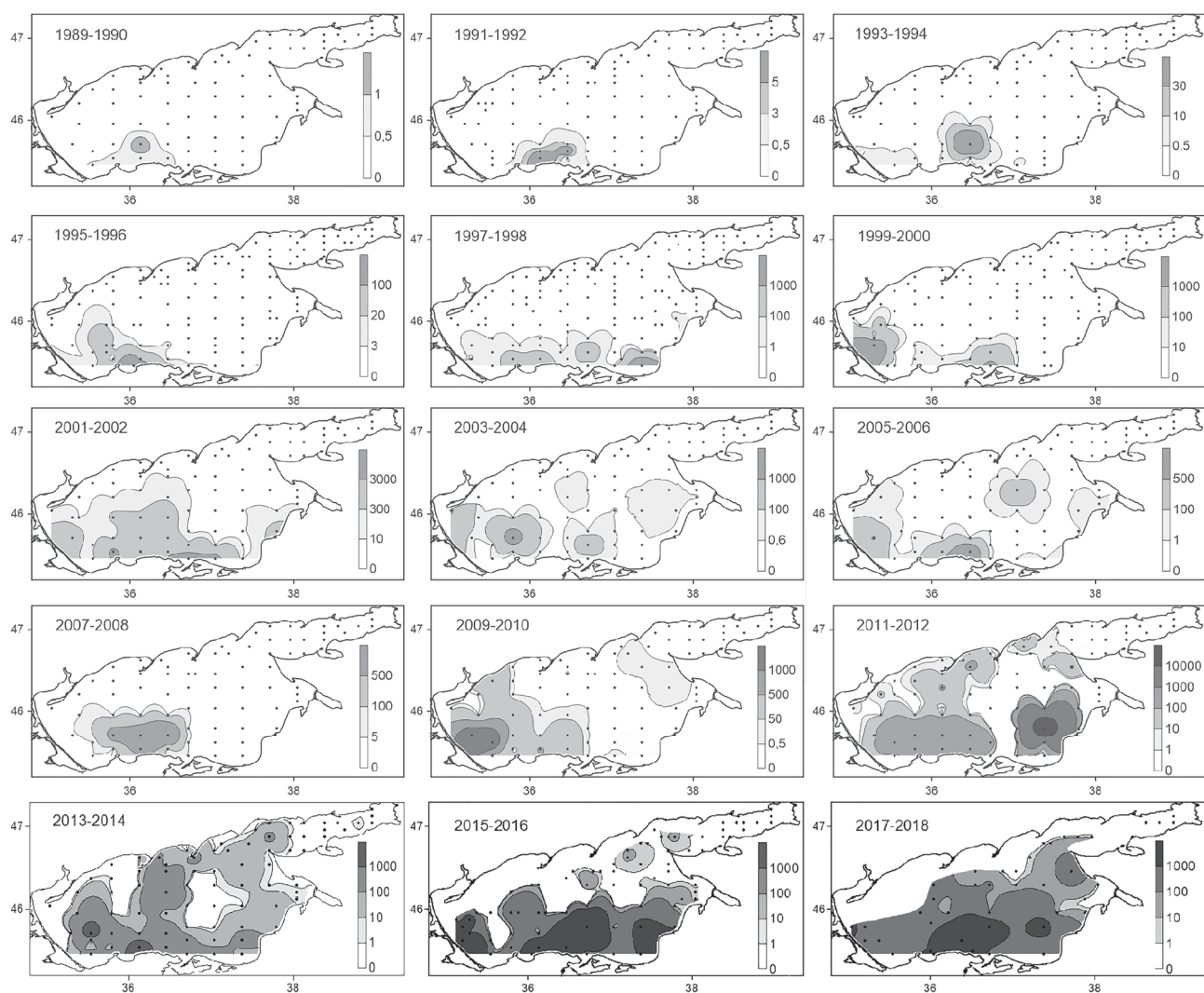


Рис. 2. Распределение численности *Anadara kagoshimensis* (экз./м²) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

меченные (см. рис. 2, 3) как уже содержащие поселения моллюска северные участки акватории, – включает фактически всё Азовское море.

Динамика количественных показателей. Удельная численность анадары до 1996 г., включительно, варьировала в диапазоне от 5 до 98 экз./м². В 1997, 1999 гг. регистрируется её осевший спат (максимумы в 1997 г. – 20.0 тыс. экз./м², в 1999 г. – 21.3 тыс. экз./м²), что приводит к увеличению средней численности при широком разбросе данных (рис. 5).

С 2000 по 2001 г. наблюдается рост средней плотности поселений с 945 до 1960 экз./м², затем постепенное снижение с минимумом в 2004 г. – 183 экз./м². Далее, в течение 3 лет, этот показатель сохраняется на уровне 215–434 экз./м² с последующим достоверным увеличением в 2008 г. до 1995 экз./м².

Начиная с 2009 г. по 2018 г. средняя плотность поселений анадары в основном стабилизируется в диапазоне 299–1025 экз./м², исключение составляют два года (2011 г. – 3665 экз./м², 2016 г. – 2827 экз./м²), когда в массе регистрируется осевшая молодь моллюска (размер до 3 мм). В 2011 г. спат отмечен только в восточной части моря с максимальными за весь период наблюдений значениями до 136 400 экз./м². В 2016 г. «всплеск» численности также обусловлен ранней молодью, однако в этом случае обильный спат зарегистрирован практически по всему морю: в центральном районе максимальная численность достигает 29 300 экз./м², в западном – 5280 экз./м², в южном – 11 880 экз./м², в восточном – 8160 экз./м².

В многолетней динамике удельной биомассы анадары с 1989 по 2002 г. на фоне широко-

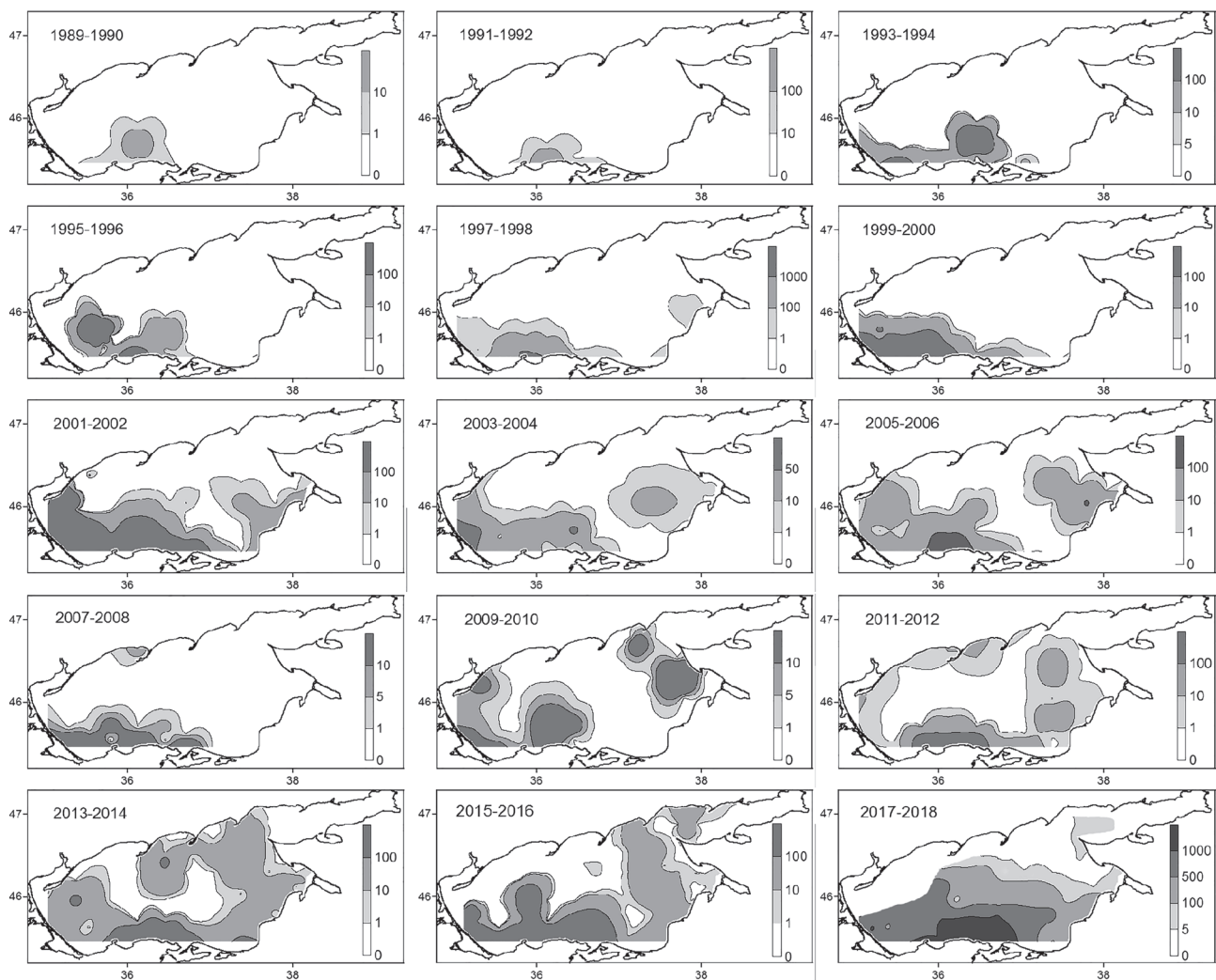


Рис. 3. Распределение биомассы *Anadara kagoshimensis* (г/м²) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

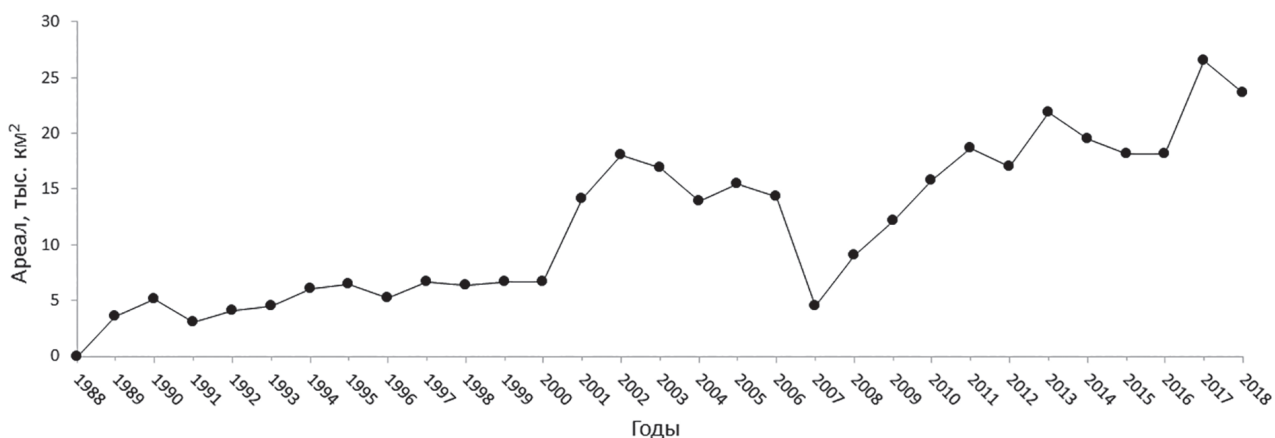


Рис. 4. Динамика площади ареала *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

го разброса данных (максимумы на отдельных станциях в 1993 г. – 1344 г/м²; в 1994 г. – 2350 г/м²) отмечаются относительно высокие средние значения (45–704 г/м²) (рис. 6). С 2003 по 2009 г. удельная биомасса относительно низкая, её средние изменяются в пределах 22–184

г/м². Начиная с 2010 г. отмечено её стабильное увеличение с 32 до 888 г/м².

Аналогично изменениям средней биомассы, с 1989 по 2002 г. отмечено квазисинусоидальное увеличение общего запаса анада-ры в Азовском море с максимумом 2.66 млн

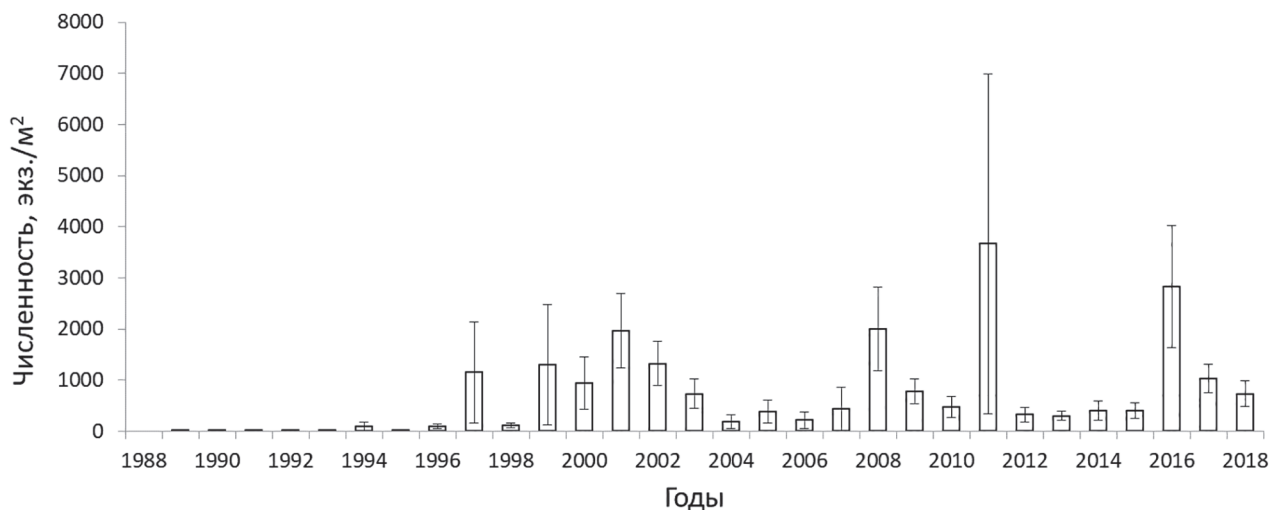


Рис. 5. Динамика численности *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в период с 1989 по 2018 г. Планки погрешности – стандартная ошибка.

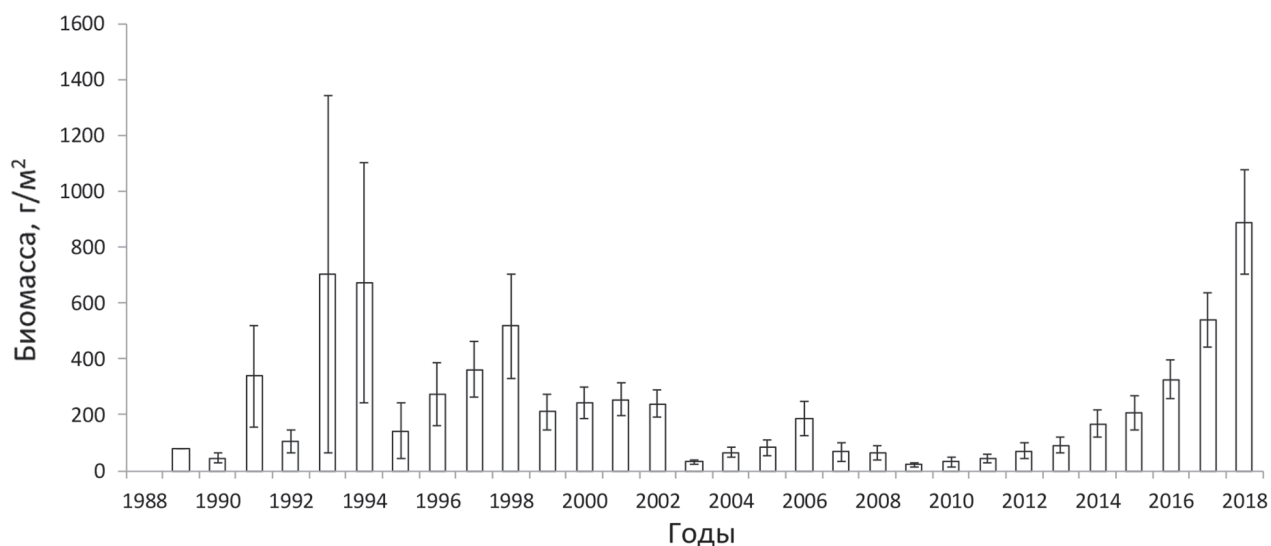


Рис. 6. Динамика биомассы *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в период с 1989 по 2018 г. Планки погрешности – стандартная ошибка.

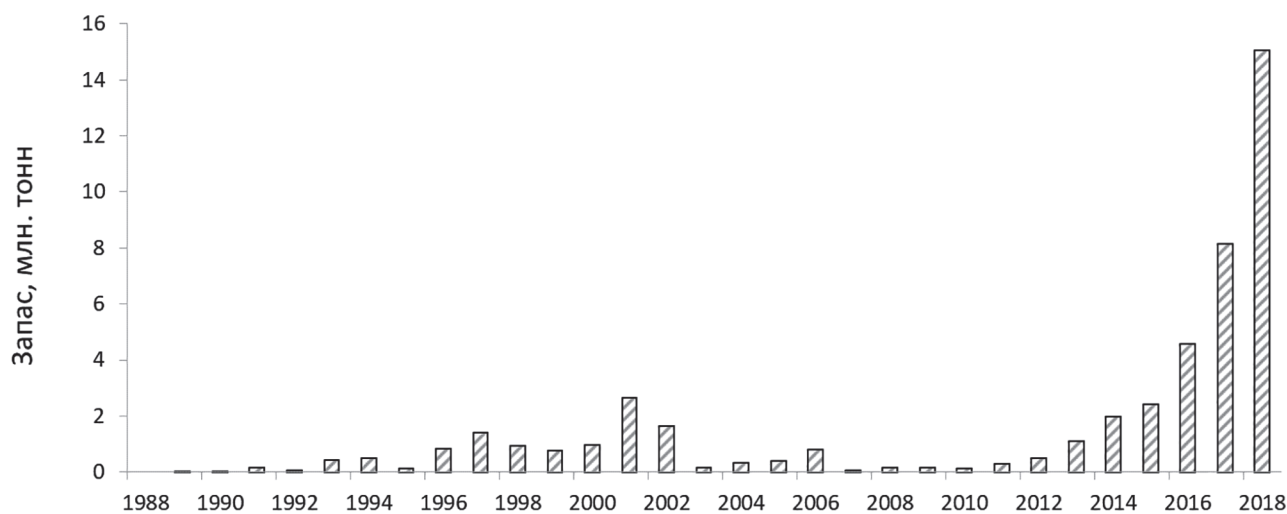


Рис. 7. Запас *Anadara kagoshimensis* (млн т) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

т в 2001 г. (рис. 7). В 2003 г. её запас резко сокращается до 0.18 млн т, что сопоставимо с таковыми значениями в первые годы колонизации. За последующими годами частичного восстановления запасов моллюска (2004–2006 гг.) следует новый спад в 2007 г., за которым наблюдается, начиная с 2011 г., устойчивая тенденция роста. К 2018 г. запас анадары в Азовском море достигает 15 млн т.

Обсуждение

Размерно-возрастная представленность моллюсков из первой находки 1989 г. (36 мм, возраст 3+) и следующих двух лет (22–48 мм, возраст от 2+ до 4+) [Чихачёв и др., 1994], позволяют сместить начало интродукции вида в Азовское море на 1986 г. Уже на второй год с момента первого обнаружения *A. kagoshimensis* с нарастающей частотой стала отмечаться в акваториях южного, западного, а затем и восточного районов. К этому моменту моллюск уже сформировал поселения на Кавказском шельфе [Ревков, 2016], а также был зарегистрирован в Керченском проливе [Иванов, Синегуб, 2008]. В 1989 г. в южной части пролива на траверзе Камыш-Бурунской косы вселенец сформировал собственный биоценоз площадью 5 км² [Иванов, Синегуб, 2008]. Наличие потенциального донора пелагических личинок в соседней акватории Керченского пролива, по-видимому, и объясняет быстрое освоение видом южной акватории моря и отсутствие латентного периода, характерного для начальных стадий инвазионных процессов. Для сравнения, в Чёрном море у берегов Кавказа, куда моллюск предположительно проник с балластными водами [Zaitzev, Mamaev, 1997], латентная стадия инвазии заняла десятилетний период [Ревков, 2016]. После первой регистрации ювенильной особи в 1968 г. [Киселёва, 1992], анадара стала регулярно отмечаться в пробах в 1978–1979 гг., а её массовое появление в донных биоценозах Чёрного моря приходится на вторую половину 1980-х гг.

Первая регистрация ранней молодежи анадары (длиной менее 2 мм) в акватории Азовского моря датируется только 1997 г. (численность моллюсков длиной до 1 мм достигала

20 тыс. экз./м²). По-видимому, на первых этапах колонизации бассейна происходил недоучёт молодежи, что могло быть связано с определёнными трудностями в идентификации молодежи нового вида, а также обусловлено объективными причинами несовпадения съёмки с моментом оседания спата и его низкой плотностью. Возможная ошибка в определении численности моллюска, связанная с недоучетом его ранней молодежи, несомненно, влияет на приводимые нами (см. рис. 5) показатели численности анадары в период до 1997 г. (в сторону их занижения). Однако, эта ошибка не столь существенна в оценке распределения биомассы и определении самих районов массового развития моллюсков на начальном этапе колонизации, поскольку реальная картина пространственного освоения акватории Азовского моря вселенцем определяется не столько обнаружением недавно осевшей молодежи, сколько возможностью этой молодежи «закрепиться» на новом месте с образованием взрослых поселений вида. Последние же уверенно диагностировались начиная с 1989 г. Вместе с тем, эта первая регистрация высокой плотности спата надёжно свидетельствует о натурализации вида в новом бассейне.

Закрепившись в конце 1990-х гг. на юго-западном участке Азовского моря, в последующие годы анадара продолжала осваивать бассейн условно по двум направлениям – северному (вдоль Арабатской стрелки – к северному побережью Азовского моря, и вдоль него – в направлении Таганрогского залива), и восточному (Темрюкский залив и вдоль восточного побережья Азовского моря – в направлении к Таганрогскому заливу) (рис. 8). В 2005 г. моллюск был отмечен уже во всех районах собственно моря, что дало основание говорить о фактическом завершении его колонизации [Анистратенко, Халиман, 2006].

На рисунке 9 показана скорость расселения моллюска в Азовском море. Отметим, что в 1990–1999 гг. этот показатель в среднем составлял 0.9 тыс. км²/год при максимальном значении 1.6 тыс. км²/год, в 2001–2002 гг. он резко увеличился и уже достигал 4.0–7.5 тыс. км²/год.

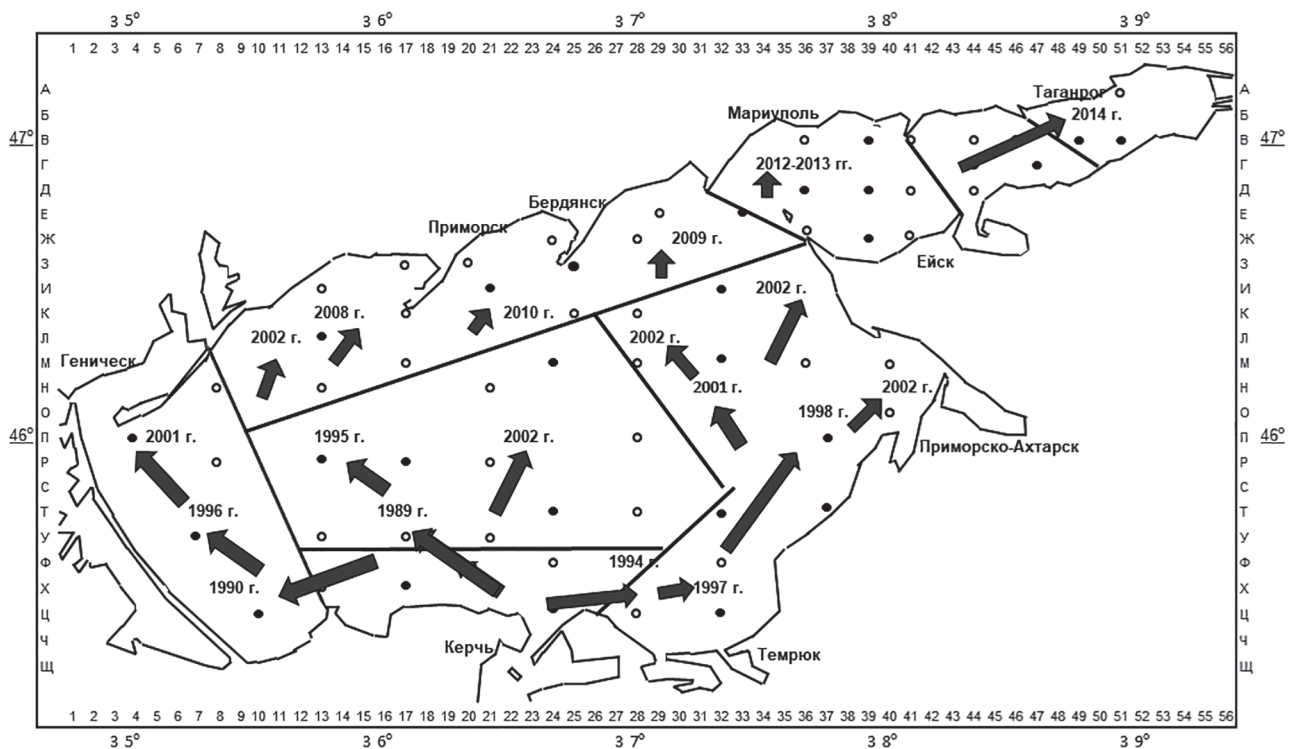


Рис. 8. Основные направления освоения *Anadara kagoshimensis* Азовского моря. Стрелками указана последовательность регистрации моллюска.

Несомненно, что на первых этапах сдерживающим фактором колонизации анадарой азовоморского бассейна могло стать фактически параллельное (в 1988 г.) появление здесь зоопланктофага *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 [Мирзоян и др., 2000], который

мог повлиять на интенсивность оседания личинок моллюсков и их пространственное распределение. Это было показано на примере аборигенных видов [Студеникина, Фроленко, 2000]. Однако, подобное влияние, по-видимому, не стало критическим для

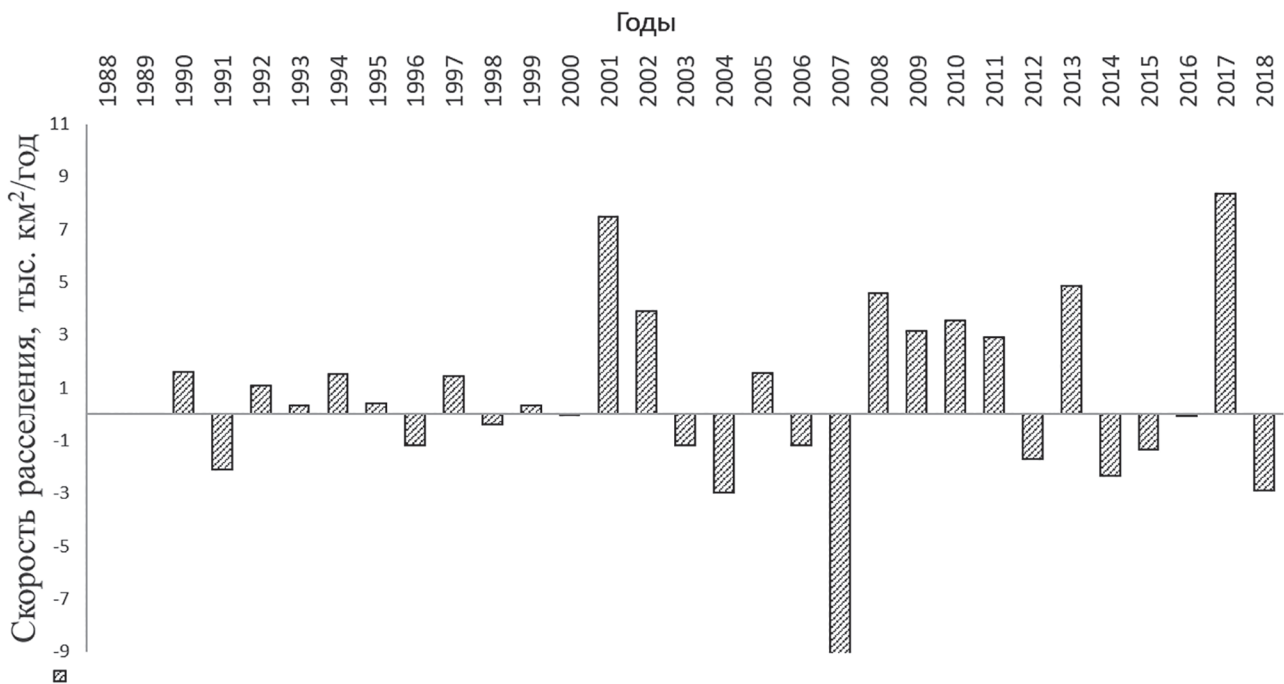


Рис. 9. Скорость расселения *Anadara kagoshimensis* (тыс. км²/год) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

успешного развития (рис. 4, 6, 7, 9) азово-морской популяции анадары. В дальнейшем, в начале 2000-х гг. появление в Азовском море другого хищника, специализирующегося на питании мнемииопсисом – гребневика *Beroe ovata* Bruguière, 1789, привело к снижению биомассы *M. leidy* [Мирзоян и др., 2000] и совпало с регистрируемым нами «всплеском» в расселении анадары (см. рис. 9). Тогда же в популяции значительно возросла частота встречаемости ранней молодки моллюска (до 1 см) – с 5–7% (1997–1999 гг.) до 29–55% (2000–2002 гг.).

Проверка корреляционных связей между количественными показателями развития мнемииопсиса (общий запас мнемииопсиса в Азовском море) и площадью ареала анадары показала присутствие отрицательной корреляции между этими параметрами на среднем уровне (-0.50 ; $p=0.017$).

Возможное влияние на динамику спата анадары со стороны гребневиков указывалось ранее для Чёрного моря. Так появление *B. ovata*, питающегося *M. leidy*, привело к снятию пелагического пресса на личинок анадары и их массовому оседанию у берегов Кавказа в 1999 г. [Кучерук и др., 2002].

С 2003 г. популяция *A. kagoshimensis* вступает в фазу депрессии, которая постепенно развивается и достигает своего максимума в 2007 г. Её первые признаки проявляются в сокращении ареала моллюска и резком снижении удельной биомассы и абсолютных запасов. В разгар депрессии ареал ограничивается прикерченской акваторией, а площадь

поселений оказывается минимальной за весь период наблюдений (анадара отмечена всего на трёх из 222 станций).

Само развитие и максимум депрессии поселений приходится на период распреснения Азовского моря (рис. 10). Анализ показал наличие высокой положительной корреляции (0.77 ; $p=0.00003$) между изменениями ареала анадары и солёности Азовского моря, и положительной связи среднего уровня (0.57 ; $p=0.006$) между солёностью и запасом этого моллюска.

Южный район моря, где солёность в период распреснения не опускалась ниже 10.05‰ (при распреснении моря в среднем до 9.29‰), очевидно выполнял роль рефугиума, обеспечив выживание и сохранение репродуктивных возможностей популяции. Здесь, даже в критическом для популяции 2007 г. на одной из трёх станций была обнаружена молодка анадары размером 1–2 мм в количестве 1700 экз./м².

Подобные рефугиумы, очевидно, существовали и в других частях моря, о чём свидетельствуют данные размерно-частотного распределения моллюсков на начальном этапе восстановления популяции (рис. 11). При абсолютном преобладании (до 94%) сеголеток и особей 2–3-го года жизни (до 25 мм) в популяции присутствуют крупные экземпляры старших возрастных групп (35–43 мм, возраст 3+ и 4+). Такие особи, поколений 2004–2006 гг., отмечены, помимо южного, в западном, центральном и северном районах моря. Этот сохранившийся потенциал позво-

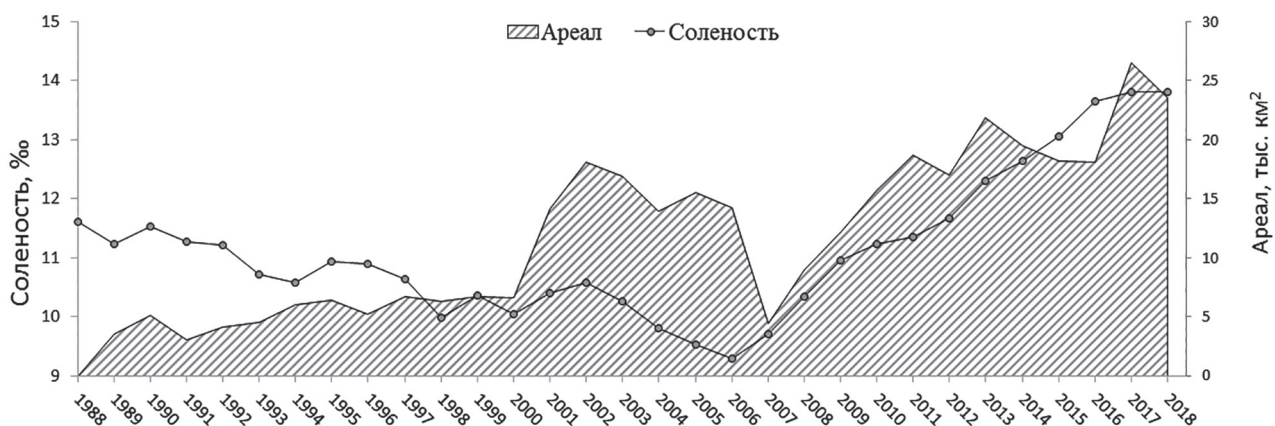


Рис. 10. Динамика солёности (‰) и ареала *Anadara kagoshimensis* (тыс. км²/год) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

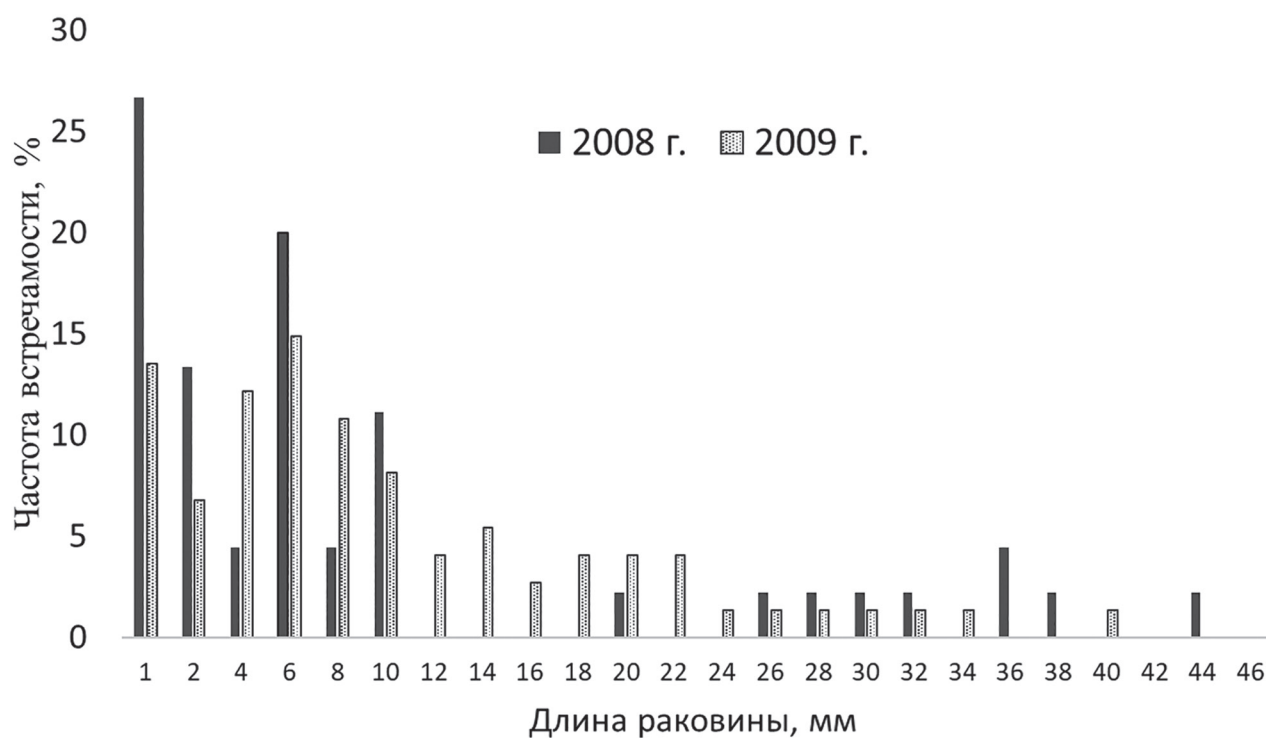


Рис. 11. Размерный ряд *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в 2008 и 2009 гг.

лил в дальнейшем *A. kagoshimensis* быстро восстановить утраченные позиции и начать вторую волну экспансии, пик которой в настоящее время ещё не пройден.

Таким образом, в процессе колонизации *A. kagoshimensis* Азовского моря можно выделить несколько ключевых периодов. Первый – интродукция, натурализация и закрепление в новом водоёме. Этот период занял временной промежуток с 1986 по 2000 г. За ним с 2001 по 2002 г. следует первая волна экспансии, когда моллюск резко увеличивает ареал и количественные показатели. Далее наблюдается пятилетняя депрессия (2003–2007 гг.), восстановление популяции (2008–2012 гг.) и вторая волна экспансии (2013–2018 гг.).

Заключение

Анадара – один из наиболее успешных вселенцев в Азовское море. Как эврибионтный вид, она фактически полностью соответствовала требованиям, предъявляемым к вселенцам в Азовское море: «Вид, вселяющийся в Азовское море, должен быть одновременно эвритермным, эвригалинным и стенобатно-мелководным, т. е. эвритопным» [цит. по: В.П. Воробьёв, 1949; с. 18]. Эти особенности,

наряду с высоким биотическим потенциалом, обеспечили вселенцу выживание и натурализацию даже в неблагоприятных условиях снижения солёности и высокого пресса хищничества гребневика мнемнопсиса. Оценённый по максимальной скорости расселения потенциал освоения новых акваторий (8.3 тыс. км²/год) при благоприятных внешних факторах позволил бы виду освоить акваторию всего Азовского моря в течение первых пяти лет после натурализации. Однако в действительности этого не произошло. Очевидно, решающим фактором, определившим ход инвазионного процесса, оказалась солёность.

Результаты анализа многолетней динамики количественного развития анадары указывают на продолжающийся процесс освоения данным видом Азовского моря. В настоящее время её поселения отмечены уже по всему Азовскому морю, включая отдельные участки наиболее распреснённой зоны Таганрогского залива. Продолжается увеличение удельной биомассы и общего запаса моллюска.

Несомненно, что отмеченная в последние годы устойчивая положительная динамика экспансии моллюска связана с ростом солёности Азовского моря, и судьба вида будет

зависеть от её дальнейших колебаний. В случае увеличения пресноводного стока следует ожидать как сокращение поселений анадары на наиболее распреснённых участках, так и стабильное сохранение её поселений в «причерноморском» рефугиуме юго-западного участка Азовского моря.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории гидрологии Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») за предоставленные материалы по гидрологическим и гидрохимическим показателям воды, а также глубоко признательны рецензенту за внимательное прочтение рукописи, конструктивную критику и замечания, которые позволили значительно улучшить работу.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00005-20-02 и ФГБУН ИМБИ по теме № АА-АА-А18-118020890074-2.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Андреев Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) в условиях экспериментального голодания // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 3. С. 15–24.
- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.
- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря. Симферополь: Крымиздат, 1949. 190 с.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: Материалы III Междунар. конф. (10–11 октября 2007 г.). Керчь, 2008. С. 45–51.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // В кн.: Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наук. Думка, 1992. С. 84–99.
- Кучерук Н.В., Басин А.Б., Котов А.В., Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообществ // В кн.: Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря / Под ред. А.Г. Зацепина, М.В. Флинта. М.: Наука, 2002. С. 289–297.
- Лутаенко К.А. Ожидаемые фаунистические изменения в бассейне Японского моря: влияние климата и уровня моря на распределение двустворчатых моллюсков // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 1999. Вып. 3. С. 38–64.
- Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне / Сборник научно-методических работ, под редакцией С.П. Воловика и И.Г. Корпаковой. Краснодар: ФГУП «АзНИИРХ», 2005. 352 с.
- Мирзоян З.А., Воловик С.П., Корниенко Г.Г., Дудкин С.И., Ложичевская Т.В. Биология гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // В кн.: Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения / Под ред.: С.П. Воловика. Ростов-н/Д: БКИ, 2000. С. 101–144.
- 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.
- Ревков Н.К., Щербань С.А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // Экосистемы. 2017. Вып. 9. С. 47–56.
- Солдатов А.А., Андреев Т.И., Головина И.В., Столбов А.Я. Особенности организации тканевого метаболизма у моллюсков с различной толерантностью к внешней гипоксии // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. № 4. С. 284–290.
- Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г. Моллюски. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяна, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 260–266.
- Студеникина Е.И., Фроленко Л.Н. Оценка влияния гребневика на донные биоценозы // В кн.: Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д: БКИ, 2000. С. 208–223.
- Фомичёва А.И., Фроленко Л.Н. Состояние биоценоза моллюска-вселенца *Cunearca cornea* (*Scapharca inaequivalvis*) в Азовском море // Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов: пути решения: Сборник научных трудов Всероссийской конференции. Ульяновск, 2007. С. 2003–2004.

- Фроленко Л.Н., Бирюкова А.А., Саенко Е.М. Биологическая и биохимическая характеристика популяции кунарки (*Cunearca cornea*) в Азовском море // Тез. докл. по биологич. ресурсам окраинных и внутренних морей России. М.: ВНИРО, 2000. С. 159–160.
- Фроленко Л.Н., Двинянинова О.В. Формирование биоценоза вселенца кунарки *Cunearca cornea* в Азовском море // В кн.: Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: Сборник трудов АзНИРХ. Ростов-на-Дону, 1998. С. 115–118.
- Фроленко Л.Н., Мальцева О.С. О сообществе *Anadara* в Азовском море // В кн.: Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы азово-черноморского региона. Керчь: Керченский филиал («ЮгНИРО») федерального государственного бюджетного научного учреждения «Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства», 2017. С. 99–103.
- Чихачёв А.С., Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море. Рыбное хозяйство. 1994. Т. 3. С. 40–45.
- Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo // Conchiglie. 1973. Vol. 9. No. 3–4. 68 p.
- Gofas S., Zenetos A. Exotic molluscs in the Mediterranean basin: Current status and perspectives // Oceanography and Marine Biology: An annual Review. 2003. Vol. 41. P. 237–277.
- Hammer Ø. Paleontological Statistics, Version 2.17. Reference Manual. Natural History Museum, university of Oslo. 2012. 229 p.
- Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘Worst Invasives’ and their impact // Mediterranean Marine Science. 2006. Vol. 7. No. 1. С. 87–118.
- Tokunaga S. Fossils from the environs of Tokyo // Journal of the College of Science Imperial University of Tokyo. 1906. Vol. 21. No. 2. P. 1–96.
- Zaitzev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline. 1997. Black Sea Envir. Ser. No. 3. 208 p.
- Zenetos A. et al. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union’s Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution // Mediterranean marine science. 2010. Vol. 11. No. 2. 381 p.

THE EXPANSION OF THE BIVALVE *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) IN THE SEA OF AZOV

© 2020 Zhivoglyadova L.A.^{a, *}, Revkov N.K.^{b, **}, Frolenko L.N.^{a, ***}, Afanasyev D.F.^{a, ****}

^a Azov-Black Sea Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“AzNIIRH”), Rostov-on-Don 344002, Russia

^b A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol 299011, Russia
e-mail: *l.zhivoglyadova@mail.ru, **nrevkov@yandex.ru; ***gidrobiont.az@yandex.ru, **** dafanas@mail.ru

The dispersion of the Asian bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Sea of Azov continues for more than 30 years. The study of the expansion of *A. kagoshimensis* is based on the materials of annual bottom grab surveys performed in the Sea of Azov in 1989–2018. The process of dispersion of the mollusk is considered through the changes of the range area, the indicators of abundance (specific abundance, biomass, total stock) and the structure of the population. The main stages of the invasion process are highlighted and discussed. The influence of various environmental factors on the distribution and quantitative indicators of the development of the mollusk population is estimated. It is shown that salinity is the key factor determining the expansion of the mollusk in the Sea of Azov.

Key words: Bivalvia, Arcidae, alien species, biological invasion.

ВЛИЯНИЕ ГИПООСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГЕМОЦИТОВ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА *ANADARA* *KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)

© 2020 Кладченко Е.С.^{a, b, *}, Андреева А.Ю.^a, Кухарева Т.А.^a, Рычкова В.Н.^a,
Солдатов А.А.^a, Миндукшев И.В.^b

^aИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

^bИнститут эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург 194223, Россия
e-mail: *kladchenko_ekaterina@bk.ru

Поступила в редакцию 22.04.2020. После доработки 14.11.2020. Принята к публикации 02.02.2021

При помощи методов проточной цитометрии и световой микроскопии исследовано влияние гипоосмотической нагрузки на морфофункциональные показатели гемоцитов анадары (*Anadara kagoshimensis*). Контрольная группа содержалась при солёности 19.6‰, экспериментальная – при 14.8‰ и 8.8‰. В гемолимфе контрольной группы идентифицировано два типа клеток – эритроциты и амёбоциты. Эритроциты были преобладающим типом клеток, их доля составила 92.3±3.9%. Гипоосмотическая нагрузка изменяла это соотношение: число амёбоцитов снизилось в 2.7 раза, а эритроцитов – увеличилось в 7.6 раза. Морфометрические характеристики гемоцитов при этом не претерпевали статистически значимых изменений. По мере снижения солёности в гемолимфе повышалось число эритроцитарных теней (в 3.5 раза при солёности 8.8‰), а у гемоцитов отмечалось усиление продукции активных форм кислорода (АФК) (в 2.6 раза при солёности 8.8‰).

Ключевые слова: гипоосмотический стресс, анадара, гемоциты, проточная цитометрия, световая микроскопия.

Введение

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) (далее анадара) широко распространена в Индо-Пацифике: от Индии и Шри-Ланки до Индонезии, и от Японии до северного побережья Австралии [Routiers, 1998]. В Чёрном море она впервые была обнаружена у берегов Кавказа в 1968 г. [Киселёва, 1992]. В настоящее время вид представлен вдоль западного и восточного побережья Чёрного моря, массово распространился в Азовском море [Revkov et al., 2008]. Успех инвазии вида в азово-черноморском регионе, в целом, определяется его эврибионтностью: толерантностью к условиям острой гипоксии и сероводородного заражения [Zwaan et al., 1991, 1992; Soldatov et al., 2018], эвритермностью [Лутаенко, 1999], эвригалинностью [Rinaldi, 1985; Чихачёв и др., 1994]. В настоящее время у черноморской популяции анадары изучены гематологические характеристики гемолимфы [Kolyuchkina, Ismailov, 2011], её клеточный состав

[Novitskaya, Soldatov, 2013; Kladchenko et al., 2020], определены параметры антиоксидантного ферментного комплекса, качественного состава каротиноидов [Soldatov et al., 2017], изучены особенности тканевого метаболизма в условиях экспериментальной аноксии [Soldatov et al., 2009].

Освоение анадарой акваторий Азовского моря свидетельствует об успешном решении проблемы адаптации к гипоосмотическим условиям. Это регион с минимальными значениями солёности 5–12‰ [Rinaldi, 1985; Куропаткин и др., 2015]. Однако функциональные основы толерантности данного вида к распреснению изучены слабо. Интерес к данной проблематике определяется также тем, что анадара является перспективным объектом культивирования в прибрежных акваториях Чёрного и Азовского морей. Известно, что нахождение двустворчатых моллюсков в условиях распреснения снижает их устойчивость к болезням, делает более уязвимыми к

действию различных патогенов, в частности *OsHV-1* [Fuhrmann et al., 2016], *Vibrio tapetis* [Reid et al., 2003], *Vibrio parahaemolyticus* [Phuvasate, Su, 2013] и *Marteilia sydneyi* [Butt, Raftos, 2007; Perrigault et al., 2012].

Общераспространённым методом оценки влияния стрессового фактора окружающей среды на организм моллюсков в настоящее время является определение морфологических и функциональных показателей, циркулирующих в гемолимфе клеток – гемоцитов. Гемоциты принимают участие в транспорте веществ, пищеварении и заживлении тканей [Mello et al., 2012; Bachère et al., 2015; Matozzo, 2016], и реализации иммунного ответа [Cochennec-Laureau et al., 2003; Callewaert, Michiels, 2010; Song et al., 2010; Li et al., 2014; Wang et al., 2018].

Известно, что уровень солёности морской воды влияет на качественные и количественные показатели гемолимфы моллюсков, такие как: процентное соотношение типов гемоцитов, способность генерировать активные формы кислорода (АФК), фагоцитарная активность, уровень смертности гемоцитов [Gagnaire et al., 2006; Wang et al., 2012; Wu et al., 2018]. В условиях высокой солёности повышалось число агранулоцитов в гемолимфе американской устрицы (*Crassostrea virginica*) [Fisher, Newell, 1986]. При низкой солёности морской воды снижалось общее число гемоцитов у мидий (*Mytilus coruscus*, *Mytilus edulis*, *Perna viridis*) [Bussell et al., 2008; Wang et al., 2012; Wu et al., 2018], морского петушка *Ruditapes philippinarum* [Reid et al., 2003] и у абалона *Haliotis diversicolor supertexta* [Cheng et al., 2004]. Также регистрировали снижение фагоцитарной активности гемоцитов у мидий (*M. coruscus*, *M. edulis*, *P. Viridis*) [Bussell et al., 2008; Wang et al., 2012; Wu et al., 2018], устрицы *C. gigas* [Gagnaire et al., 2006], абалона *H. diversicolor* [Cheng et al., 2004] и морского моллюска *Chamelea gallina* [Matozzo et al., 2007]. Влияние низкой солёности на способность генерировать АФК было видоспецифично: она возрастала у мидии *M. coruscus* [Wu et al., 2018], устрицы *C. gigas* [Gagnaire et al., 2006] и снижалась у мидии *P. viridis* [Wang et al., 2012], абалона *H. diversicolor* [Cheng et al., 2004], моллюска

Paphia malabarica [Gajbhiye, Khandeparker, 2017]. Уровень смертности гемоцитов возрастал как в условиях низкой, так и высокой солёности [Gagnaire et al., 2006; Gajbhiye, Khandeparker, 2017; Wu et al., 2018].

Исследованию влияния гипоосмотической нагрузки на гемоциты семейства Arcidae посвящено сравнительно мало работ [Zhang et al., 2019]. Показано, что *Anadara granosa* способна выдерживать низкие концентрации солёности морской воды (менее 19%) благодаря закрытию раковины. Однако данная способность сохраняется не более трёх суток, а затем особи погибают [Davenport, Wong, 1986]. Гибель в условиях низкой солёности регистрировали и у такого вида как *Anadara trapezia* [Taylor et al., 2017]. При снижении солёности с 30 до 22‰ возрастало общее число гемоцитов у *Anadara kagoshimensis*, однако дальнейшее распреснение приводило к уменьшению числа гемоцитов. Вместе с тем, увеличивалась фагоцитарная активность гемоцитов и способность к продукции АФК [Zhang et al., 2019].

Эксперименты по влиянию солёности стресса на морфофункциональное состояние гемоцитов представителей семейства Arcidae выполняются преимущественно на моллюсках, обитающих в условиях более высокой солёности. Основываясь на имеющихся в литературе данных, не представляется возможным получить информацию о влиянии гипоосмотической нагрузки на морфофункциональное состояние гемоцитов анадары (*A. kagoshimensis*) – моллюска-вселенца, успешно освоившего Азово-черноморский регион.

Цель настоящей работы – исследовать в условиях эксперимента *in vivo* влияние гипоосмотической нагрузки на морфологические и функциональные характеристики клеток гемолимфы у двустворчатого моллюска-вселенца *A. kagoshimensis*.

Материалы и методы

Особей *A. kagoshimensis* собирали в октябре 2019 г. в прибрежной акватории г. Севастополя. Исследовано 30 экземпляров массой 17.6 ± 1.9 г и высотой створки 30.5 ± 1.0 мм. Для адаптации к лабораторным услови-

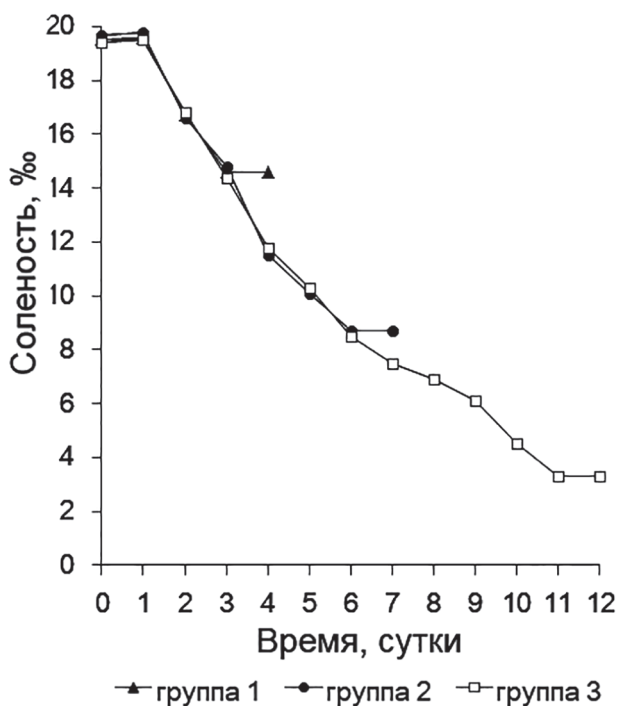


Рис. 1. График акклиматизации анадары к гипоосмотическим условиям: группа 1 – 19.6‰; группа 2 – 14.8‰; группа 3 – 8.8‰.

ям моллюсков содержали в течение недели в ёмкостях с проточной морской водой из расчёта 3–5 л на особь (содержание кислорода – 6.77 мг/л; солёность 19.6‰). Контрольную группу содержали при солёности 19.6‰. Солёность снижали (до 14.8‰ и 8.8‰) путём разбавления морской воды дистиллированной со скоростью $1.3 \pm 0.3‰$ в сутки (рис. 1). Для удаления метаболитов воду в аквариумах меняли ежедневно с сохранением величин солёностей. Моллюсков кормили смесью микроводорослей *Dunaliella salina* и *Diacronema lutheri* (5–10 мл смеси на каждые 50 л аквариумной воды, концентрация клеток $2-3 \cdot 10^6$ на 1 мл).

Гемолимфу для анализа отбирали стерильным шприцом из экстрапаллиальной полости, затем трижды отмывали в морской воде в течение 5 мин (2500 об./мин) и фильтровали через фильтр с диаметром ячейки 20 мкм. После отмывки часть концентрата клеток использовалась для приготовления мазков. Мазки окрашивали по комбинированному методу Паппенгейма [Золотницкая, 1987], затем анализировали при помощи светового микроскопа (Biomed PR-2 Lum), оборудованного камерой (Levenhuk C NG Series).

Диаметр клетки (без учёта псевдоподий) и ядра измеряли по фотографиям в программе ImageJ 1.44 р. На каждом мазке подсчитывали 1000 клеток. Ядерно-плазматическое отношение (ЯПО) рассчитывалось по следующей формуле [Carballal et al, 1997]: ЯПО = диаметр ядра / диаметр гемоцита.

Оставшиеся клетки ресуспензировали в морской воде (концентрация гемоцитов $1-2 \cdot 10^6$ на 1 мл). Для идентификации типов клеток на проточном цитометре Beckman Coulter FC500 готовую суспензию окрашивали ДНК-красителем SYBR Green I (финальная концентрация в пробе 10 мкмоль $л^{-1}$, время инкубации – 40 мин в темноте). Содержание ДНК в гемоцитах мидий анализировали на основании гистограмм распределения флуоресценции красителя в канале FL1 при помощи программы Flowing Software 5.2. Ось абсцисс на гистограмме распределения флуоресценции красителя отображала содержание ДНК в клетках, а ось ординат – число клеток.

Способность гемоцитов к спонтанной продукции активных форм кислорода оценивали при помощи метода проточной цитометрии по флуоресценции красителя 2-7-дихлорфлуоресцеин-диацетат (DCF-DA). 1 мл суспензий гемоцитов инкубировали с 10 мкл раствора DCF-DA в течение 40 мин в темноте. Финальная концентрация красителя в пробе составляла 10 мкмоль $л^{-1}$. Флуоресценцию красителя анализировали в канале FL1 (зелёная область спектра).

Смертность гемоцитов определяли при помощи флуоресцентного красителя propidium iodide (PI). К 1 мл суспензии гемоцитов добавляли 10 мкл раствора PI (Sigma Aldrich) и инкубировали в темноте в течение 40 мин при 4 °С. Долю мёртвых гемоцитов в общем числе гемоцитов оценивали по гистограммам флуоресценции PI в канале FL4 цитометра.

Калибровку протоколов для анализа гемоцитов проводили при помощи флуоресцентных микросфер следующих диаметров: 0.9, 2.0, 4.2, 5.7 и 9.0 мкм.

Достоверность различий оценивали при помощи U-критерия Манна – Уитни. Результаты представлены в виде $\bar{x} \pm SE$.

Результаты

1. Идентификация типов клеток в гемолимфе анадары

Проточная цитометрия. Пик флуоресценции красителя SYBR Green I гемоцитов был неоднороден и характеризовался относительно высоким коэффициентом вариации (CV) – 21.28 ± 1.09 . Доля мёртвых клеток в образцах не превышала 1%.

На основании распределения частиц по прямому (FS) и боковому (SS) рассеянию было идентифицировано две субпопуляции клеток с различным относительным размером и уровнем гранулярности (рис. 2). Различия по значениям светорассеяния между субпопуляциями гемоцитов были статистически достоверны. В гемолимфе анадары преобладали крупные клетки, их количество составляло $92.3 \pm 3.9\%$. Субпопуляция 1, характеризовалась более высокими показателями относительного размера и гранулярности в сравнении с субпопуляцией 2 (табл. 1).

Средний диаметр клеток соответствовал 15–16 мкм. Вытянутость облака распределения клеток по оси SS свидетельствовала о большом разбросе уровня гранулярности клеток в субпопуляции.

Субпопуляция 2 была неоднородна по значениям прямого и бокового рассеяния и имела сравнительно низкие значения данных показателей. Значения FS соответствовали среднему диаметру клеток 7–8 мкм, согласно данным калибровки протокола латексными микрочастицами (табл. 1).

Обе субпопуляции клеток характеризовались выраженной флуоресценцией красителя DCF-DA – 935.0 ± 66.2 у. е. для крупных клеток и 822.1 ± 110.2 у. е. для мелких (табл. 1). Различия во флуоресценции красителя статистически были не достоверны.

Светооптическая микроскопия. На препаратах гемолимфы анадары идентифицировано 2 типа клеток: эритроциты и амёбоциты. Эритроциты представляли собой крупные клетки (рис. 3 А), размеры которых

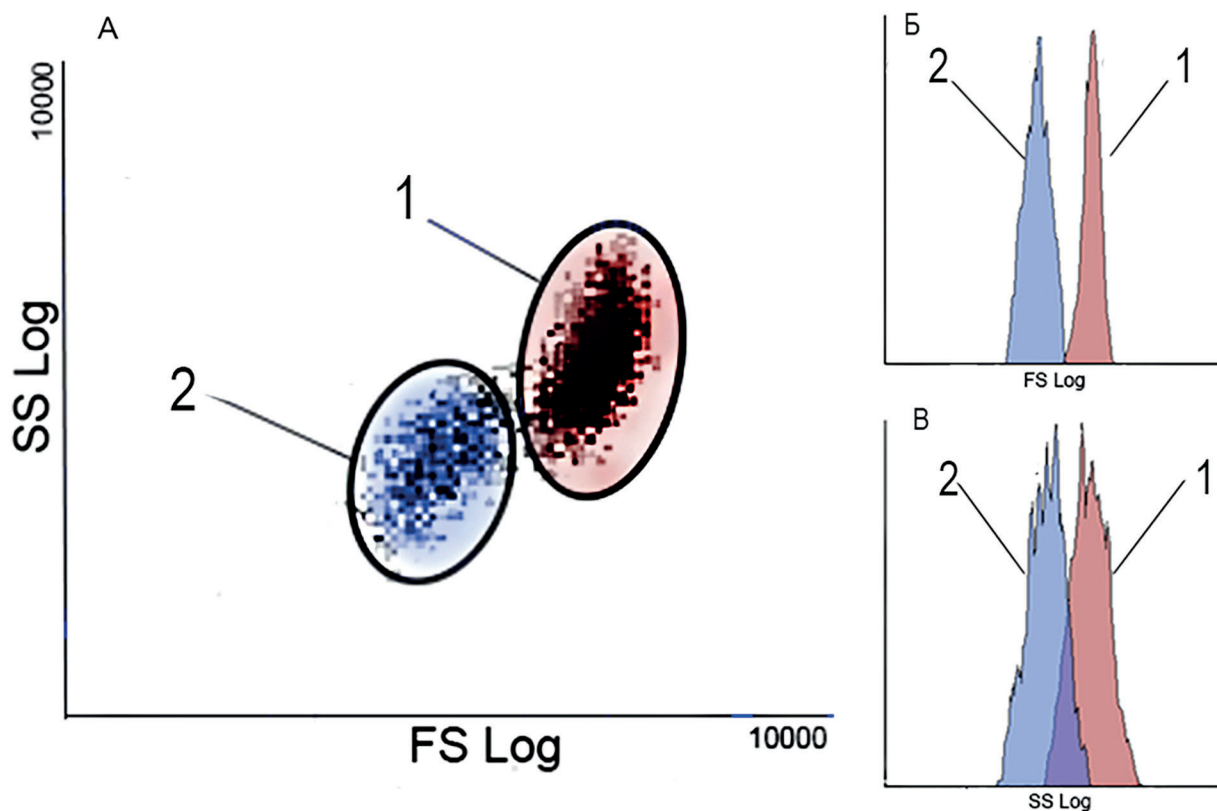


Рис. 2. Характеристика типов гемоцитов *Anadara kagoshimensis* по показателям относительного размера и уровня гранулярности. А – График отношения прямого рассеяния (FSC) и бокового рассеяния (SSC), показывающий две популяции гемоцитов гемолимфы; Б – Гистограмма распределения гемоцитов по относительному размеру (FSC); В – Гистограмма распределения гемоцитов по относительной гранулярности (SSC): 1 – субпопуляция 1; 2 – субпопуляция 2.

Таблица 1. Характеристика субпопуляций гемоцитов анадары

	FS, у.е.	SS, у.е.	DCF, у.е.
Субпопуляция 1	1622.4±46.1	196.4 ±12.4	935.0±66.2
Субпопуляция 2	596.9±49.5*	134.1±17.7 *	822.1±110.2

Примечание: * – различия между субпопуляциями статистически достоверны, $p \leq 0.01$ ($n=10$).

Таблица 2. Морфометрический анализ гемоцитов *Anadara kagoshimensis*

Типы клеток	Диаметр клетки (мкм)			Диаметр ядра (мкм)			ЯПО		
	$\bar{x} \pm SE$	min	max	$\bar{x} \pm SE$	min	max	$\bar{x} \pm SE$	min	max
Эритроциты	15.8±0.8	10.4	23.8	4.3±0.1	2.1	7.93	0.3±0.01	0.1	0.5
Амёбоциты	7.1±0.3*	3.9	12.0	4.3±0.1	2.5	6.29	0.6±0.01*	0.4	0.8

Примечание: * – различия между субпопуляциями статистически достоверны, $p \leq 0.01$

колебались от 10.4 мкм до 23.8 мкм (табл. 2). Они имели округлую форму с небольшим ацентричным ядром, обладающим плотной структурой. Светлая цитоплазма содержала большое число базофильных гранулярных включений, количество которых достигало 23.6 ± 2.1 единиц на клетку.

Амёбоциты – более мелкие клетки, диаметр которых составлял 7.1 ± 0.3 мкм, округлой или вытянутой формы, способные к образованию псевдоподий. Бобовидное ядро, размером 4.3 ± 0.1 мкм, располагалось ацентрично, часто прилегало к одной из сторон цитоплазматической мембраны (рис. 3 Б). Цитоплазма была окрашена в светлые оттенки, гранулярные включения отсутствовали. Поверхность клеток имела неровный контур. Также на мазках наблюдали эритроцитарные тени – элементы, которые образовались в ре-

зультате разрушения эритроцитов. Они выглядели как розоватые пятна, у которых отсутствовали чёткие контуры (рис. 3 В).

2. Влияние соленосного стресса

Проточная цитометрия. Гипоосмотическая нагрузка существенно повлияла на соотношение типов гемоцитов (рис. 4). Снижение солёности с 19.6 до 14.8‰ привело к уменьшению доли амёбоцитов в более чем 2.7 раза и увеличению числа эритроцитов (с 92.3 до 97.2%) ($p \leq 0.05$). При дальнейшем понижении солёности доля амёбоцитов снизилась в 7.6 раза в сравнении с контролем ($p \leq 0.01$). Число эритроцитов, соответственно, возросло. Доля мёртвых клеток в образцах осталась на уровне контроля (<1%).

Снижение солёности с 19.6 до 14.8‰ не оказало воздействия на способность гене-

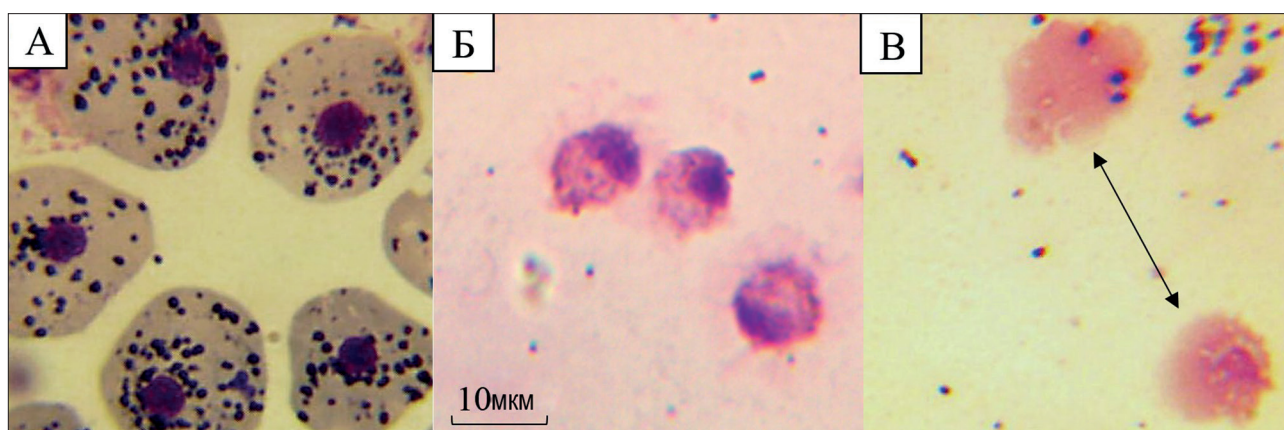


Рис. 3. Микрофотографии клеток гемолимфы *Anadara kagoshimensis*. А – эритроциты; Б – амёбоциты; В – эритроцитарные тени.

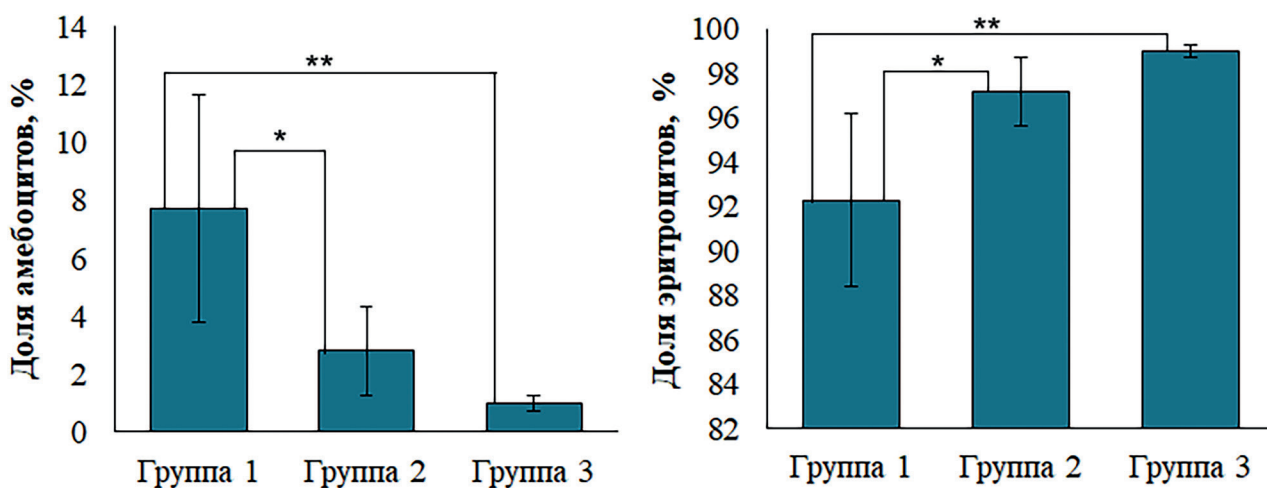


Рис. 4. Соотношение типов гемоцитов: группа 1 – 19.6‰; группа 2 – 14.8‰; группа 3 – 8.8‰.

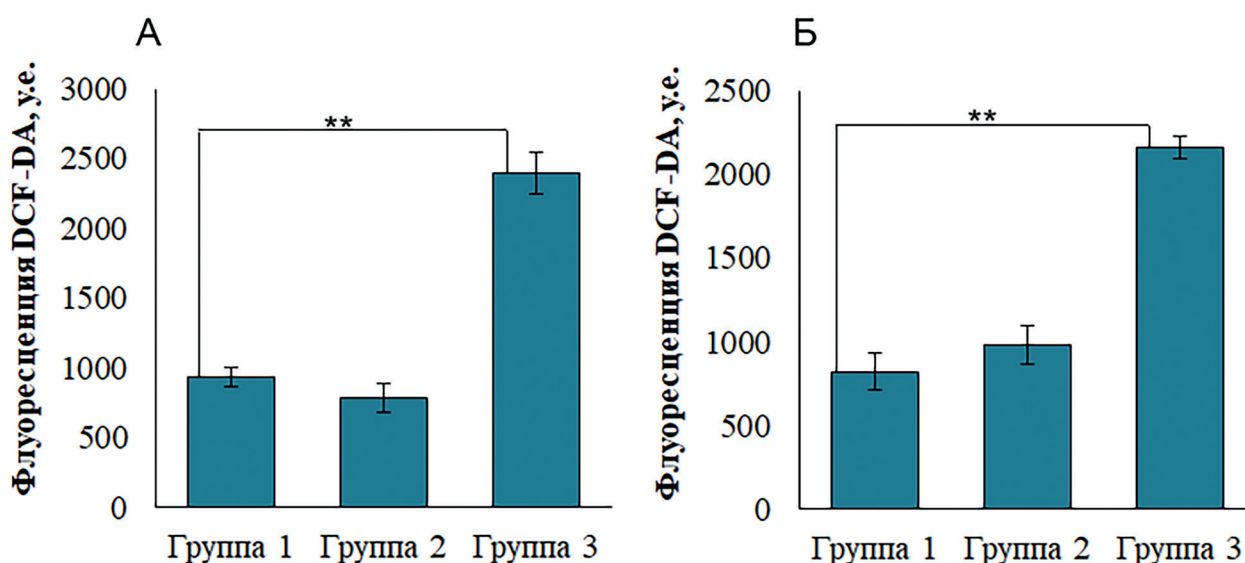


Рис. 5. Влияние гипоосмотического стресса на способность гемоцитов генерировать АФК. А – эритроциты, Б – амёбоциты: группа 1 – 19.6‰; группа 2 – 14.8‰; группа 3 – 8.8‰.

рировать АФК. У группы моллюсков, содержащихся при солёности 8.8‰, напротив, зафиксировано увеличение флуоресценции красителя DCF в 2.6 раза ($p \leq 0.01$). Описанные закономерности были характерны как для эритроцитов (рис. 5 А), так и для амёбоцитов (рис. 5 Б).

Светооптическая микроскопия. В ходе эксперимента было установлено, что гипоосмотическая нагрузка не оказала существенного влияния на размерные характеристики гемоцитов анадары. При солёности 14.8‰ размер эритроцитов составлял 15.3 ± 0.4 мкм, а амёбоцитов – 7.8 ± 0.2 мкм, а при дальнейшем понижении до 8.8‰ диаметры гемоци-

тов соответствовали 17.2 ± 0.1 мкм и 7.2 ± 0.5 мкм.

Размер ядер эритроцитов при снижении солёности с 19.6 до 14.8‰ увеличился на 14% ($p \leq 0.01$), но при 8.8‰ оставался на уровне контрольных значений (рис. 6 А). Что касается величины диаметра ядра амёбоцитов, то она не претерпевала статистически значимых изменений (рис. 6 Б).

Увеличение ЯПО отмечалось для эритроцитов анадары при снижении солёности с 19.6 до 14.8‰ на 17% ($p \leq 0.01$). Дальнейшее уменьшение солёности не оказало существенного воздействия на значения ЯПО у этого типа гемоцитов (рис. 7 А). Осмотиче-

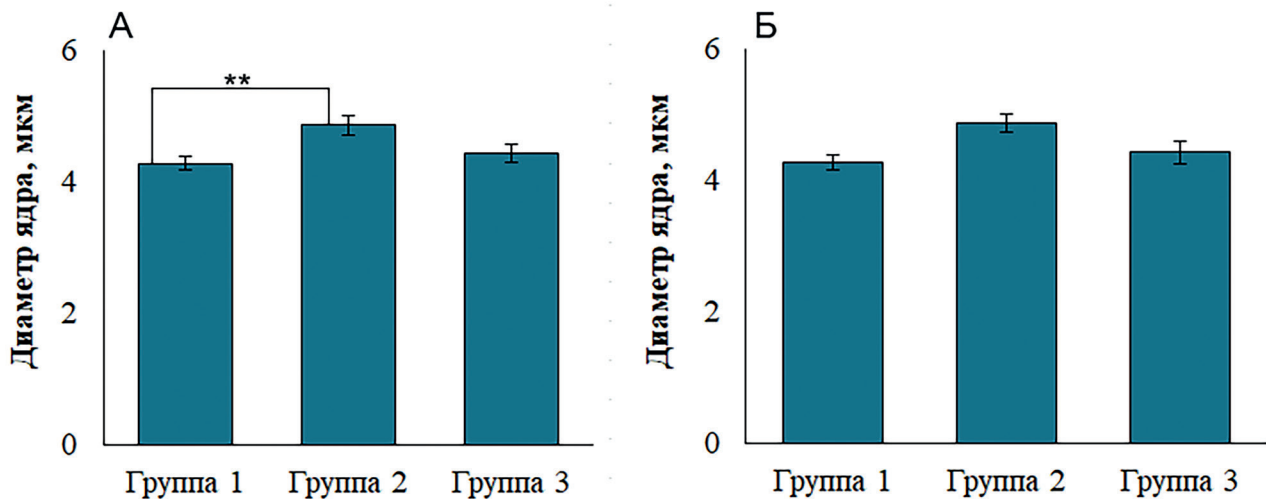


Рис. 6. Морфометрические характеристики ядер клеток при снижении солёности. А – эритроциты, Б – амёбоциты: группа 1 – 19.6‰; группа 2 – 14.8‰; группа 3 – 8.8‰.

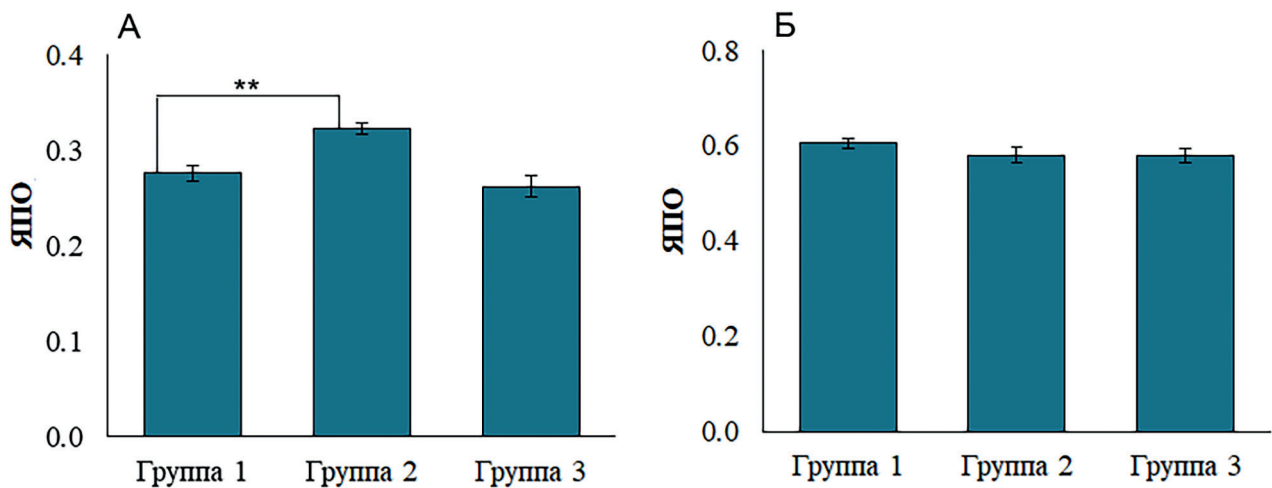


Рис. 7. Ядерно-плазматическое отношение (ЯПО) при изменении солёности. А – эритроциты, Б – амёбоциты: группа 1 – 19.6‰; группа 2 – 14.8‰; группа 3 – 8.8‰.

ский стресс не повлиял на изменение ядерно-плазматического отношения у амёбоцитов (рис. 7 Б). При снижении солёности с 19.6 до 8.8‰ значения ЯПО оставались на уровне контрольных значений 0.6 ± 0.01 у. е.

В эритроцитах моллюсков, которые содержались при солёности 14.8‰, отмечалось увеличение числа гранулярных включений на 25% ($p \leq 0.05$), но при дальнейшем уменьшении солёности до 8.8‰ их количество возвращалось на прежний уровень 28.29 ± 2.9 единиц.

Уровень солёности водной среды влиял на процентное соотношение типов гемоцитов в гемолимфе анадары. При низкой солёности (8.8‰) значительно (в 3.5 раза, $p \leq 0.05$) воз-

растала доля эритроцитарных теней (рис. 8 В). Это приводило к относительному понижению числа эритроцитов в образцах гемолимфы: при 19.6‰ их доля составляла 87.2% от общего числа форменных элементов (эритроцитов, амёбоцитов и эритроцитарных теней), тогда как при 8.8‰ – 78.9% (рис. 8 А). Доля амёбоцитов также снижалась: с 7.7% при 19.6‰ до 2.9% при 8.8‰ (рис. 8 Б). Однако эти изменения не были статистически значимы.

Обсуждение

В гемолимфе анадары при помощи методов проточной цитометрии и световой микроскопии выделено 2 типа клеток. Согласно

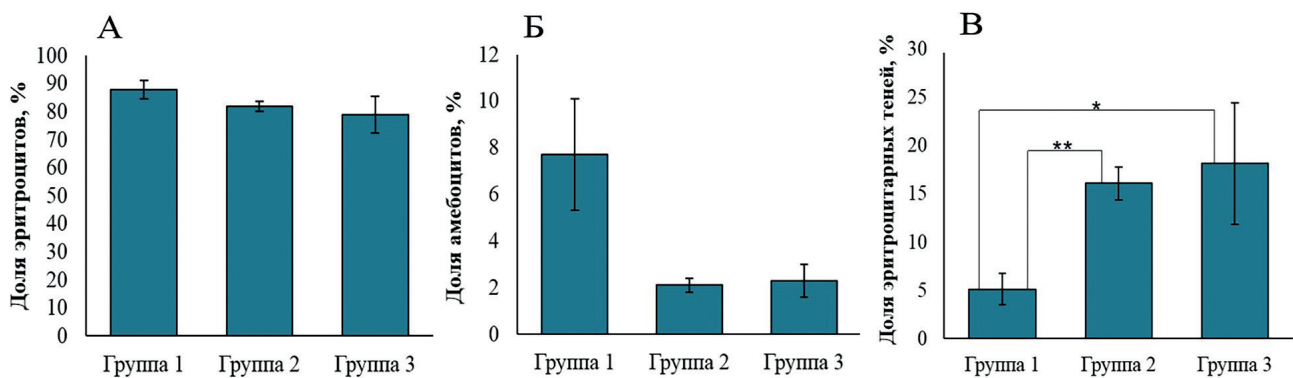


Рис. 8. Соотношение типов гемоцитов в гемолимфе *Anadara kagoshimensis* в зависимости от уровня солёности водной среды. А – доля эритроцитов, Б – доля амёбоцитов, В – доля эритроцитарных теней: группа 1 – 19.6%; группа 2 – 14.8%; группа 3 – 8.8%.

результатам калибровки протокола цитометра микрочастицами, Субпопуляция 1 на гистограмме FS/SS соответствовала эритроцитам анадары, Субпопуляция 2 включала в себя амёбоциты. Морфометрические характеристики эритроцитов и амёбоцитов, описанные в нашем исследовании, в целом, согласовались с описанием клеток анадары других авторов [Holden et al., 1994; Kolyuchkina, Ismailov, 2011; Dang et al., 2013; Novitskaya, Soldatov, 2013]. Кроме этого, морфология эритроцитов и амёбоцитов анадары соответствовала гранулоцитам и агранулоцитам других видов двустворчатых моллюсков [Holden et al., 1994; De Zwaan et al., 1995; Dang et al., 2013]. Последнее подтверждает предположение о том, что в гемолимфе двустворчатых моллюсков присутствует два основных типа клеток – агранулярные и гранулярные [Cajaraville, Pal, 1995; Barcia et al., 1999; Donaghy et al., 2009]. Интересно, что у эритроцитов и амёбоцитов анадары отсутствовали статистические различия во флуоресценции DCF-DA. В то время как гранулярные клетки двустворчатых моллюсков, в частности мидий и устриц, в большей степени способны к генерации АФК, пролиферации, фагоцитозу и продукции защитных пептидов в сравнении с агранулярными [Hegaret et al., 2003; Nakahara et al., 2009; Andreyeva et al., 2019].

Известно, что у моллюсков изменение солёности окружающей среды приводит к изменению осмолярности внутренних сред и, как следствие, изменению клеточного объёма [Bregante et al., 2016]. В нашем исследова-

нии не обнаружено различий в метрических характеристиках клеток. Возможно, это связано со способностью клеток восстанавливать свой объём в анизоосмотических условиях – реакцией регуляторного снижения объёма (RVD). У низших позвоночных RVD осуществляется за счёт выведения из клеток ионов калия и хлора вместе с осмотически связанной водой через K^+-Cl^- симпорт и K^+-H^+ антипорт [Cossins, Gibson, 1997]. Реакция RVD у моллюсков остаётся предметом обсуждения и требует дополнительных исследований [Torre et al., 2013; Bregante et al., 2016]. Вместе с тем, в условиях гипоосмотической нагрузки определённая часть эритроцитов подверглась разрушению. Об этом свидетельствовал рост числа эритроцитарных теней в гемолимфе моллюска. Процесс лизиса, скорее всего, затронул старые эритроидные формы, для которых характерна низкая осмотическая стойкость, такая закономерность описана для низших позвоночных [Иванов, 2003; Андреева, Рябцева, 2011].

В настоящем исследовании снижение солёности до 8.8‰ индуцировало продукцию АФК гемоцитами в сравнении с контролем. Аналогичный результат получен в исследовании Zhang с соавторами при инкубации анадары в гипоосмотических условиях [Zhang et al., 2019]. Генерация окислительного взрыва играет важную роль в защите от микроорганизмов, поскольку АФК в сочетании с лизосомальными ферментами принимают участие в реакции фагоцитоза, способствуя уничтожению условно патогенных объектов

[Hegaret et al., 2003]. С другой стороны, АФК также способны окислять внутриклеточные молекулы, такие как ДНК, белки и липиды клеток. Известно, что факторы среды могут выступать в качестве стрессорных агентов, что повышает риск повреждения клеточных структур и сопровождается нарушением их функций [Hermes-Lima et al., 2015]. В нашем случае это, по-видимому, и имело место, так как рост продукции АФК происходил на фоне увеличения числа эритроцитарных теней в гемолимфе. Известно, что гипоосмотический стресс приводит к уменьшению общего числа гемоцитов у двустворчатых моллюсков вследствие их разрушения [Reid et al., 2003; Cheng et al., 2004; Bussell et al., 2008; Wang et al., 2012; Gajbhiye, Khandeparker, 2017; Wu et al., 2018]. Это совпадает с результатами, представленными в настоящей работе.

Следует отметить, что рост эритроцитарных теней в гемолимфе моллюска в условиях гипоосмотической нагрузки не коррелировал с интенсивностью флуоресценции PI, который позволяет регистрировать мёртвые клетки. Отсутствие совпадений определяется спецификой действия данного красителя. Показано, что PI способен встраиваться в ДНК клеток с повреждённой мембраной. Эритроцитарные же тени представляют собой разрушенные клетки, в которых отсутствуют ядра. Их пигментация определяется присутствием мембраносвязанного гемоглобина [Wong, 2004].

В результате гипоосмотического стресса изменилось соотношение типов гемоцитов. Это важный диагностический показатель функционального состояния организма. Считается, что реализация клеточного иммунного ответа у моллюсков в большей степени осуществляется гранулярными гемоцитами [Cajaraville, Pal, 1995; Varcia et al., 1999; Donaghy et al., 2009]. Функциональные особенности эритроцитов и амёбоцитов анадары до конца не ясны [Dang et al., 2013]. Однако снижение доли амёбоцитов может свидетельствовать о меньшей стойкости данного типа клеток при воздействии стрессовых факторов окружающей среды, в сравнении с эритроцитами. Следует также отметить, что обнаружить тени амёбоцитов на препаратах невоз-

можно в отличие от эритроцитов, которые содержат мембранно-связанный гемоглобин и поэтому окрашиваются.

Заключение

В гемолимфе анадары идентифицировано два типа клеток – эритроциты и амёбоциты. Соленосный стресс не оказал существенного влияния на морфометрические характеристики гемоцитов, однако индуцировал изменения в соотношении типов клеток. В результате гипоосмотического стресса в гемолимфе анадары существенно возросло число эритроцитарных теней. Отмеченные изменения наблюдались на фоне усиления продукции АФК, как следствие развитие окислительного стресса и повышение риска повреждения клеток.

Финансирование работы

Исследование выполнено при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-34-50080, а также частично в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ (рег. номер АААА-А 18-118021490093-4 – светооптическая микроскопия).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Андреева А.М., Рябцева И.П. Механизмы адаптации дыхательной функции крови у Teleostei // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 834–843.

- Золотницкая Р.П. Методы гистологических исследований // Лабораторные методы исследований в клинике: Справочник. М.: Медицина, 1987. С. 106–148.
- Иванов А.А. Физиология рыб. М.: Мир, 2003. 284 с.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1992. С. 84–99.
- Куропаткин А.П., Шишкин В.М., Бурлачко Д.С., Карманов В.Г., Жукова С.В., Подмарева Т.И., Лутынская Л.А. Современные и перспективные изменения солёности Азовского моря // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2015. №. 11. С. 7–16.
- Лутаенко К.А. Ожидаемые фаунистические изменения в бассейне Японского моря: влияние климата и уровня моря на распределение двустворчатых моллюсков // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 1999. Вып. 3. С. 38–64.
- Чихачёв А.С., Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. 1994. Т. 3. С. 40–45.
- Andreyeva A.Y., Efremova E.S., Kukhareva T.A. Morphological and functional characterization of hemocytes in cultivated mussel (*Mytilus galloprovincialis*) and effect of hypoxia on hemocyte parameters // Fish and Shellfish Immunology. 2019. Vol. 89. P. 361–367.
- Bachere E., Rosa R.D., Schmitt P., Poirier A.C., Merou N., Charrière G.M., Destoumieux-Garzón D The new insights into the oyster antimicrobial defense: cellular, molecular and genetic view // Fish and Shellfish Immunology. 2015. Vol. 46. No. 1. P. 50–64.
- Barcia R., Cao A., Arbeteta J., Ramos-Martinez J.I. The IL-2 Receptor in Hemocytes of the Sea Mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk // IUBMB life. 1999. Vol. 48. No. 4. P. 419–423.
- Bregante M., Carpaneto A., Piazza V., Sbrana F., Vassalli M., Faimali M., Gambale F. Osmoregulated chloride currents in Hemocytes from *Mytilus galloprovincialis* // PloS one. 2016. Vol. 11. No. 12. e0167972.
- Bussell J.A., Gidman E.A., Causton D.R., Gwynn-Jones D., Malham S.K., Jones M.L.M. Changes in the immune response and metabolic fingerprint of the mussel, *Mytilus edulis* (Linnaeus) in response to lowered salinity and physical stress // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2008. 358. P. 78–85.
- Butt D., Raftos D. Immunosuppression in Sydney rock oysters (*Saccostrea glomerata*) and QX disease in the Hawkesbury River Sydney // Marine and Freshwater Research. 2007. 58. P. 213–221.
- Cajaraville M.P., Pal S.G. Morphofunctional study of the haemocytes of the bivalve mollusc *Mytilus galloprovincialis* with emphasis on the endolysosomal compartment // Cell structure and function. 1995. Vol. 20. No. 5. P. 355–367.
- Callewaert L., Michiels C.W. Lysozymes in the animal kingdom // Journal of biosciences. 2010. Vol. 35(1). P. 127–160.
- Carballal M.J., Lopez M.C., Azevedo C., Villalba A. Hemolymph cell types of the mussel *Mytilus galloprovincialis* // Diseases of aquatic organisms. 1997. Vol. 29. No. 2. P. 127–135.
- Cheng W.T., Juang F.M., Chen J.C. The immune response of Taiwan abalone *Haliotis diversicolor supertexta* and its susceptibility to *Vibrio parahaemolyticus* at different salinity levels // Fish Shellfish Immunol. 2004. Vol. 16. P. 295–306.
- Cochennec-Laureau N., Auffret M., Renault T., Langlade A. Changes in circulating and tissue-infiltrating hemocyte parameters of European flat oysters, *Ostrea edulis*, naturally infected with *Bonamia ostreae* // Journal of invertebrate pathology. 2003. Vol. 83. No 1. P. 23–30.
- Cossins A.R., Gibson J.S. Volume-sensitive transport systems and volume homeostasis in vertebrate red blood cells // Journal of Experimental Biology. 1997. Vol. 200. No. 2. P. 343–352.
- Dang C., Cribb T.H., Osborne G., Kawasaki M., Bedin A.S., Barnes A.C Effect of a hemiuroid trematode on the hemocyte immune parameters of the cockle *Anadara trapezia* // Fish and shellfish immunology. 2013. Vol. 35. No. 3. P. 951–956.
- Davenport J., Wong T.M. Responses of the blood cockle *Anadara granosa* (L.) (Bivalvia: Arcidae) to salinity, hypoxia and aerial exposure // Aquaculture. 1986. Vol. 56. No 2. P. 151–162.
- De Zwaan A., Isani G., Cattani O., Cortesi P. Long-term anaerobic metabolism of erythrocytes of the arcid clam *Scapharca inaequivalvis* // Journal of experimental marine biology and ecology. 1995. Vol. 187. No. 1. P. 27–37.
- Donaghy L., Kim B.K., Hong H.K., Park H.S., Choi K.S. Flow cytometry studies on the populations and immune parameters of the hemocytes of the Suminoe oyster, *Crassostrea ariakensis* // Fish and shellfish immunology. 2009. Vol. 27. No. 2. P. 296–301.
- Fisher W.S., Newell R.I.E. Salinity effects on the activity of granular hemocytes of American oysters, *Crassostrea virginica* // The Biological Bulletin. 1986. Vol. 170. No. 1. P. 122–134.
- Fuhrmann M., Petton B., Quillien V., Faury N., Morga B., Pernet F. Salinity influences disease-induced mortality of the oyster *Crassostrea gigas* and infectivity of the ostreid herpesvirus 1 (OsHV-1) // Aquaculture Environment Interactions. 2016. Vol. 8. P. 543–552.
- Gagnaire B., Frouin H., Moreau K., Thomas-Guyon H., Renault T. Effects of temperature and salinity on haemocyte activities of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Fish Shellfish Immunol. 2006. Vol. 20. P. 536–547.
- Gajbhiye D.S., Khandeparker L. Immune response of the short neck clam *Paphia malabarica* to salinity stress using flow cytometry // Mar. Environ. Res. 2017. Vol. 129. P. 14–23.
- Hegaret H., Wikfors G.H., Soudant P. Flow cytometric analysis of haemocytes from eastern oysters, *Crassostrea virginica*, subjected to a sudden temperature elevation: II. Haemocyte functions: aggregation, viability, phagocytosis, and respiratory burst // Journal of experimental marine biology and ecology. 2003. Vol. 293. No. 2. P. 249–265.
- Hermes-Lima M., Moreira D.C., Rivera-Ingraham G.A., Giraud-Billoud M., Genaro-Mattos T.C., Campos É.G. Preparation for oxidative stress under hypoxia and met-

- abolic depression: revisiting the proposal two decades later // *Free Radical Biology and Medicine*. 2015. Vol. 89. P. 1122–1143.
- Holden J.A., Pipe R.K., Quaglia A., Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequivalvis* // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1994. Vol. 74. No. 2. P. 287–299.
- Kladchenko E.S., Andreyeva A.Y., Kukhareva T.A., Soldatov, A.A. Morphologic, cytometric and functional characterisation of *Anadara kagoshimensis* hemocytes // *Fish and Shellfish Immunology*. 2020. Vol. 98. P. 1030–1032.
- Kolyuchkina G.A., Ismailov A.D. Morpho-functional characteristics of bivalve mollusks under the experimental environmental pollution by heavy metals // *Oceanology*. 2011. Vol. 51. No. 5. P. 804.
- Li J., Zhang Y., Zhang Y., Xiang Z., Tong Y., Qu F., Yu Z. Genomic characterization and expression analysis of five novel IL-17 genes in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // *Fish and shellfish immunology*. 2014. Vol. 40. No. 2. P.455–465.
- Matozzo V. Aspects of eco-immunology in molluscs // *Invertebrate Survival Journal*. 2016. Vol. 13. No. 1. P. 116–121.
- Matozzo V., Monari M., Foschi J., Serrazanetti G.P., Cattani O., Marin M.G. Effects of salinity on the clam *Chamelea gallina*. Part I: alterations in immune responses // *Mar. Biol.* 2007. Vol. 151. P. 1051–1058.
- Mello D.F., De Oliveira E.S., Vieira R.C., Simoes E., Trevisan R., Dafre A.L., Barracco M.A. Cellular and transcriptional responses of *Crassostrea gigas* hemocytes exposed in vitro to brevetoxin (PbTx-2) // *Marine drugs*. 2012. Vol. 10. No. 3. P. 583–597.
- Nakahara Y., Shimura S., Ueno C., Kanamori Y., Mita K., Kiuchi M., Kamimura M. Purification and characterization of silkworm hemocytes by flow cytometry // *Developmental and Comparative Immunology*. 2009. Vol. 33. No. 4. P. 439–448.
- Novitskaya V.N., Soldatov A.A. Peculiarities of Functional Morphology of Erythroid Elements of Hemolymph of the Bivalve Mollusk *Anadara inaequivalvis*, the Black Sea // *Hydrobiological Journal*. 2013. Vol. 49. No. 6. P. 64–71.
- Perrigault M., Dahl S.F., Espinosa E.P., Allam B. Effects of salinity on hard clam (*Mercenaria mercenaria*) defense parameters and QPX disease dynamics // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2012. Vol. 110. P. 73–82.
- Phuvasate S., Su Y.C. Impact of water salinity and types of oysters on depuration for reducing *Vibrio parahaemolyticus* in Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) // *Food Control*. 2013. Vol. 32. P. 569–573.
- Poutiers J.M. Gastropods // *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific*. 1998. Vol. 1. P. 363–648.
- Reid H.I., Soudant P., Lambert C., Paillard C., Birkbeck T.H. Salinity effects on immune parameters of *Ruditapes philippinarum* challenged with *Vibrio tapetis* // *Dis. Aquat. Org.* 2003. Vol. 56. P. 249–258.
- Revkov N.K., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E., Kucheruk N.V. The state of zoobenthos // *Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution*. 2008. P. 243.
- Rinaldi E. Alcuni dati significativi sulla proliferazione di *Scapharca inaequivalvis* (Bruguière, 1789) in Adriatico lungo la costa Romagnola // *Bollettino Malacologico*. 1985. Vol. 21. P. 41–42.
- Soldatov A.A., Andreenko T.I., Sysoeva I.V., Sysoev A.A. Tissue specificity of metabolism in the bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* Br. under conditions of experimental anoxia // *J. Evolutionary Biochem. Physiol.* 2009. Vol. 45. Iss 3. P. 349–355.
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Borodina A.V., Golovina I.V. Glutathione Antioxidant Complex and Carotenoid Composition in Tissues of the Bivalve Mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // *J. Evolutionary Biochem. Physiol.* 2017. Vol. 53. Iss. 4. P. 289–297.
- Soldatov A.A., Kukhareva T.A., Andreeva A.Y., Efremova E.S. Erythroid Elements of Hemolymph in *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under Conditions of the Combined Action of Hypoxia and Hydrogen Sulfide Contamination // *Russian J. Mar. Biol.* 2018. Vol. 44. Iss. 6. P. 452–457.
- Song L., Wang L., Qiu L., Zhang H. Bivalve immunity // *Invertebrate immunity*. Springer: Boston, MA, 2010. P. 44–65.
- Taylor A.M., Maher W.A., Ubrihien R.P. Mortality, condition index and cellular responses of *Anadara trapezia* to combined salinity and temperature stress // *Journal of experimental marine biology and ecology*. 2017. 497. P. 172–179.
- Torre A., Trischitta F., Faggio C. Effect of CdCl₂ on regulatory volume decrease (RVD) in *Mytilus galloprovincialis* digestive cells // *Toxicology in Vitro*. 2013. Vol. 27. No. 4. P. 1260–1266.
- Wang L., Song X., Song L. The oyster immunity // *Developmental and Comparative Immunology*. 2018. Vol. 80. P. 99–118.
- Wang Y.J., Hu M.H., Cheung S.G., Shin P.K.S., Lu W.Q., Li J.L. Immune parameter changes of hemocytes in green-lipped mussel *Perna viridis* exposure to hypoxia and hyposalinity // *Aquaculture*. 2012. Vol. 356. P. 22–29.
- Wong P.A hypothesis on the role of the electrical charge of haemoglobin in regulating the erythrocyte shape // *Med. Hypotheses*. 2004. Vol. 62. No 1. P. 124–129.
- Wu F., Xie Z., Lan Y., Dupont S., Sun M., Cui S., Lu, W. Short-term exposure of *Mytilus coruscus* to decreased pH and salinity change impacts immune parameters of their haemocytes // *Frontiers in physiology*. 2018. Vol. 9. P. 166.
- Zhang M., Li L., Liu Y., Gao X. Effects of a Sudden Drop in Salinity on Immune Response Mechanisms of *Anadara kagoshimensis* // *International journal of molecular sciences*. 2019. Vol. 20. No. 18. P. 4365.
- Zwaan A., Cortesi P., Thillart G., Brooks S, Storey K.B., Roos J. Energy metabolism of bivalves at reduced oxygen tensions // *Mar. Coast. Eutroph.* 1992. P. 1029–1040.
- Zwaan A., Cortesi P., Thillart G., Storey K.B. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: A biochemical analysis // *Mar. Biol. Berlin*. 1991. Vol. 111. No. 3. P. 343–351.

IMPACT OF LOW SALINITY ON HEMOCYTES MORPHOLOGY AND FUNCTIONAL ASPECTS IN INVASIVE CLAM ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)

© 2020 Kladchenko E.S.^{a, b, *}, Andreyeva A.Yu.^a, Kukhareva T.A.^a, Rychkova V.N.^a, Soldatov A.A.^a, Mindukshev, I.V.^b

^a A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol 299011, Russia

^b Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry of the RAS, St-Petersburg 194223, Russia

e-mail: *kladchenko_ekaterina@bk.ru

Impact of low salinity on morphology and function of hemocytes in ark clam species *Anadara kagoshimensis* was investigated using light microscopy and flow cytometry. In control group the water salinity was adjusted to 19.6‰, and experimental group was maintained at 14.8‰ and 8.8‰. Two cell types, amebocytes and erythrocytes, were identified in control group of ark clams. Erythrocytes constituted the main type of the cells, and amounted to 92.3±3.9 %. Hyposalinity changed that proportion: the number of amebocytes decreased 2.7 times and number of erythrocytes increased 7.6 times. Morphometric characteristics of hemocytes didn't show statistically significant changes. As far as salinity decreased, the number of erythrocyte shades in hemolymph increased (3.5 times at salinity 8.8‰) and, in hemocytes, the reactive oxygen species (ROS) production grew (3.5. times at salinity 8.8‰).

Key words: hyposalinity stress, ark clam, hemocyte, flowing cytometry, light microscopy.

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *AMORPHA FRUTICOSA* L. В РАЙОНЕ КАНЕВСКОЙ ГЭС (УКРАИНА) В СВЯЗИ С ГИДРОХОРИЕЙ

© 2021 Шевчик Т.В.^a, Двирна Т.С.^{b,*}, Шевчик В.Л.^a

^a Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко, Институт биологии и медицины, Киев 02000, Украина

^b Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев 01601, Украина
e-mail: *dvirna_t@ukr.net

Поступила в редакцию 16.02.2020. После доработки 23.01.2021. Принята к публикации 17.02.2021.

Amorpha fruticosa L. – кенофит североамериканского происхождения, эргазиофит. В настоящее время данный вид натурализовался на значительных площадях и стал фоновым на побережьях водохранилищ Днепровских ГЭС. Необходимо выяснить причины особенностей распределения популяций *A. fruticosa* на разных участках побережья Среднего Днепра в условиях искусственной регуляции его стока. Доказано, что высокая плавучесть плодов *A. fruticosa* обеспечивает возможность её активного расселения вдоль русел рек естественным путём в условиях перепадов уровня поверхностного стока именно во время весенних наводнений. Главным и определяющим фактором активной диссеминации вида на побережье Каневского и Кременчугского водохранилищ является частое изменение максимального уровня водной поверхности. Узкий высотный диапазон распространения этого вида на побережье в нижних частях, и, соответственно, более широкий в верхних частях водохранилищ определяется соответствующими показателями перепадов уровня воды. Возможность искусственной регуляции уровня водной поверхности при знании особенностей гидрохории этого инвазионного вида даёт возможность влиять на его распространение на территории у водохранилищ.

Ключевые слова: *Amorpha fruticosa* L., биологические инвазии, гидрохория, диссеминация, Украина.

Введение

Инвазии видов чужеродного происхождения и их влияние на природу и окружающую среду ставит перед биологами конкретные исследовательские задачи. Достаточно важным является изучение механизмов расселения видов. В первую очередь необходимо исследовать отдельные виды, проявляющие свою высокую инвазионную способность в условиях определённых природных территорий. Именно таковым является *Amorpha fruticosa* на пойме среднего течения Днепра. *A. fruticosa* – кенофит североамериканского происхождения, эргазиофит, с европейско-американским современным ареалом. Широкое использование данного вида с лесомелиоративными целями в лесном хозяйстве вызвало спонтанное распространение его ценопопуляций и привело к наращиванию их численности и быстрому расширению границ вторичного ареала, в том числе в Украине. В настоящее время вид натурализовался на зна-

чительных площадях и стал фоновым на побережьях водохранилищ Днепровских ГЭС и в приустьевых частях большинства правобережных и левобережных притоков Днепра. Проведённые исследования в различных регионах, где имеются большие площади с зарослями этого вида, показывают высокую адаптированность к различным условиям, большую скорость экспансии и неоднозначность оценки его экосистемной роли в растительном покрове и значения для хозяйства [Ружіленко, 2002; Мануїлова, 2005; Sarateanu et al., 2008; Євтушенко, Іванько, 2009; Chauge, Fried, 2011; Kelbel, 2012; Blagojević et al., 2014; Csiszár et al., 2013; Егошин, 2014]. Недавние геоботанические исследования показывают довольно широкий диапазон возможностей участия *A. fruticosa* в различных растительных сообществах [Любченко, 1987; Siebold, Fischer, 2013; Karmyzova, 2014; Шевчик, Шевчик, 2019]. В то же время возникает ряд вопросов относительно очевидных разли-

чий в характере распределения ценопопуляций вида на различных островных участках в пределах акватории Каневского и Кременчугского водохранилищ.

Выяснению особенностей распределения ценопопуляций *A. fruticosa* на пойменных участках и механизмов их возобновления путём разноса плодов полыми водами посвящено данное исследование. Оно является основой для разработки эффективных мер менеджмента природных территорий, подвергающихся воздействию этого инвазионного вида, в том числе и пойменных островов Каневского природного заповедника.

Территория исследования

Территория, где проводились исследования, охватывает южное побережье Каневского вдхр. (севернее плотины Каневской ГЭС), пойменные острова и побережье северной части Кременчугского вдхр. (южнее плотины Каневской ГЭС) (рис. 1.). Согласно схеме физико-географического районирования Украины, эти территории относятся к Днепровскому пойменно-боровому району, Северо-приднепровской Террасной низменной области, Левобережно-Днепровского лесостепного края, Лесостепной зоны, Восточно-Европейской физико-географической страны [Экологічна..., 2006].

В геоморфологическом отношении это участки первой надпойменной (боровой) террасы и поймы. Поверхность сложена древними и современными аллювиальными песчаными отложениями, часто переотложенными ветром. Поэтому характерны эоловые формы рельефа, в частности песчаные гряды, дюны и ниши выдувания. Почвы преимущественно слабоподзолистые или слабо-сформированные на возвышенностях, а на снижениях имеют гидроморфные признаки. Сумма активных температур выше 10 °С составляет 2600–2800 °С, что указывает на хорошее обеспечение теплом в период вегетации. Сумма осадков за год составляет 450–550 мм, из которых 50% выпадают во время вегетации. Часто для второй половины вегетационного периода (июль-август) характерны длительные засухи [Физико-географическое..., 1968]. Глубина грунтовых вод определяется уровнем поверхностного стока и обычно изменяется в пределах 0.5–2.5 м от поверхности. Растительность представлена лугово-степными, лугово-болотными и лесными сообществами. Влажные и болотистые луга, заросли прибрежно-водной растительности распространены на понижениях рельефа. Самые большие площади заняты сообществами ассоциаций *Caricetum gracilis* Almquist, 1929, *Caricetum acutiformis* Sauer 1937,



Рис. 1. Территория проведённого исследования (выделена четырёхугольником).

Phragmitetum communis (Game 1927) Schmale 1939. Луговая растительность представлена, главным образом, фитоценозами, которые формируются в условиях остро-переменного режима увлажнения (союз *Agrostion vinealis* Sipaylova et al. 1985) и на переувлажнённых почвах (союз *Filipendulion ulmariae* Segal ex Westhoff et Den Held 1969). Распространена также кустарниковая и лесная растительность. На участках поймы с резко переменным водоснабжением растут леса *Salicetea purpureae* Moor 1958. Регулярно встречаются сообщества классов *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Franguletea* Doing ex Westhoff in Westhoff et Den Held 1969. На боровой террасе значительные площади заняты лесами классов *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959, *Pyrolo-Pinetea sylvestris* Korneck 1974 и *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939. Самые высокие и наиболее сухие песчаные участки заняты сообществами класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novak 1941.

Материалы и методы

В работе использованы данные визуальных наблюдений за размещением зарослей *A. fruticosa* на описываемой территории за последние 25 лет. Для точного измерения превышения точек поверхности почвы с ростом отдельных особей этого растения на побережье Каневского и Кременчугского водохранилищ использовали нивелир Н-3. Такие измерения на побережье Каневского водохранилища проводились в непосредственной близости от водомерного поста Каневской ГЭС (сделано 15 промеров). Для определения абсолютных значений высоты для каждой из измеренных точек использовали показатели уровня воды на время измерений по данным этого же водомерного поста. Показатель абсолютной высоты снятых точек на пойменных участках, расположенных ниже плотины Каневской ГЭС, определяли на основе измеренных превышений над стационарными водомерными рейками с известными абсолютными отметками, которые расположены на берегу Днепра (координаты 49.725335° с. ш.; 31.534579°

в. д.). Также использованы данные точного нивелирования с описанием геоботанического профиля на пойменном о. Круглик (Каневский природный заповедник), опубликованные в литературе [Шевчик и др., 2001]. Для отображения диапазона перепадов уровней воды выше и ниже плотины Каневской ГЭС использованы данные наблюдений водомерных постов, приводимые в разделе «Воды» в «Летописи природы Каневского природного заповедника» [Літопис..., 1970–2018]. Для выявления динамики осыпания плодов *A. fruticosa* в весенний период в марте – июне 2016 г. проводились наблюдения с точными подсчётами плодов (на 20 побегах из 20 различных кустов). Кроме этого, велись дополнительные наблюдения без точных подсчётов за процессом осыпания плодов на пяти кустах вида, растущих в прибрежной зоне. Для определения скорости намокания и оседания в воде плодов растения и влияния на этот процесс температурного режима проведён эксперимент. В две пластиковые бутылки, заполненные водой, высыпали по 100 плодов *A. fruticosa* и делали учёт с периодичностью 3–5 дней. Также для анализа использованы данные регулярных наблюдений за погодой, проводимых на метеостанции Каневского природного заповедника, расположенной в непосредственной близости (координаты 49.723520° с. ш.; 31.535380° в. д.) к территории наших исследований.

Результаты и обсуждение

Процесс осыпания плодов начинается с осени, к началу весны часть плодов осыпается. Так, среднее арифметическое плодов на одном конечном побеге соцветия особей *A. fruticosa*, растущих в прибрежных биотопах, в начале ноября составляет 149.35 ± 0.46 . Во время начала наблюдения процесса осыпания плодов (01.03.2018) на двух модельных побегах уже отмечено 175 плодов. То есть зимой осыпается около 59% плодов. И все же значительная часть плодов продолжает осыпаться и в весенний период (рис. 2.).

Конечно, на этот процесс большое влияние оказывает ветер. В частности фиксируется увеличение количества осыпанных плодов

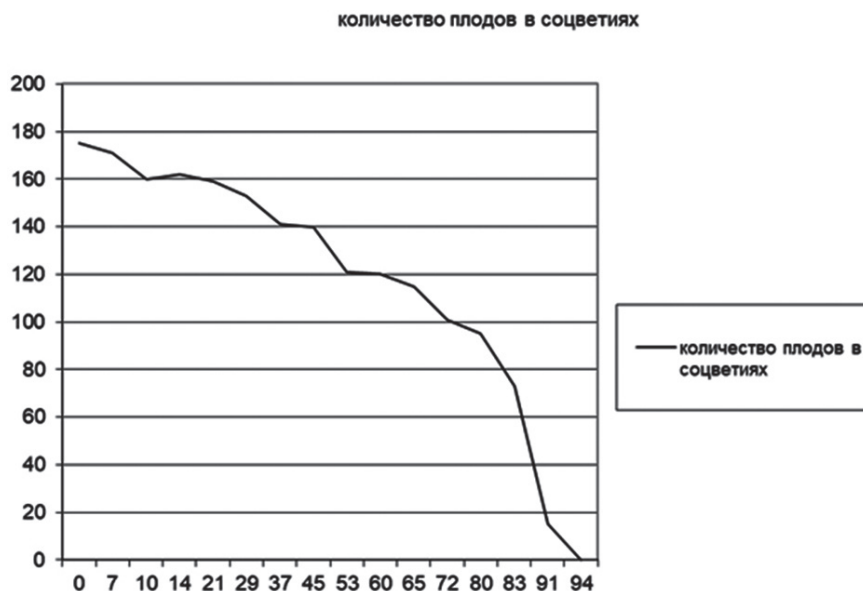


Рис. 2. Динамика осыпания плодов *Amorpha fruticosa* (по наблюдениям с 01.03 по 03.06.2016 г.) (вертикальная шкала – количество плодов; горизонтальная шкала – продолжительность наблюдений в днях).

с 7-го по 10-й день наблюдения, когда сила ветра иногда достигала 14 м/с, также с 45-го по 53-й день при усилении ветра в отдельные дни до 16 м/с. И всё же, очевидно, что основной причиной активизации осыпания плодов *A. fruticosa* является ослабление прикрепления плодов в соцветии. Это может быть обусловлено как действием чисто физических факторов (нарастание сухости воздуха, рез-

кие перепады суточных температур), так и процессом биологической деструкции плодоножек, вызванной нарастанием температуры воздуха и, соответственно, нарастанием микробиологической активности среды. Об этом свидетельствует тот факт, что за март и первую половину апреля, при наличии в отдельные дни сильного ветра, осыпались 20% плодов, а уже до 5 июня – 80%.

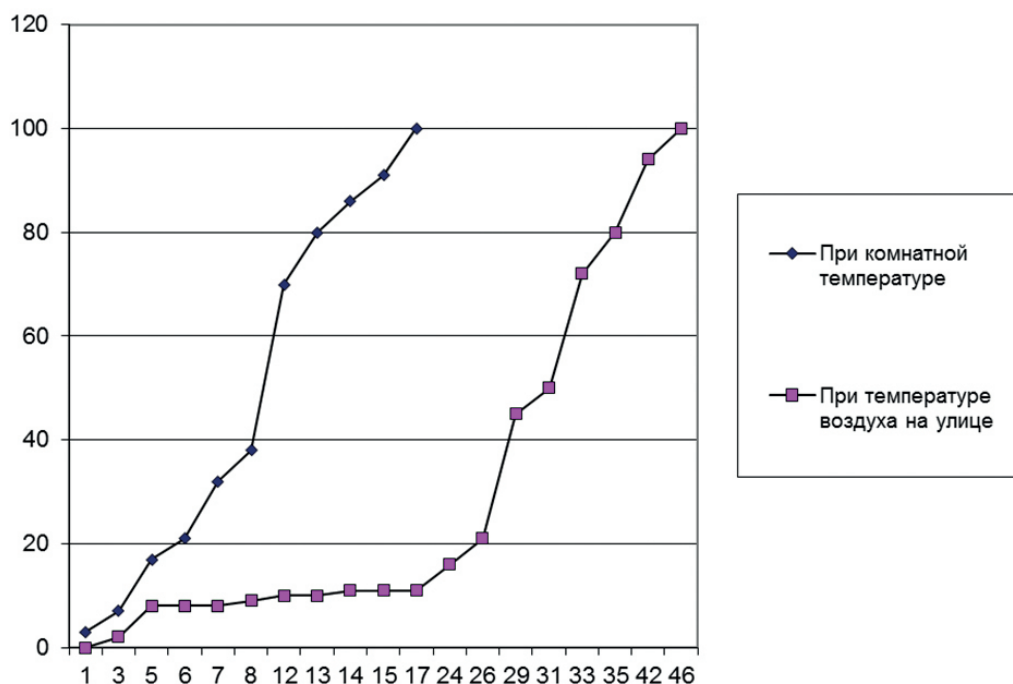


Рис. 3. Скорость осадения плодов *Amorpha fruticosa* в воде в условиях разного температурного режима (вертикальная ось – количество затонувших плодов; горизонтальная ось – продолжительность в днях с 13.03.2019 по 30.04.2019).



Рис. 4. Температура воздуха на улице с 13.03 2019 по 30.04.2019 в месте наблюдения (вертикальная шкала – показания температуры в °C; горизонтальная шкала – календарные даты).

Интересным и достаточно значимым для эффективности распространения водой плодов является их свойство подолгу удерживаться на воде. Такое их свойство в определённой степени обусловлено наличием на поверхности плодов железистых образований со специфическим содержанием, в частности эфирных масел.

Это подтверждается тем, что плоды с удалёнными желёзками осаждаются в воде комнатной температуры в три раза быстрее, чем контрольные, в которых не проводили удаление желёзок. Плавучесть плодов *A. fruticosa* в значительной степени определяется также и температурой воды. Так, в посуде с водой комнатной температуры (17–19 °C) уже за

первые 17 дней наблюдений затонуло 100% плодов. Осаждение плодов в таких условиях было более или менее выраженным и имело линейный характер. В сосуде с водой, стоявшей в тени на открытом воздухе, за этот же период экспонирования затонуло лишь 12% плодов. Интенсивность осаждения плодов в сосуде, который экспонировался на открытом воздухе, резко возросла, только когда среднесуточные температуры воздуха превысили показатель 10 °C (рис. 3, 4).

Учитывая колебание показателей температуры воды и воздуха (рис. 4, 5) и их влияние на осаждение плодов (рис. 3), можно обнаружить период лучшей плавучести плодов. Согласно нашим исследованиям, это проме-

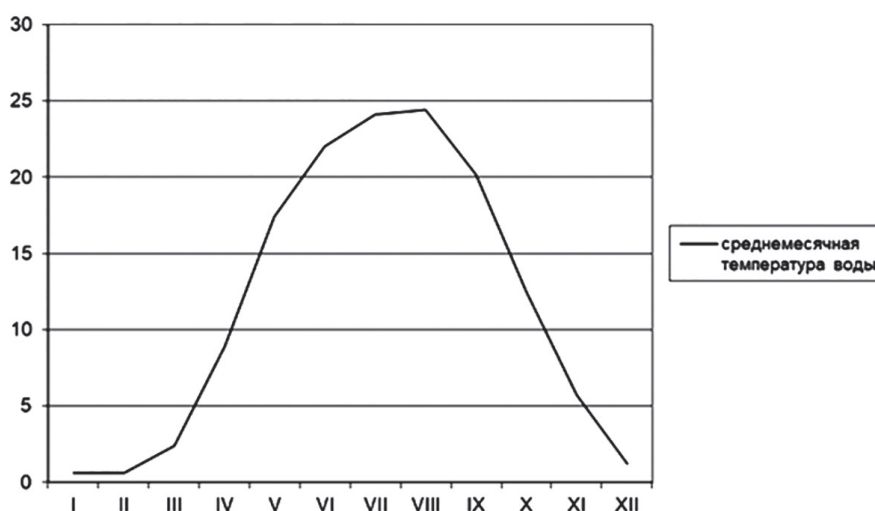


Рис. 5. Изменение температуры воды в Днепре по данным среднемесячных показателей за 2016–2018 гг. (вертикальная шкала – показания температуры в °C; горизонтальная шкала – месяцы).

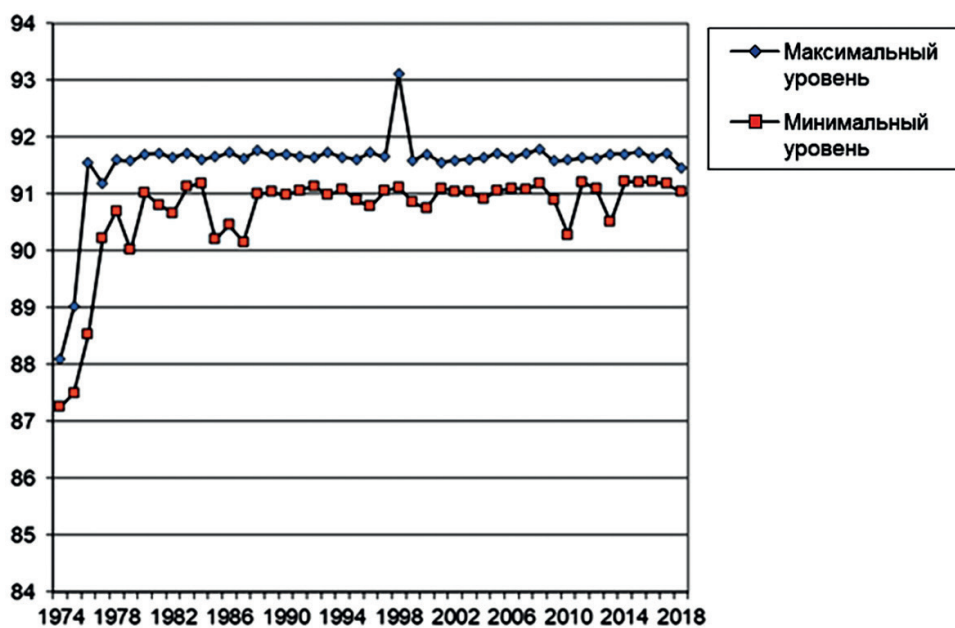


Рис. 6. Перепад уровня водной поверхности Каневского водохранилища по максимальным и минимальным показателям по годам с момента его заполнения.

жуток времени, который длится с конца зимы до третьей декады апреля. Как видно из результатов наших наблюдений (рис. 2), за этот период осыпались около 30% от того количества плодов, которые оставались в соцветиях в начале весны.

Конечно, в отдельные годы с аномалиями погоды эта временная характеристика процесса осыпания и распространения паводковой водой плодов может иметь отклонения в разных направлениях.

На основе проведенных нами обследований южной (нижней) части побережья Каневского вдхр. можно уверенно утверждать, что наиболее значительные очаги ценопопуляций *A. fruticosa* спонтанного происхождения на этих территориях сосредоточены вдоль береговой линии. Подобный характер распространения этот вид имеет и на островах Жовнино и Добробут, расположенных в центральной части Кременчугского вдхр., напротив впадения в него р. Сула. Лишь изредка этот вид встречается здесь в отдалении от берега и представлен популяциями искусственного происхождения. Определяющим для возможности распространения плодов на наиболее возвышенных участках является максимальный уровень воды. *A. fruticosa* имеет сплошное распространение в диапазоне высот от

91.45 до 92.5 м над ур. моря. Размах перепада уровня водной поверхности в водохранилище с момента его заполнения водой (рис. 6) вполне соответствует и диапазону распределения ценопопуляций этого вида-гидрохора в прибрежной полосе. Наиболее эффективно распространение вида происходит при совпадении во времени наивысшего уровня водной поверхности и активного осыпания плодов. Поэтому некоторая ограниченность в распространении аморфы на побережьях нижней части Каневского вдхр. обусловлена также и сезонными особенностями колебания уровня воды. Так за последние 10 лет самый высокий уровень воды в водохранилище, когда происходит незначительное осыпание плодов, наблюдался 7 раз (июнь – декабрь) и только 3 раза высокий уровень совпал с началом активного осыпания плодов (март – апрель). Очевидно, наиболее важным для диссеминации периодом на участках побережий нижних частей водохранилищ имеет фракция плодов, что осыпаются осенью и в начале зимы. Во вторую половину зимы и в начале весны в нижних частях водохранилищ обычна тенденция понижения уровня воды, что объясняется особенностями режима работы ГЭС.

Наличие особей *A. fruticosa* на поверхности несколько выше средних многолетних пи-

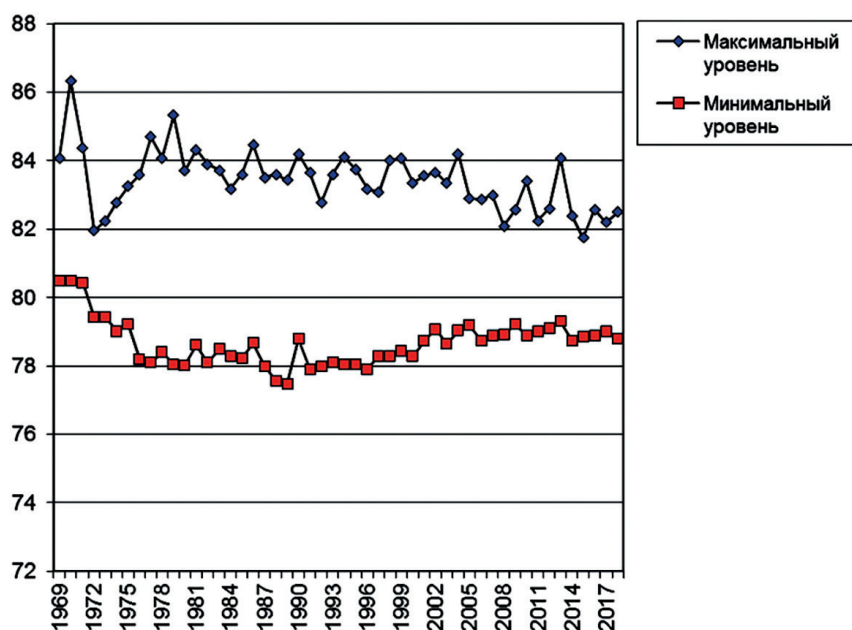


Рис. 7. Перепад уровня водной поверхности Днепра ниже плотины Каневской ГЭС по максимальным и минимальным показателям по годам (1969–2018).

ков уровня водохранилища объясняется как чрезмерным наполнением его водой в отдельные годы (например, 1998 г.), так и усилением эффекта диссеминации благодаря волнам.

Большую значимость для быстрого распространения плодов аморфы на большие расстояния ниже плотины Каневской ГЭС имеет режим сброса воды из водохранилища, а соответственно и перепады уровней воды в течение года. В отдельные годы перепады уровня составляли до 6 м (рис. 7). Проведённые нами измерения высоких в рельефе точек поверхности и местонахождения особей этого вида вдоль правого берега Днепра и анализ данных, имеющих в литературе [Шевчик и др., 2001], показывают диапазон от 81.1 до 86.6 м над ур. моря. Эти показатели также хорошо совпадают с диапазоном колебания водной поверхности ниже плотины Каневской ГЭС и демонстрируют значимость гидрохории для *A. fruticosa*, как основного способа распространения на пойменных территориях. Фактически этот вид сейчас имеет распространение по всем высотным диапазонам поймы в верхней (северной) части Кременчугского вдхр. [Шевчик и др., 2015]. Такая высокая активность расселения на этой части в значительной степени обусловлена и совпадением во времени высоких уровней водной поверхно-

сти и активного осыпания плодов. Так, за все последние 10 лет самые высокие показатели уровня водной поверхности здесь наблюдались с последней декады февраля (например, 2014 г.) до первой декады мая (2011 г.), то есть как раз во время начала активного осыпания плодов *A. fruticosa*. Кроме этого, в связи с работой ГЭС на больших акваториях верхних частей водохранилищ практически отсутствует ледяной покров, и процессы распространения водой плодов продолжаются круглый год, включая зимний период.

Выводы

Высокая плавучесть плодов *A. fruticosa* обеспечивает возможность её активного расселения вдоль русел рек естественным путём в условиях перепадов уровня поверхностного стока, особенно во время весенних паводков. Главным и определяющим фактором активного распространения вида на побережье Каневского и Кременчугского водохранилищ является частое изменение отметок максимального уровня водной поверхности. Узкий высотный диапазон распространения исследуемого вида (от 91.45 до 92.5 м над ур. моря) на побережье в нижней части Каневского вдхр. и, соответственно, значительно (в 5 раз) более широкий в верхней части Кременчугского вдхр. (от 81.1

до 86.6 м над ур. моря) определяется соответствующими показателями перепадов уровня воды в этих частях водохранилищ. Возможность искусственной регуляции уровня водной поверхности при знании особенностей гидрохории *A. fruticosa* позволяет влиять на его распространение на территориях побережий водохранилищ. Эффективным способом понижения активности процесса распространения этого инвазионного вида в прибрежной зоне водохранилищ и на пойме может быть максимальная стабилизация уровня воды в водохранилищах за счёт уменьшения пиковых нагрузок на работу ГЭС.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по темам «Мониторинг экосистем Каневского природного заповедника («Летопись природы») и редкого биоразнообразия объектов Изумрудной сети Среднего Приднепровья», № 18 БП036-04; «Научные основы полифункциональной информационной системы эколого-ботанических данных для обеспечения классификации, сравнительного анализа, менеджмента и сохранения биотопов», № 0120U101076.

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

- Егошин А.В. Чужеродные виды юга Российского Причерноморья, их биоклиматические и эколого-географические требования // *Изв. Саратовского ун-та. Сер. химия, биология, экология*. 2014. Т. 14. № 4. С. 36–6.
- Екологічна енциклопедія. К.: Центр екол. освіти та інформації. 2006. Т. 1. 432 с.
- Свтушенко Т.М., Іванько І.А. Особливості деревних культуро-фітоценозів парку імені Воронцова м. Дніпропетровськ // *У зб.: Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. V Міжнародна наукова конференція. (Дніпропетровськ, 12–16 жовтня 2009 р.). Дніпропетровськ, 2009. С. 10–11.*
- Літопис природи Канівського природного заповідника. Канів. 1970–2018. Т. 1–51.
- Любченко В.М. Распространение аморфы кустарниковой в фитоценозах Каневского заповедника // *Бюллетень Государственного Ботанического Сада*. 1987. Т. 46. С. 49–50.
- Мануїлова Г.М. Фітомеліорація девастрованих ландшафтів в умовах Львівщини: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: Спец. 03.00.05 «Ботаніка». Львів, 2005. 19 с.
- Ружіленко Н.С. Видовий склад і динаміка населення землерійок (Soicidae) заплавної островів Канівського заповідника // *Вісн. Луган. держ. пед. ін.-ту*. 2002. Т. 4. № 1. С. 125–135.
- Физико-географическое районирование Украинской ССР / Под ред. В.П. Попова, А.М. Маринича, А.И. Ланько. К.: Изд-во Киевск. ун-та, 1968. 683 с.
- Шевчик В.Л., Борисенко М.М., Шевчик Т.В. *Amorpha fruticosa* L. (Fabaceae) на заплаві Канівського природного заповідника та можливості корекції фітоценозів з її участю // *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2015. Т. 13. № 5. С. 195–202.
- Шевчик В.Л., Сенчило О.О., Полішко О.Д. Геоботанічна характеристика основних стадій первинної сукцесії заплавної островів Канівського природного заповідника Заповідна справа в Україні // *Заповідна справа в Україні*. 2001. Т. 7. С. 15–22.
- Шевчик В.Л., Шевчик Т.В. Фітоценотична характеристика угруповань із участю *Amorpha fruticosa* (Fabaceae) у Середньому Придніпров'ї (Україна) // *Укр. бот. журн*. 2019. Т. 76. № 1. С. 42–51.
- Blagojević M., Konstantinovi B., Kurjakov A., Samardžić N. Seed Bank of *Amorpha fruticosa* L. on some Ruderal Sites in Serbia // In: *Neobiota 2014. 8th International conference on biological invasions from understanding to action*. Antalya, Turkey, 03–08 November 2014. P. 74.
- Chauge N., Fried G. Community – level impacts of three invasive alien plants in Mediterranean coastal habitats // In: *3th International Symposium environmental weeds and invasive plants*. Monteverite, 2011. P. 17.
- Csiszár A., Korda M., Schmidt D., Spori D., Teleki B., Tiborc V., Zagyvai G., Bartha D. Allelopathic potential of some invasive woody plant species occurring in Hungary // *Allelopathy Journal*. 2013. Vol. 31. Is. 2. P. 309–318.
- Karmyzo L. Ecological study of invasive *Amorpha fruticosa* at research biological stations within steppe zone, Ukraine // *Вісн. Харк. нац. ун-ту ім. В.Н.Каразіна. Сер.: біологія*. 2014. Т. 22. № 11. С. 300–304.
- Kelbel P. Comparison of invasive woody plant species presence in the Botanical garden of P.J. Šafárik University in Košice from the viewpoint of time and management of sanitation measures // *Thaiszia – Journal of Botany*. 2012. Т. 22. No. 2. С. 163–180.
- Sarateanu V., Horablaga M.N., Stroia M.S., Butnarin M., Bostan C. Approach on the shrub invasive species impact on western Romanian grasslands // *Lucrări științifice Facultatea de Agricultură*. 2008. No. 40. P. 315–318.
- Siebold S., Fischer A. Suppression of alien invasive species by traditional land use forms: *Amorpha fruticosa* L. in the Croatian nature park Lonjsko Polje // *Sauteria*. 2013. Vol. 20. P. 265–276.

ON DISTRIBUTION PATTERN OF *AMORPHA FRUTICOSA* L. IN THE REGION OF KANEVSKAYA HYDROPOWER STATION (UKRAINE) IN CONNECTION WITH HYDROCHORY

© 2021 Shevchyk T.V.^a, Dvirna T.S.^b, Shevchyk V.L.^a

^a Kyiv National Taras Shevchenko University, NSC Institute of Biology and Medicine,
Kiev 02000, Ukraine;

^b M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev 01601, Ukraine;
e-mail: *dvirna_t@ukr.net

Amorpha fruticosa L. is a kenophyte of North American origin, ergaziophyte. Currently, this species naturalized over large areas and became the background on the coast waters of the Dnieper reservoirs of hydropower stations. It is necessary to clarify the reasons for the distribution of *A. fruticosa* populations in different parts of the Middle Dnieper coast under conditions of artificial regulation of its water yield. It has been proven that the high buoyancy of *A. fruticosa* fruits provides the possibility of its active dispersal along river beds in a natural way under conditions of fluctuations in the level of surface water yield right in spring floods. The main and determining factor in the active dissemination of the species on the coast of the Kanev and Kremenchug reservoirs is the frequent variability of the maximum water surface level. The narrow altitudinal range of distribution of this species on the coast in the lower parts, and accordingly, wider in the upper parts of the reservoirs is determined by the corresponding indicators of water level differences. The possibility of artificial regulation of the water surface level with knowledge of the characteristics of hydrochory of this invasive species makes it possible to influence its distribution in the territory near the reservoirs.

Key words: *Amorpha fruticosa* L., biological invasions, hydrochory, dissemination, Ukraine.

ЧИСЛЕННОСТЬ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) И *K. LONGISPINA* (KELLICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В СООБЩЕСТВАХ ЗООПЛАНКТОНА ПУСТЫНСКОЙ ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 Шурганова Г.В.^{а,*}, Золотарева Т.В.^{а,**}, Кудрин И.А.^{а,***}, Жихарев В.С.^{а,****}, Гаврилко Д.Е.^{а,*****}, Ильин М.Ю.^{б,с,*****}

^а Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», Нижний Новгород, 603950; Россия

^б ООО «НПО Собский рыболовный завод», п. Харп, Ямало-Ненецкий автономный округ, 629420; Россия

^с Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, 620144; Россия
e-mail: *galina.ngu@mail.ru, **tanyakuklina.nn@yandex.ru, ***kudriniv@mail.ru, ****slava.ziharev@ro.ru, *****dima_gavrilko@mail.ru, *****maxim_ilin@list.ru

Поступила в редакцию 18.04.2020. После доработки 05.02.2021. Принята к публикации 17.02.2021.

В работе представлены особенности пространственного размещения сообществ зоопланктона на акватории Пустынской озёрно-речной системы. В выделенных сообществах проанализировано обилие двух родственных видов рода *Kellicottia*, чужеродного *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) и аборигенного *K. longispina* (Kellicott, 1879), в 2013–2017 гг. Наибольшая численность коловратки отмечена в зоопланктоценозах мезотрофных водных объектов (р. Серёжа и оз. Свято). Установлено, что после периода массового развития *K. bostoniensis* в 2013–2014 гг., которое может быть обусловлено начальным этапом натурализации чужеродного вида, его численность резко снижалась. В 2013–2014 гг. количество аборигенного вида *K. longispina* (Kellicott, 1879) было значительно ниже, чем чужеродного. В 2017 г. *K. longispina* доминировала в Протоке и оз. Свято. Показано, что наибольшая плотность обоих видов характерна для металимниона мезотрофного оз. Свято. Выявлена статистически значимая положительная корреляция численности *K. bostoniensis* с температурой, прозрачностью и рН воды, а также численностью хищных видов зоопланктона. Численность аборигенного вида *K. longispina* отрицательно коррелировала лишь со значением рН воды.

Ключевые слова: сообщества, чужеродные виды, *Kellicottia bostoniensis*, *Kellicottia longispina*, динамика, водоёмы, водотоки, Нижегородская область.

Введение

Известно, что вселение новых видов во внутренние воды может привести к изменению их экологического состояния и трансформации сообществ гидробионтов [Garcia-Berthou et al., 2005; Vomfim et al., 2016, Leuven et al., 2017]. При этом научные исследования должны быть направлены не только на выявление векторов и инвазионных коридоров чужеродных видов, но и на определение факторов среды, обеспечивающих их успешную натурализацию [Leuven et al., 2017; Walraven et al., 2017].

Изучение процесса вселения коловраток представляет особый интерес, поскольку в отличие от крупных организмов, как правило,

преднамеренно транспортируемых людьми, зоопланктонные виды зачастую сложно идентифицировать, трудно установить момент их появления в сообществе [Leuven et al., 2017]. В настоящее время не ослабевает интерес исследователей к изучению распространения и влияния североамериканской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) на планктонные сообщества в целом, а также их отдельные компоненты [De Paggi, 2002; Zhdanova et al., 2016; Shurганова et al., 2017; Крайнев и др., 2018; Шурганова и др., 2019; Oliveira et al., 2019]. Чужеродный вид широко распространён во многих водных объектах Северной Европы [Josefsson, Andersson, 2001; Streble, Krauter, 2006; Lehtovaara et al., 2014], обнаружен так-

же в Беларуси [Vezhnavevets, Litvinova, 2015]. Коловратка идентифицирована в более чем 80 водных объектах России [Иванова, Телеш, 2004; Жданова, Добрынин, 2011; Лобуничева и др., 2011; Макарецва, Родионова, 2011; Алёшина и др., 2014; Лазарева, Жданова, 2014; Bayanov, 2014; Фомина, Сярки, 2015; Подшивалина, 2016; Zhdanova et al., 2016; Крайнев и др., 2018], в том числе в Нижегородской области *K. bostoniensis* обнаружена в 47 разнотипных водоёмах и водотоках [Bayanov, 2014; Shurganova et al., 2017; Шурганова и др., 2018; 2019]. Установлено, что *K. bostoniensis* – вид с высокой экологической пластичностью, способный развиваться в широком диапазоне условий [Zhdanova et al., 2016; Shurganova et al., 2017; Шурганова и др., 2019].

Однако лишь многолетний мониторинг инвазионного процесса может ответить на ряд вопросов, таких как выявление закономерностей натурализации, взаимодействия с родственными аборигенными видами, действие факторов среды, оказывающих влияние на количество и распределение вида-вселенца. Все эти вопросы в полной мере актуальны для *K. bostoniensis*, по отношению к которой окончательно не определены предпочтительный трофический статус водных объектов, особенности вертикального распределения в водоёмах [Жданова, Добрынин, 2011; Крайнев и др., 2018].

Цель работы – выделение сообществ зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы (Нижегородская обл.), сравнение в них численности и значения родственных видов *K. bostoniensis* и *K. longispina*, выявление факторов среды, определяющих обилие этих двух видов.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили гидробиологические пробы, взятые в водных объектах Пустынской озёрно-речной системы: в р. Серёжа, озёрах Великое, Глубокое, Паровое, Долгое, Свято, а также в Протоке (водоток между оз. Великое и Свято). Все водные объекты расположены в пределах государственного природного заказника «Пустынский» и на прилегающих территориях. Государственный природный заказник регионального значения «Пустынский» находится на территории правобережья Чебоксарского водохранилища в южной части Нижегородской обл. в бассейне р. Серёжа (правого притока р. Ока второго порядка). Водные объекты заказника соединены друг с другом и образуют единую систему. Они возникли в результате карстовых процессов в русле р. Серёжа и на прилегающей территории [Асташин и др., 2016].

Длина р. Серёжа – 196 км, ширина 10–30 м, средняя глубина 2 м (табл. 1) [Харитоны-

Таблица 1. Характеристика водных объектов Пустынской озёрно-речной системы

Водный объект	Координаты	S/L, км ² /км	Н, м		SD, м	pH	ЕС, мкСм/см	ТС
			Max	Mean				
Р. Серёжа	55°39'26" с. ш. 43°36'10" в. д.	196.0	4.0	2.0	0.5–2.2	7.46–8.80	161.7–221.0	М
Оз. Великое	55°39'34" с. ш. 43°35'14" в. д.	0.9	11.0	3.5	0.5–1.1	7.65–8.89	88.3–148.0	Э
Протока	55°40'10" с. ш. 43°34'45" в. д.	1.7	3.5	1.8	0.9–2.0	6.46–8.51	38.7–150.9	Э
Оз. Свято	55°40'27" с. ш. 43°35'17" в. д.	0.3	14.5	5.7	0.9–1.8	6.93–7.59	33.2–52.5	М
Оз. Глубокое	55°40'7" с. ш. 43°33'53" в. д.	0.6	10.9	5.0	0.8–1.0	8.45–8.73	160.0–220.0	Э
Оз. Паровое	55°40'7" с. ш. 43°32'47" в. д.	0.4	5.2	2.1	0.8–1.0	7.87–8.45	161.7–211.0	Э
Оз. Долгое	55°39'35" с. ш. 43°31'33" в. д.	0.5	4.0	2.0	0.7–0.9	8.17–8.84	211.0–269.0	Э

Примечание: S/L – площадь водоёма/длина реки; Н – глубина; SD – прозрачность; ЕС – удельная электропроводность; ТС – трофический статус (М – мезотрофный; Э – эвтрофный).

чев, 1978]. Площадь водосбора реки характеризуется наличием карстовых воронок, озёр провального типа, соединяющихся протоками, и мелкими речками. Пойма реки покрыта лесом, кустарниками, местами заболочена. Недалеко от с. Пустынь в пойме р. Серёжа находятся крупные провалы, занятые Пустыньскими озёрами. Трофический статус реки характеризуется как мезотрофный [Воденеева и др., 2015].

Озёра Великое, Свято, Глубокое, Паровое и Долгое – типичные карстовые озёра Нижегородского Поволжья. Трофический статус водоёмов изменяется от мезотрофного до эвтрофного [Челышева, Охапкин, 2019] (табл. 1). Воды оз. Великое характеризуются летней гомотермией, а оз. Свято – летней стратификацией [Лаврова, Кузнецова, 2000].

Материал собирали в 2013–2017 гг. на постоянных станциях в июле, в 2017 г. на озёрах Великое и Свято отбор проб проводили по горизонтам. Проводили тотальный лов зоопланктона от дна до поверхности сетью Джеди (нейлоновое сито с ячейей 70 мкм) в медиали реки и пелагиали озёр. Для отбора гидробиологического материала по глубинам использовали батометр Руттнера. В оз. Свято с 1 до 10 м, через каждые 2 м; в оз. Великом на глубинах 0.5, 1.0, 1.5, 3.0, 4.5 м. С каждого горизонта отбирали 20 л воды и процеживали через сеть Апштейна с ячейей 70 мкм. Материал фиксировали 4%-м формалином и хранили в гидробиологических склянках. Параллельно диском Секки измеряли прозрачность воды, с помощью мультипараметрического зонда YSI Pro 1030 (YSI Incorporated, USA) – электропроводность, температуру, рН. Материал обработан общепринятыми методами [Методические рекомендации..., 1982]. Определение вида *K. bostoniensis* проводилось с использованием работ ряда исследователей [De Paggi, 2002; Жданова, Добрынин, 2011; Лазарева, Жданова, 2014]. Выделение доминирующих видов зоопланктона проводили на основании расчёта индекса доминирования Паляя – Ковнацки [Баканов, 1987].

Анализ численности чужеродного вида *K. bostoniensis* и аборигенного *K. longispina* проводился в сообществах зоопланктона, выделенных на акваториях Пустыньской озёр-

но-речной системы. Для выделения зоопланктонных сообществ и установления их пространственного размещения был использован метод многомерного векторного анализа [Черепенников и др., 2004; Шурганова, 2007]. Выбор оптимального числа кластеров при кластеризации проб зоопланктона проводили на основании анализа силуэтов и анализа коэффициентов корреляции Мантеля [Borcard et al., 2011; Legendre, Legendre, 2012; Якимов и др., 2016].

Для выявления экологических предпочтений *K. bostoniensis* и *K. longispina* по отношению к факторам среды (температура, прозрачность, рН воды, а также численности хищных видов зоопланктона) использовали регрессионный анализ [Шитиков, Розенберг, 2013]. В анализе учитывали все пробы зоопланктона, отобранные в летние сезоны 2014–2017 гг. Показатели численности вида-вселенца и некоторых факторов среды в процессе анализа были логарифмированы с целью нормализации их распределения и минимизации искажений модели, вносимых значительным разбросом исходных значений. Все расчёты проводили в программной среде R [R Core Team..., 2015].

Результаты

На основе многомерного векторного анализа методом средней связи с последующим определением оптимального количества кластеров было выделено четыре кластера, соответствующих сообществам (рис. 1а). Отдельные кластеры представляли зоопланктоценозы, занимающие следующие акватории: р. Серёжа выше озёрной системы (I Ср); оз. Великое (II В); оз. Свято (III С) (рис. 1б). Единый кластер образовали сообщества, расположенные на акватории Протоки, соединяющей оз. Великое и оз. Свято (IV П), и русловых озёр (оз. Глубокое, Паровое, Долгое) и р. Серёжа ниже озёрной системы (V РоСр). В течение 2013–2017 гг. зоопланктоценозы р. Серёжа (I Ср), оз. Великого (II В), Протоки (IV П), оз. Свято (III С) различались по составу и численности доминирующих видов, при этом они обладали относительно постоянными границами на акватории озёрно-речной системы,

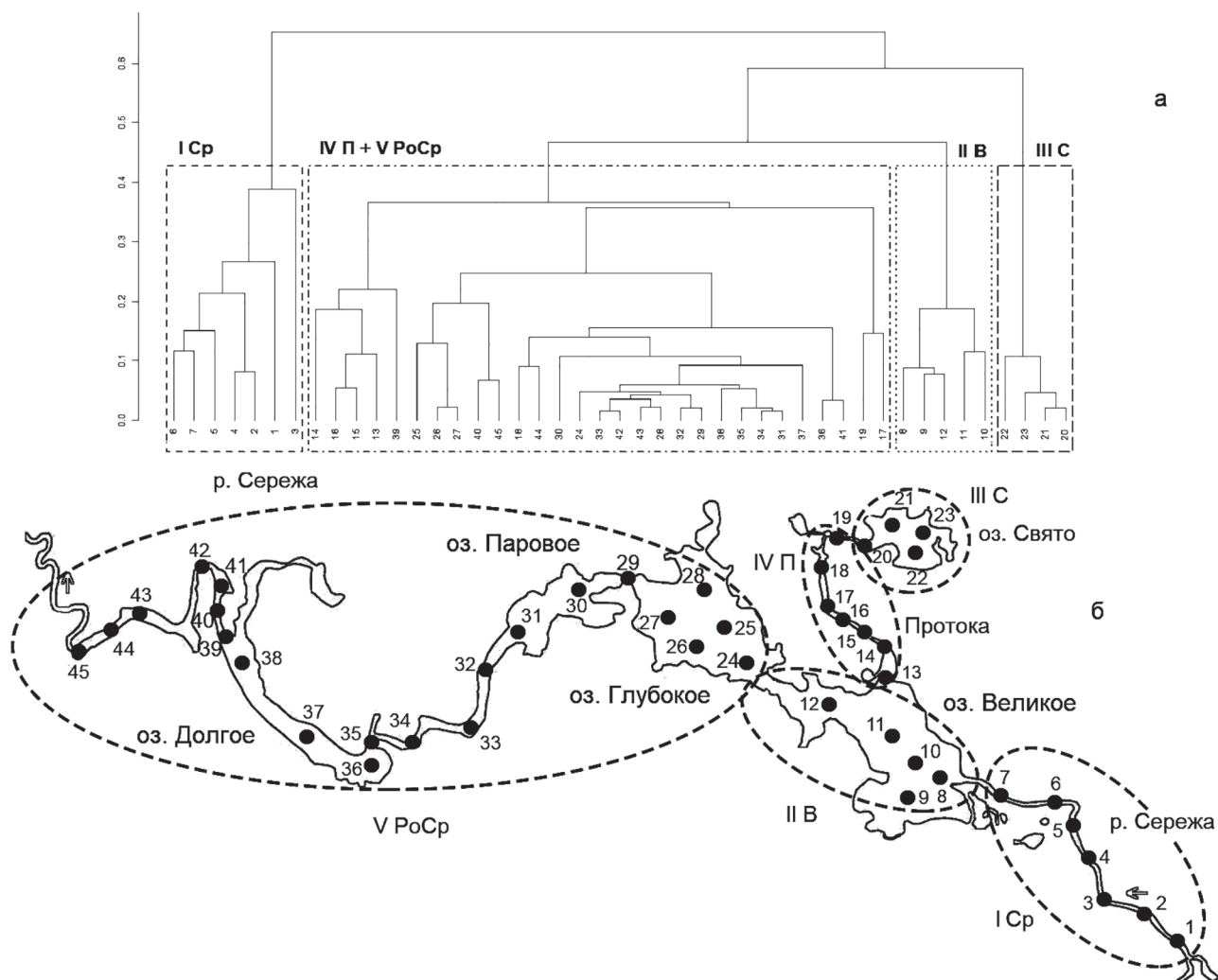


Рис. 1. Дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы методом средней связи с разбиением на 4 кластера с использованием косинуса угла между векторами (а) и схема расположения выделенных сообществ зоопланктона на акватории Пустынской озёрно-речной системы (б): I Cr – сообщество зоопланктона р. Серёжа выше озёрной системы, II B – сообщество зоопланктона оз. Великое, III C – сообщество зоопланктона оз. Свято, IV П – сообщество зоопланктона Протоки, соединяющей озёра Великое и Свято, V PoCr – сообщество зоопланктона русловых озёр и р. Серёжа ниже озёрной системы.

но имели изменяющиеся в межгодовом аспекте структурные показатели (табл. 2).

Так, в сообществе зоопланктона р. Серёжа, в июле 2013 г. доминировала чужеродная коловратка *K. bostoniensis*, науплиальные стадии веслоногих ракообразных. В июле 2014 г. – коловратки *K. quadrata*, *K. cochlearis*, *H. mira*. В 2015–2017 гг. – науплиальные стадии веслоногих ракообразных, коловратки *K. cochlearis* и *C. coenobasis*, ветвистоусый рачок *B. longirostris*. Общая численность и биомасса зоопланктона изменялись в широких пределах: 14.9–531.2 тыс. экз./м³ и 0.03–0.84 г/м³. Соотношение основных таксономических групп в период исследований изменя-

лось, однако, преобладающей по численности группой были коловратки (Rotifera), по биомассе – коловратки (Rotifera) и ветвистоусые ракообразные (Cladocera) (табл. 2).

Доминирующими видами сообщества оз. Великого были коловратки *K. cochlearis* и *C. coenobasis* (2013 г.), науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных (2014–2017 гг.), коловратки *T. cylindrica*, *K. cochlearis*, *B. diversicornis* (2014–2017 гг.), *D. cucullata*. (2015, 2017 гг.), *A. priodonta* (2016 г.). Общая численность и биомасса зоопланктона составляли 22.9–458.6 тыс. экз./м³ и 0.5–3.3 г/м³, соответственно. По численности преобладали коловратки, по биомассе в раз-

Таблица 2. Показатели видовой структуры сообществ зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы

СО	Дата наблюдения	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³	Виды-доминанты
I Ср	07.2013	<u>196.1±39.1</u> 70:5:25	<u>0.24±0.4</u> 40:22:38	<i>K. bostoniensis</i> ; Nauplii Cyclopoida
	07.2014	<u>531.2±21.6</u> 77:10:13	<u>0.84±0.03</u> 55:21:24	<i>Keratella quadrata</i> Müller, 1786; <i>K. cochlearis</i> Gosse, 1851; <i>Hexarthra mira</i> Hudson, 1871
	07.2015	<u>42.2±5.7</u> 16:26:58	<u>0.68±0.04</u> 2:82:16	Nauplii Cyclopoida
	07.2016	<u>161.1±38.2</u> 54:11:35	<u>0.64±0.1</u> 47:15:38	Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida; <i>Conochilus coenobasis</i> Skorikov, 1914; <i>K. cochlearis</i> ; <i>Bosmina longirostris</i> O.F. Müller, 1785
	07.2017	<u>14.9±2</u> 71:6:23	<u>0.03±0.01</u> 11:51:38	Nauplii Cyclopoida; <i>B. longirostris</i>
II В	07.2013	<u>448.8±77.3</u> 72:6:22	<u>2.02±0.7</u> 43:32:25	<i>K. cochlearis</i> ; <i>C. coenobasis</i>
	07.2014	<u>458.6±0.1</u> 63:13:24	<u>2.4±0.2</u> 13:57:30	<i>Brachionus diversicornis</i> ; <i>Trichocerca cylindrica</i> Imhof, 1891; Copepodit Cyclopoida
	07.2015	<u>332.4±74.5</u> 51:16:33	<u>2.1±0.5</u> 32:32:36	Copepodit Cyclopoida; <i>T. cylindrica</i> ; <i>Daphnia cucullata</i> Sars, 1862
	07.2016	<u>297.5±9.3</u> 54:12:34	<u>3.3±0.2</u> 37:25:38	Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida; <i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850
	07.2017	<u>22.9±2.4</u> 75:5:20	<u>0.5±0.01</u> 14:27:59	Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida; <i>D. cucullata</i>
III С	07.2013	<u>375.8±95.4</u> 70:14:16	<u>1.8±0.2</u> 26:29:45	<i>K. bostoniensis</i> ; Copepodit Cyclopoida
	07.2014	<u>124.3±48.8</u> 65:17:18	<u>0.6±0.1</u> 38:31:31	<i>K. bostoniensis</i> ; <i>K. cochlearis</i> ; Copepodit Cyclopoida; <i>B. longirostris</i>
	07.2015	<u>8.5±1.4</u> 42:15:43	<u>0.06±0.02</u> 5:57:38	Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida; <i>K. longispina</i> ; <i>K. cochlearis</i>
	07.2016	<u>148.4±39.2</u> 28:34:38	<u>3.1±1</u> 11:19:70	<i>B. longirostris</i> ; Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida; <i>A. priodonta</i>
	07.2017	<u>26.4±2.7</u> 79:16:5	<u>0.03±0.01</u> 11:4:85	<i>K. longispina</i>

	07.2013	709.7 ± 0.4 66:11:23	2.2 ± 1.1 18:18:64	<i>K. bostoniensis</i> ; <i>K. cochlearis</i>
	07.2014	1592.2 ± 193.98 55:9:36	6 ± 1.3 54:16:30	<i>K. cochlearis</i> ; Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida
IV П	07.2015	244.3 ± 58.5 30:20:50	0.8 ± 0.3 25:30:45	Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida
	07.2016	432.1 ± 56.4 37:12:51	3.3 ± 1.7 46:18:36	Nauplii Cyclopoida; Copepodit Cyclopoida; <i>Hexarthra mira</i>
	07.2017	115.7 ± 15.2 71:7:22	0.2 ± 0.01 31:25:44	<i>K. longispina</i> ; Nauplii Cyclopoida
V PoCp	07.2014	658.2 ± 48.4 34:8:58	3.4 ± 0.4 6:41:53	Copepodit Cyclopoida; Nauplii Cyclopoida

Примечание: CO – сообщество зоопланктона (I Cp – р. Серёжа; II B – оз. Великое; III C – оз. Свято; IV П – Протока; V PoCp – русловые озёра и р. Серёжа ниже озёрной системы). Над чертой среднее значение численности, тыс. экз./м³, и его ошибка; под чертой – относительное обилие основных таксономических групп зоопланктона – Rotifera: Cladocera: Copepoda в %. Ювенильные стадии (Nauplii и Copepodit Cyclopoida) представлены главным образом родами *Thermocyclops* и *Mesocyclops*.

ные годы преобладали разные таксономические группы зоопланктона.

В сообществе оз. Свято доминировала коловратка *K. bostoniensis* (2013–2014 гг.). В 2014–2015 г. в число доминантов входили коловратка *K. cochlearis*, копеподитные стадии веслоногих ракообразных, ветвистоусый рачок *B. longirostris* (2014 и 2016 гг.). В 2015 и 2017 гг. доминантом сообщества была коловратка *K. longispina*. Общая численность и биомасса зоопланктона изменялись от 8.5 до 375.8 тыс. экз./м³ и от 0.03 до 3.1 г/м³. Соотношение таксономических групп изменялось, преобладающей по численности группой были коловратки (Rotifera), по биомассе – ветвистоусые (Cladocera) и веслоногие (Copepoda) ракообразные (табл. 2).

В сообществе Протоки доминирующими видами были коловратки *K. bostoniensis* и *K. cochlearis* (2013–2014 гг.), *H. mira* (2016 г.), науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных (2014–2016 гг.). В 2017 г. доминантом сообщества был аборигенный вид *K. longispina*. Общая численность и биомасса зоопланктона сообщества изменялись в широких пределах от 115.7 до 1592.2 тыс. экз./м³ и от 0.2 до 6.0 г/м³. В целом преобладаю-

щей по численности группой были коловратки (Rotifera), по биомассе преобладали разные таксономические группы зоопланктона.

Сообщество зоопланктона русловых озёр и р. Серёжа ниже озёрной системы характеризовалось доминированием науплиальных и копеподитных стадий веслоногих ракообразных. Общая численность и биомасса зоопланктона составляли 658.2 тыс. экз./м³ и 3.4 г/м³, соответственно. Преобладающей таксономической группой как по численности, так и по биомассе были веслоногие ракообразные (Copepoda) (табл. 2).

В целом для сообществ зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы характерно доминирование планктонных широко распространённых видов коловраток (*K. quadrata*, *K. cochlearis*, *H. mira*, *B. diversicornis*). В число доминантов также входили чужеродный и аборигенный виды *K. bostoniensis* и *K. longispina*. В комплексе доминирующих видов были представлены ветвистоусые ракообразные. Среди них наиболее часто доминировали *B. longirostris* и *D. cucullata*. Основной вклад в общую численность зоопланктона сообществ вносили коловратки (Rotifera).

Численность чужеродного вида *Kellicottia bostoniensis* и аборигенного вида *K. longispina* в сообществах Пустынской озёрно-речной системы. Количество чужеродного вида *K. bostoniensis* варьировало в широких пределах – от 0.02 до 305.4 тыс. экз./м³. В 2013–2014 гг. вид-вселенец доминировал в оз. Свято и р. Серёжа выше озёрной системы (табл. 3).

Аборигенный вид входил в число доминантов в сообществах зоопланктона оз. Свято и Протоки в 2017 г. (табл. 3).

В течении периода исследования наблюдалось снижение численности чужеродной коловратки *K. bostoniensis*. Так, в р. Серёжа выше озёрной системы, озёрах Великое и Свято, Протоке максимальная численность была зафиксирована в 2013–2014 гг., а в пе-

Таблица 3. Численность и доля в общей численности *K. bostoniensis* и *K. longispina* в сообществах зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы-

СО	Дата наблюдения	<i>Kellicottia bostoniensis</i>	<i>Kellicottia longispina</i>
I Ср	07.2013	<u>70.5 (24.6)</u> 1.9–179.3	<u>0.14 (0.05)</u> 0.09–0.3
	07.2014	<u>12.3 (0.4)</u> 1.0–23.1	0.4 (0.1)
	07.2015	<u>0.4 (0.3)</u> 0.02–0.4	–
	07.2016	<u>1.8 (0.4)</u> 0.4–9.6	<u>0.4 (0.2)</u> 0.04–3.2
	07.2017	<u>0.03 (0.7)</u> 0.02–0.08	<u>0.1 (1.0)</u> 0.09–0.3
	07.2013	<u>3.1 (0.7)</u> 3.1–14.3	–
	07.2014	<u>11.8 (2.2)</u> 1.8–11.8	<u>0.4 (0.1)</u> 0.4–5.2
II В	07.2015	0.88 (0.23) <u>3.9 (1.0)</u>	–
	07.2016	1.0–6.5	0.2 (0.08)
	07.2017	0.02 (0.05)	<u>0.2 (1.3)</u> 0.04–0.7
	07.2013	<u>81.3 (22.2)</u> 46.3–214.6	<u>14.4 (3.9)</u> 6.1–22.3
	07.2014	<u>28.5 (35.1)</u> 18.3–90.7	<u>0.35 (0.4)</u> 0.2–0.8
III С	07.2015	<u>0.2 (2.0)</u> 0.1–0.4	<u>1.4 (15.6)</u> 0.6–1.4
	07.2016	<u>2.6 (1.8)</u> 0.08–24.8	<u>1.6 (0.1)</u> 1.0–3.3
	07.2017	<u>0.7 (0.4)</u> 0.1–0.8	<u>11.9 (6.9)</u> 1.1–52.8
	07.2013	<u>47.9 (6.4)</u> 12.6–305.4	<u>3.4 (0.5)</u> 0.3–3.9
	07.2014	<u>3.3 (2.4)</u> 0.3–103.0	<u>0.5 (0.04)</u> 0.2–12.6
IV П	07.2015	<u>0.1 (0.06)</u> 0.02–1.0	<u>0.3 (0.2)</u> 0.02–0.5
	07.2016	<u>0.9 (0.2)</u> 0.04–3.9	<u>1.0 (0.3)</u> 1.0–4.2
	07.2017	0.04	<u>77.0 (33.3)</u> 0.9–153.1
	07.2014	<u>27.3 (1.1)</u> 0.4–286.5	<u>0.8 (0.3)</u> 0.02–24.1

Примечание: СО – сообщество зоопланктона, обозначение сообществ соответствует табл. 2. Над чертой медианное значение численности, тыс. экз./м³; в скобках – доля вида от общей численности в %; под чертой – минимальное и максимальное значение численности, тыс. экз./м³.

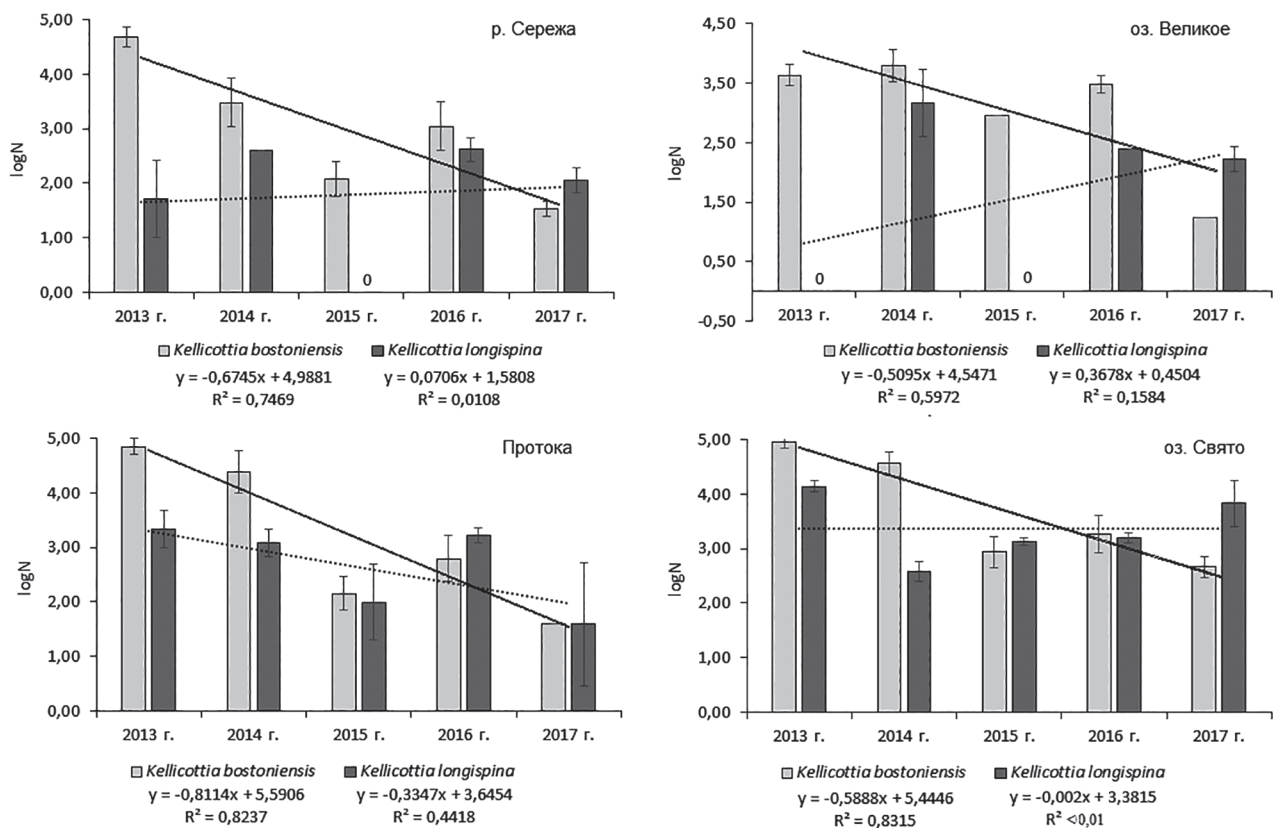


Рис. 2. Изменение численности *K. bostoniensis* и *K. longispina* в сообществах зоопланктона р. Серёжа до озёрной системы, оз. Великое, Протоки и оз. Свято в 2013–2017 гг.

риод до 2017 г. она значительно сокращалась (рис. 2). Наибольшая численность коловратки *K. longispina* зафиксирована в 2017 г. Колебания количественного развития аборигенного вида в 2013–2017 гг. были незначительными по сравнению с чужеродным.

Вертикальное распределение чужеродного вида *K. bostoniensis* и аборигенного вида *K. longispina* в оз. Великое и оз. Свято. Для оз. Великого характерно незначительное изменение физико-химических показателей в столбе воды. При продвижении от поверхности до дна зарегистрировано небольшое понижение температуры (рис. 3б).

В оз. Свято отмечена температурная стратификация водной толщи (рис. 3а). Согласно полученным результатам, мощность эпилимниона составила около 1.0 м, металимниона – 5.0 м, гиполимниона – 6.0 м.

Анализ количественного развития видов показал, что в оз. Великое *K. bostoniensis* была чрезвычайно малочисленна – в среднем 0.05 тыс. экз./м³, доля от общей численности

зоопланктона не превышала 1.0%. Вид обнаружен лишь на глубинах 3.0–5.0 м (рис. 3а). Численность *K. longispina* была больше, но не превышала 1.0 тыс. экз./м³ и составляла в среднем 12.0% от общей численности зоопланктона.

В оз. Свято численность *K. bostoniensis* была существенно выше, чем в оз. Великое. Максимальное значение (27.7 тыс. экз./м³, 20.5% от общей численности зоопланктона) отмечено в металимнионе, минимальное (0.4 тыс. экз./м³, 3.6% от общей численности зоопланктона) – в гиполимнионе (рис. 3б). Численность аборигенного вида *K. longispina* выше, чем чужеродного. Коловратка идентифицирована во всех слоях столба воды, наибольшая её плотность (68.5 тыс. экз./м³, 77.6% от общей численности зоопланктона) также отмечена в металимнионе, наименьшая (1.9 тыс. экз./м³, 45.0% от общей численности зоопланктона) – в гиполимнионе.

Таким образом, численность и вида-вселенца *K. bostoniensis*, и аборигенного вида *K. longispina* была значительно ниже в оз. Ве-

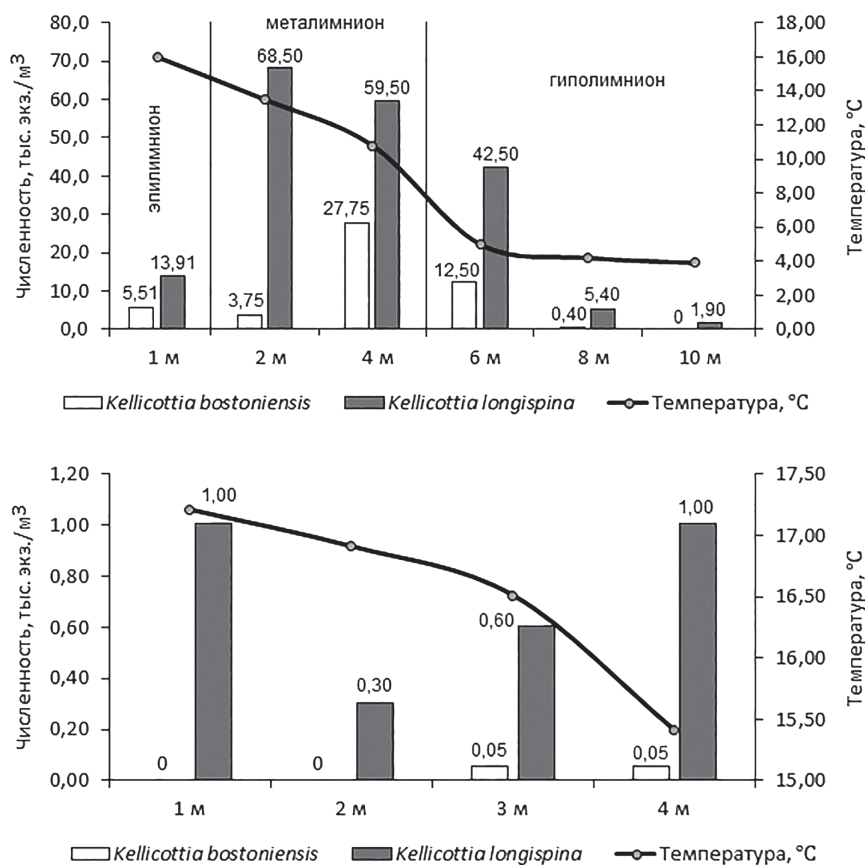


Рис. 3. Вертикальное распределение температуры воды и численности *K. bostoniensis* и *K. longispina* в оз. Свято (а) и Великое (б).

ликом, чем в оз. Свято. Наибольшая численность обоих наблюдалась в металимнионе оз. Свято, минимальная – в гиполимнионе.

Зависимость количественного развития чужеродного вида *K. bostoniensis* и аборигенного вида *K. longispina* от факторов окружающей среды. Исследование некоторых физико-химических характеристик водных объектов Пустынской озёрно-речной системы показало, что температура поверхностного слоя воды в них была выше в 2013–2014 гг. (в среднем 24 °С), чем в 2015–2017 гг. (в среднем 20 °С). Также озёра различались по распределению температуры в столбе воды. Прозрачность исследуемых водных объектов находилась в пределах от среднего до низкого уровня [Китаев, 2007]. Наибольшая прозрачность зафиксирована в мезотрофном оз. Свято, минимальная – в эвтрофном оз. Великое (табл. 1). Наименьшие электропроводность и рН характерны для оз. Свято и Протоки, максимальные – для р. Серёжа

и карстовых озёр (табл. 1). Для выявления экологических предпочтений чужеродной и аборигенной коловраток по отношению к факторам среды были построены регрессионные модели зависимости численностей *K. bostoniensis* и *K. longispina* от каждого из учитываемых показателей.

Кроме того, был проведён анализ зависимости численностей *K. bostoniensis* и *K. longispina*, а также других видов коловраток-вертикаторов от численности хищных видов зоопланктона, для которых они являются потенциальными пищевыми ресурсами. В модели учитывались численности коловраток-вертикаторов родов: *Brachionus*, *Conochiloides*, *Conochilus*, *Anuraeopsis*, *Euchlanis*, *Filinia*, *Hexarthra*, *Keratella*, *Lecane*, *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Trichocerca*. Также рассматривали численность хищных видов планктонных беспозвоночных: коловраток рода *Asplanchna* (*A. priodonta*; *A. herricki* Guerne, 1888), веслоногих ракообразных родов *Cyclops* (*C. strenuus* Fischer,

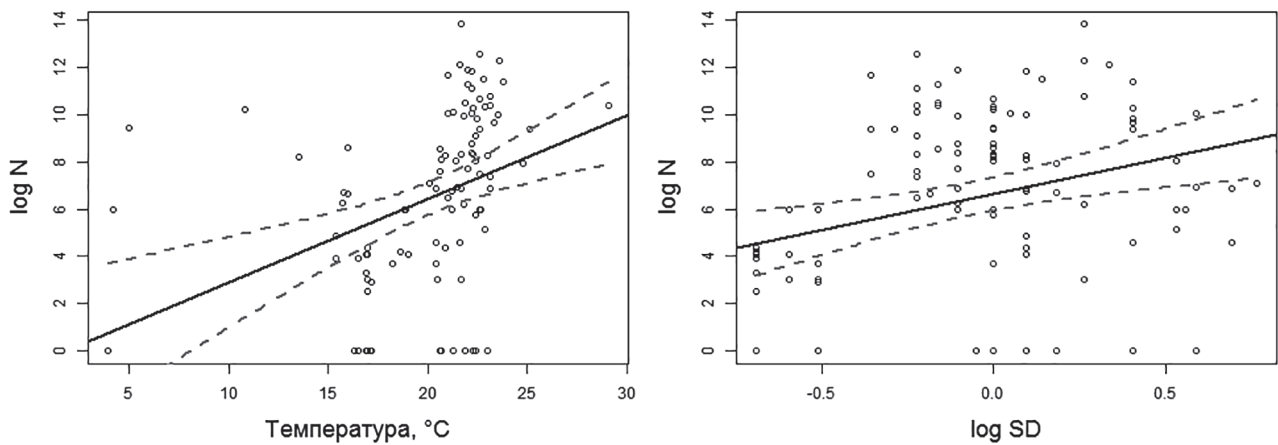


Рис. 4. Зависимость логарифмированных значений численности *K. bostoniensis* (log N) от температуры (а) и логарифмированных значений прозрачности (log SD) (б) с доверительными интервалами регрессий.

1851), *Macrocyclus* (*M. albidus* Jurine, 1820), *Mesocyclops* (*M. leuckarti* Claus, 1857) и *Thermocyclops* (*T. oithonoides* Sars, 1863; *T. crassus* Fischer, 1853). С целью установления взаимного влияния двух родственных видов *K. bostoniensis* и *K. longispina* также была построена регрессионная модель.

Статистически значимые зависимости численности чужеродного вида *K. bostoniensis* были выявлены от температуры ($R^2=0.123$, $p<0.001$) (рис. 4а), прозрачности воды $R^2=0.083$, $p=0.002$) (рис. 4б), значений рН ($R^2=0.053$, $p=0.011$).

На основе этих данных была построена модель множественной регрессии, в которую с учётом информационного критерия Акаике попали только температура и прозрачность. Визуализация зависимости численности *K. bostoniensis* от рН сходна с изображением зависимости от температуры. Итоговая модель с учётом температуры и прозрачности объясняла 15.4% от общей вариации численности *K. bostoniensis* в наших данных ($p<<0.05$). Таким образом, в рамках исследования влияния абиотических факторов среды на численность *K. bostoniensis* в сообществах зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы установлено, что значимыми факторами являются температура, прозрачность и рН, выявлен рост численности чужеродной коловратки при увеличении значений этих показателей.

Статистически значимая обратная зависимость численности аборигенного вида *K.*

longispina была выявлена только от значений рН ($R^2=0.046$, $p=0.028$) (рис.5).

В отличие от прямой зависимости численности чужеродной коловратки *K. bostoniensis* от значений рН, данная модель показывает уменьшение численности аборигенного вида с увеличением водородного показателя. В исследованных водных объектах максимальная численность *K. longispina* зафиксирована в Протоке и оз. Свято, характеризовавшихся нейтральными условиями среды (табл. 1). Высокая численность чужеродного вида *K. bostoniensis* была выявлена не только в нейтральных, но и в слабощелочных условиях р. Серёжа. Таким образом, установлено влияние рН на численность родственных видов *K. longispina* и *K. bostoniensis* в водных объектах Пустынской озёрно-речной системы.

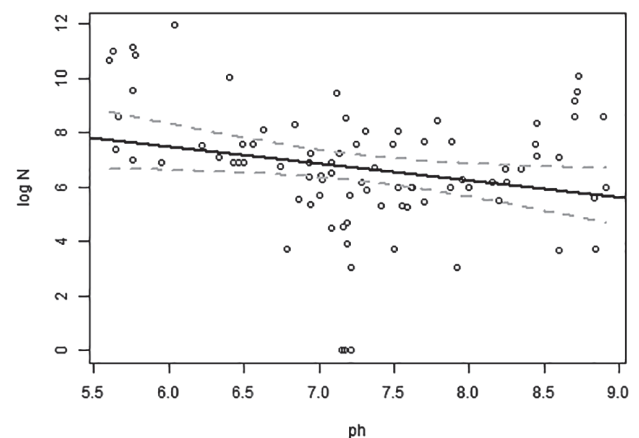


Рис. 5. Зависимость логарифмированных значений численности *K. longispina* (log N) от значений рН (ph) с доверительным интервалом регрессии.

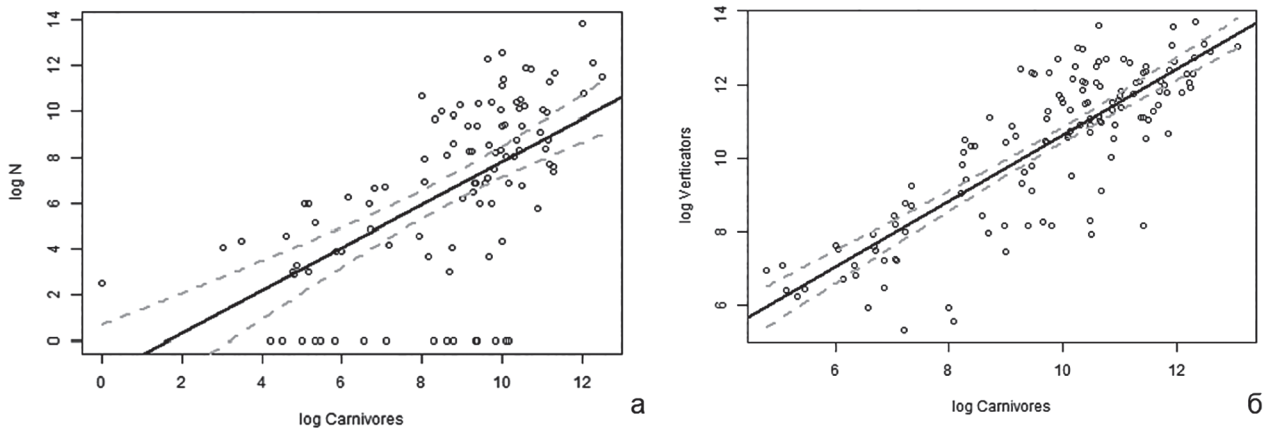


Рис. 6. Зависимость логарифмированных значений численности *K. bostoniensis* (log N) от логарифмированных значений численности хищников (log Carnivores) (а) и логарифмированных значений численности коловраток-вертикаторов (log Verticators) от логарифмированных значений численности хищников (log Carnivores) (б) с доверительными интервалами регрессии.

Установлена положительная корреляция между численностью чужеродной коловратки и количеством планктонных хищников ($R^2=0.674$, $p<0.001$), а также обилием всех коловраток-вертикаторов и хищников ($R^2=0.674$, $p<0.001$) (рис. 6). В свою очередь, не установлено корреляции между численностями аборигенного вида *K. longispina* и хищников. В данном случае, модели отражают продуктивность Пустынской озёрно-речной системы, с ростом численности потенциальных пищевых ресурсов наблюдается увеличение численности хищников. Известно, что коловратки *K. bostoniensis* и *K. longispina* вооружены шипами. Аборигенный вид *K. longispina*, длина тела которого достигает 832 мкм, почти вдвое крупнее вида-вселенца

K. bostoniensis [Определитель зоопланктона..., 2010; Zhdanova et al., 2019]. Согласно полученным результатам, более доступными пищевыми ресурсами являются другие виды коловраток-вертикаторов.

Корреляции между численностями *K. bostoniensis* и *K. longispina* выявлено не было (рис. 7). В условиях Пустынской озёрно-речной системы виды не испытывают недостатка необходимых ресурсов и не вступают в жёсткие конкурентные взаимоотношения.

Обсуждение

Исследования распространения и количественного развития чужеродной коловратки *K. bostoniensis* в сообществах зоопланктона показали, что вслед за периодом высокой численности вида (2013 г.) последовал сильный её спад. Средняя численность коловратки снижалась каждый последующий год, и к 2017 г. была более чем в 100 раз меньше, чем на начальном этапе исследований. Подобный сценарий количественного развития чужеродных видов нередко прослеживается в их динамике и заслуживает дальнейших более подробных наблюдений [Лазарева, 2008; Науменко, Телеш, 2019].

Анализ вертикального распределения чужеродной коловратки *K. bostoniensis* позволяет заключить, что её значительное количественное развитие наблюдается в зоне металимниона. Аналогичные результаты

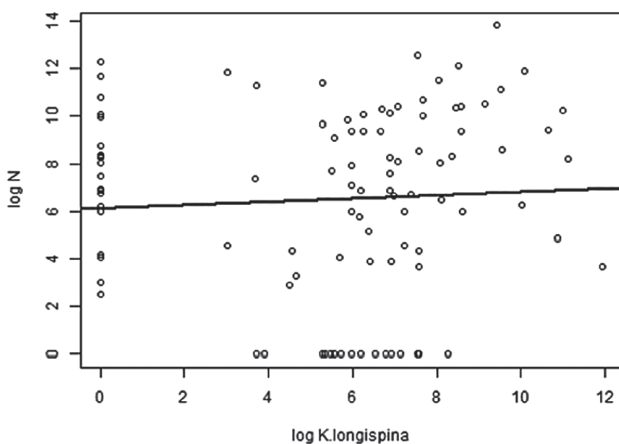


Рис. 7. Зависимость значений численности *K. bostoniensis* (log N) от логарифмированных значений численности *K. longispina* (log *K. longispina*).

были получены и в ходе изучения оз. Кшара [Жданова, Добрынин, 2011]. Наряду с этим некоторые авторы [Josefsson, Andersson, 2001; Иванова, Телеш, 2004; Жданова, Добрынин, 2011] указывают на то, что минимальные значения численности *K. bostoniensis* фиксируются в зоне гипolimниона, который, как правило, характеризуется гипоксией и низкой температурой воды. Именно поэтому, согласно литературным данным, миграция *K. bostoniensis* в эпилимнион происходит при недостатке кислорода в гипolimнионе [Eloranta, 1988].

Как известно, основными абиотическими факторами, влияющими на величину количественного развития планктонных организмов, являются температура, прозрачность, электропроводность, pH и др. [Shurganova et al., 2018; Picapedra et al., 2019]. Значительное число работ указывает на возможность обитания чужеродной коловратки в широком диапазоне условий среды [De Paggi, 2002; Zhdanova et al., 2016; Shurganova et al., 2017; Крайнев и др., 2018], однако степень и характер этой зависимости именно для *K. bostoniensis* не установлен. В результате проведённого нами анализа, была выявлена статистически значимая положительная корреляция численности *K. bostoniensis* с температурой, прозрачностью и pH воды.

Положительная корреляция между численностью чужеродной коловратки и количеством планктонных хищников отмечена в работе С.М. Ждановой и А.Э. Добрынина [2011]. Так, авторами установлено фактически полное совпадение вертикального распределения *K. bostoniensis* и копеподитов циклопид, представленных в основном копеподитами стадий III–IV хищника-хватателя *Mesocyclops leuckarti*. Анализ встречаемости *K. bostoniensis* в желудках хищных коловраток рода *Asplanchna* показал, что вид потребляется главным образом *A. herricki* и *A. brightwelli*, а *A. priodonta* и *A. henrietta* его фактически не потребляли [Жданова, Добрынин, 2011]. В нашей работе установлена положительная корреляция как между общей численностью вида-вселенца и хищного зоопланктона, так и общей численностью коловраток-вертикаторов. Однако, зависимость обилия вертика-

торов от хищников ($R^2=0.674$, $p<0.001$) существенно выше корреляции между обилием *K. bostoniensis* и хищными видами зоопланктона ($R^2=0.319$, $p<0.001$). Ряд исследователей полагают, что *K. bostoniensis* испытывает невысокий пресс хищников по сравнению с другими коловратками, поскольку имеет удлинённые шипы, мешающие хищникам их проглотить [Mantovano et al., 2020].

Согласно результатам экспериментальных исследований влияния *K. bostoniensis* на различные компоненты планктонной пищевой сети (бактерий, пикофитопланктон, автотрофных и гетеротрофных флагеллят), чужеродная коловратка потребляет автотрофных и гетеротрофных флагеллят [Oliveira et al., 2019]. В свою очередь бактерии и пикофитопланктон не являются пищевыми ресурсами для *K. bostoniensis*. В условиях эксперимента при добавлении *K. bostoniensis* в планктонное сообщество, включающее коловраток, ветвистоусых ракообразных и инфузорий не было выявлено существенного уменьшения количества пищевых ресурсов, но было зафиксировано негативное воздействие чужеродной коловратки на инфузорий [Oliveira et al., 2019].

В тёплые и аномальные по низкому уровню воды годы в р. Серёжа Пустынской озёрно-речной системы возрастает роль мелкоклеточных фитофлагеллят (виды рода *Gymnodinium* Stein, 1878 и *Cryptomonas* Ehrenberg, 1831), а в годы с умеренным уровнем режимом формируются диатомовые ценоотические комплексы [Воденеева и др., 2015]. Различия в составе фитопланктона наблюдаются и в оз. Великое, где преобладают диатомовые и синезелёные водоросли, и в оз. Свято, где доминируют зелёные и эвгленовые водоросли [Челышева, Охупкин, 2019]. Высокую численность *K. bostoniensis* в р. Серёжа и в оз. Свято можно объяснить обилием пищевых ресурсов (автотрофных нанофлагеллят) для неё. В тоже время низкое развитие (в отдельные годы отсутствие) коловратки в оз. Великое, вероятно, связано с недостатком пищевых ресурсов.

Стремительное снижение средней численности чужеродной коловратки *K. bostoniensis* в ряде водных объектов Пустынской озёр-

но-речной системы свидетельствует о её незначительном потенциале к трансформации пелагических сообществ зоопланктона в водных объектах Пустынской озёрно-речной системы. Отсутствие корреляции между численностью *K. bostoniensis* и аборигенного вида *K. longispina* свидетельствует об отсутствии конкуренции за ресурсы в исследованных водных объектах между этими родственными видами.

Заключение

Сравнительно продолжительное изучение распределения зоопланктона на акватории Пустынской озёрно-речной системы позволило выделить 5 участков, занятых различающимися по видовой структуре сообществами зоопланктона: р. Серёжа выше озёрной системы; оз. Великое; оз. Свято; Протоки, и руслых озёр (оз. Глубокое, Паровое, Долгое) и р. Серёжа ниже озёрной системы. Зоопланктоценозы р. Серёжа, оз. Великого, Протоки, оз. Свято характеризовались изменяющимися в межгодовом аспекте структурными показателями (численностью, биомассой и соотношением основных таксономических групп зоопланктона), различались по составу и численности видов-доминантов, при этом они обладали относительно постоянными границами на акватории озёрно-речной системы.

Наибольшая численность *K. bostoniensis* зафиксирована в мезотрофных водных объектах – р. Серёжа выше озёрной системы и оз. Свято. При этом за период исследования (2013–2017 гг.) было установлено резкое снижение численности чужеродного вида после массового развития вида в 2013 г. Изменение численности аборигенного вида *K. longispina* в 2013–2017 гг. также происходило, однако в отличие от *K. bostoniensis*, значительного роста либо снижения обилия не наблюдалось.

Установлена более высокая численность двух родственных видов рода *Kellicottia* в мезотрофном оз. Свято по сравнению с эвтрофным оз. Великое. Максимальное обилие вида-вселенца *K. bostoniensis* и аборигенной коловратки *K. longispina* зафиксировано в металимнионе, минимальное – в гиполимнионе оз. Свято.

Выявлена статистически значимая положительная корреляция численности *K. bostoniensis* с температурой, прозрачностью и рН воды, а также численностью хищных видов зоопланктона. Численность аборигенного вида *K. longispina* отрицательно коррелировала лишь со значением рН воды.

На основе проведённых исследований можно констатировать, что чужеродная коловратка успешно натурализовалась в сообществах зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы, в которых сосуществует с остальными компонентами планктона, не оказывая на них существенного давления.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность д. б. н. В.Н. Якимову (зав. каф. экологии ИББМ ННГУ им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород) за помощь в статистической обработке данных.

Финансирование работы

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-34-90013.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Алёшина Д.Г., Курашов Е.А., Родионова Н.В., Гусева М.А. Современное состояние весеннего зоопланктона притоков Ладожского озера // Вода: химия и экология. 2014. № 4. С. 64–71.
- Асташин А.Е., Бадьин М.М., Карташов А.Ю., Горячев А.С., Вознесенская М.В., Карабанов А.Д., Пашкин М.Н. Морфометрические характеристики озёр Паровое, Крутленькое, Глубокое государственного природного биологического заказника «Пустынский» (Нижегородская область) // Международный научно-исследовательский журнал. 2016. Т. 50. № 8. С. 49–54.

- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Фундаментальный обзор индексов обилия и доминирования. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987. № 8593-В87. 63 с.
- Воденеева Е.Л., Охапкин А.Г., Юлова Г.А., Полюшкова А.А. Разнообразие растительного планктона в период низких летних уровней воды (на примере реки Серёжи, Нижегородская область) // Тезисы докладов II Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии». Калининград: Изд. КГТУ, 2015. С. 106–107.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 45–52.
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // В кн.: Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. М.: Научный мир, 2004. С. 71–83.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биология внутренних вод. 2018. № 1. С. 55–59.
- Лаврова Т.В., Кузнецова М.А. Использование структурных характеристик зоопланктоценозов для доказательства их дискретности // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2000. № 2(2). С. 469–474.
- Лазарева В.И. Распространение новых и редких видов зоопланктона в водоёмах бассейна Верхней Волги в начале XXI века // Биология внутренних вод. 2008. № 1. С. 81–88.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2014. № 3. С. 63–68.
- Лобуничева Е.В., Ивичева К.Н., Макаренкова Н.Н. Результаты первых гидробиологических исследований водоёмов района Атлеки // Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: Матер. Вологодской науч.-практической конф. (Череповец, 29–30 ноября 2011 г.). Череповец: Череповецкое музейное объединение, 2011. С. 25–31.
- Макарцева Е.С., Родионова Н.В. Первые находки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в озёрах Ладожском и Охотничьем // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Минск: Издат. Центр Белорусского гос. ун-та, 2011. С. 222.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Воздействие вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 1–15.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. I. Зоопланктон / под ред. В.Р. Алексева, С.Я. Цалолыхина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495с.
- Подшивалина В.Н. Фауна планктонных коловраток и ракообразных пойменного озера с карстово-суффозионным провалом (Озеро Большое Щучье, пойма нижнего течения реки Сура, Среднее Поволжье) // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2016. Т. 31. С. 132–137.
- Фомина Ю.Ю., Сярки М.Т. Зоопланктон Онежского озера, биоразнообразие и продуктивность // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: III Всероссийская научная Интернет-конференция с междунар. участием. Казань: ИП Синяев Д.Н., 2015. С. 71–74.
- Харитонычев А.Т. Природа Нижегородского Поволжья: история, использование, охрана. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1978. 175 с.
- Чельшева Ю.Н., Охапкин А.Г. Видовая структура водорослей планктона в оценке экологического состояния Пустыньских озёр (Нижегородская область) // Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Том 9. Нижний Новгород, 2019. С. 165–166.
- Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Гелашвили Д.Б., Артельный Е.В. Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Т. 6. №2(12). С. 328–333.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
- Шурганова Г.В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2007. 48 с.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Золотарёва Т.В., Ручкин Д.С. Новые сведения о находках чужеродной коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) в Нижегородской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 114–122.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Кудрин И.А., Кривдина Т.В., Морева О.А. Зоопланктон пойменных озёр реки Керженец (Керженский заповедник, Нижегородская область) // Самарский научный вестник. 2018. Т. 8. № 2(23). С. 138–144.
- Якимов В.Н., Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Кудрин И.А., Ильин М.Ю. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры

- гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) // Биология внутренних вод. 2016. № 2. С. 94–103.
- Bayanov N.G. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in lakes of the Nizhny Novgorod region // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 111–114.
- Bomfim F.D.F., Mantovano T., Schwind L.T.F., Palazzo F., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A. Geographical spread of the invasive species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) and *K. bostoniensis* (Rousselet, 1908): a scientometric approach // Acta Scientiarum. 2016. Vol. 38. No. 1. P. 29–36.
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. Numerical ecology with R. New York: Springer, 2011. 306 p.
- De Paggi J. New Data on the Distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): Its Presence in Argentina // Zoologischer Anzeiger. 2002. No. 241. P. 363–368.
- Eloranta P. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a Plankton Rotifer Species New to Finland // Annales Zoologici Fennici. 1988. No. 25. P. 249–252.
- Garcia-Berthou E., Alcaraz C., Pou-Rovira Q., Zamora L., Coenders G., Feo C. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2005. No. 62. P. 453–463.
- Josefsson M., Andersson B. The Environmental Consequences of Alien Species in the Swedish lakes Mälaren, Hjälmaren, Vänern and Vättern // Ambio. 2001. Vol. 30. No. 8. P. 514–521.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake // Boreal Environment Research. 2014. No. 19. P. 97–111.
- Leuven R.S.E.W., Boggero A., Bakker E. S., Elgin A.K., Verreycken H. Invasive species in inland waters: from early detection to innovative management approaches // Aquatic Invasions. 2017. Vol. 12. No. 3. P. 269–273.
- Mantovano T., Diniz L.P., Oliveira da Conceição E., Rosa J., Bonecker C.C., Bailly D., Ferreira J.H.D., Rangel T.F., Lansac-Tôha F.A. Ecological niche models predict the potential distribution of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) across the globe // Hydrobiologia. 2020. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04435-3>
- Oliveira F.R., Lansac-Tôha F.M., Meira B.R., Segovia B.T. Cochak C., Machado Velho L.F. Effects of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) on the microbial food web components // Aquatic Ecology. 2019. No. 53. P. 581–594.
- Picapedra P.H.S., Fernandes C., Baumgartner G. Structure and ecological aspects of zooplankton (Testate amoebae, Rotifera, Cladocera and Copepoda) in highland streams in southern Brazil // Acta Limnologica Brasiliensia. 2019. Vol. 31. e5. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X2917>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. 2015 // (URL: <https://www.r-project.org>). Проверено 8.02.2021 г.
- Shurganova G.V., Gavrilko D.E., Il'in M.Iu., Kudrin I.A., Makeev I.S., Zolotareva T.V., Zhikharev V.S., Golubeva D.O., Gorkov A.S. Distribution of Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Water Bodies and Watercourses of Nizhny Novgorod Oblast // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8. No. 4. P. 393–402.
- Shurganova G.V., Kudrin I.A., Yakimov V.N., Gavrilko D.E., Zhikharev V.S., Zolotareva T.V. Spatial Distribution of Zooplankton on the Upper Part of the Cheboksary Reservoir // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 3. P. 317–325.
- Streble H., Krauter D. Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Stuttgart: Kosmos Verlag, 2006. 429 p.
- Vezhnavets V.V., Litvinova A.G. First record of the north American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) from the Sozh River, Belarus // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. No. 2. P. 135–136.
- Walraven L., Daan R., Langenberg V.T., Ver H.W. Species composition and predation pressure of the gelatinous zooplankton community in the western Dutch Wadden Sea before and after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 // Aquatic Invasions. 2017. Vol. 12. No. 1. P. 5–21.
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N.G., Lobunicheva E.V., Rodionova N.V., Shurganova G.V., Kulakov D.V., Il'in M.Yu. Distribution and ways of dispersion of American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 4. P. 308–320.
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N.G., Lobunicheva E.V., Rodionova N.V., Shurganova G.V., Zolotareva T.V., Il'in M.Yu. Morphological Variability of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Waterbodies of European Russia // Inland Water Biology. 2019. Vol. 12. P. 140–149.

ABUNDANCE OF RELATED SPECIES, *KEL LICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) AND *K. LONGISPINA* (KEL LICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE), IN THE COMMUNITIES OF ZOOPLANKTON OF THE PUSTYNSKAYA LAKE-RIVER SYSTEM (NIZHNY NOVGOROD OBLAST)

© 2021 Shurganova G.V.^{a,*}, Zolotareva T.V.^{a,**}, Kudrin I.A.^{a,***}, Zhikharev V.S.^{a,****}, Gavrilkov D.E.^{a,*****}, Il'in M.Iu.^{b,*****}

^aLobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod 603950, Russia

^bLLC SPU "Sobskiy Fish Farm", Yamalo-Nenets Autonomous Okrug 629420, Russia

^bInstitute of plant and animal ecology of UB of the RAS, Ekaterinburg 620144, Russia

e-mail: *galina.nngu@mail.ru, **tanyakuklina.nn@yandex.ru, ***kudriniv@mail.ru,

****slava.zhikharev@ro.ru, *****dima_gavrilkov@mail.ru, *****maxim_ilin@list.ru

The article presents the features of the spatial distribution of zooplankton communities in the water area of the Pustynskaya lake-river system. The abundance of two related species of the genus *Kellicottia*, the alien *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and the indigenous *K. longispina* (Kellicott, 1879), was analyzed in dedicated communities in 2013–2017. The greatest abundance of the alien species was noted in zooplanktonocenoses of mesotrophic water bodies (the Serezhka River and Lake Svyato). It was found that after the period of mass development of *K. bostoniensis* in 2013–2014, which might be due to the initial stage of naturalization of the alien species, its abundance had sharply decreased. In 2013–2014 the abundance of the indigenous species *K. longispina* (Kellicott, 1879) was significantly lower than that of the alien species. Rotifer *K. longispina* dominated in the Protoka and Lake Svyato in 2017. The highest density of both species was found in the metalimnion of the mesotrophic Lake Svyato. A statistically significant positive correlation was found between the abundance of *K. bostoniensis* and the temperature, transparency, and pH of water, as well as the abundance of predatory zooplankton species. The abundance of the native species *K. longispina* correlated negatively only with the value of water pH.

Keywords: communities, alien species, *Kellicottia bostoniensis*, *Kellicottia longispina*, dynamics, water bodies, watercourses, Nizhny Novgorod oblast.