

***KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) И *K. LONGISPINA* (KEL LICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE): ОСОБЕННОСТИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ОЗЁРАХ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

© 2023 Подшивалина В.Н.^{a, b, *}, Семёнова А.С.^{c, d **}

^a Федеральное государственное бюджетное учреждение Государственный природный заповедник «Присурский», Чебоксары, 428034, Россия

^b Федеральное государственное бюджетное учреждение высшего образования Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова, Чебоксары, 428015, Россия

^c Атлантическое отделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения «ВНИРО», Калининград, 236022, Россия

^d Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, 152742, Россия
e-mail: *verde@mail.ru; **a.s.semenowa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2021. После доработки 30.04.2023. Принята к публикации 23.05.2023

В водоёмах Верхней Волги (Ярославская область) и нижнего течения р. Сура (Средняя Волга) отмечены близкородственные виды коловраток: обычный для фауны обоих регионов *Kellicottia longispina* и чужеродный *K. bostoniensis*. Оба вида встречаются в планктоне круглогодично, чаще отмечаются осенью или весной, достигая наибольшей численности в эти периоды года. Чужеродная *K. bostoniensis* отмечена не только совместно с аборигенным видом, но и отдельно, в более мелководных водоёмах. Чужеродный вид характеризуется большей толерантностью в отношении глубины водоёма, формы его котловины, прозрачности, трофности. Вероятно, это способствует более широкому распространению *K. bostoniensis* в сравнении с аборигенным видом в водоёмах Присурья. Чужеродная *K. bostoniensis* относительно быстро распространилась в Присурье без ущерба для близкородственного аборигенного вида, которому не составляет конкуренции.

Ключевые слова: *Kellicottia bostoniensis*, *Kellicottia longispina*, чужеродные виды, факторы, пойменные водоёмы, Верхняя Волга, Средняя Волга, заповедник «Присурский».

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-135-150

Введение

Новые для фауны какого-либо региона виды появляются с относительным постоянством, причём процесс их расселения может быть обусловлен как антропогенным «содействием», так и вполне естественными причинами – стремлением видов занять всё большие территории в изменяющихся условиях среды. На новой территории вид в силу своих биологических особенностей может придерживаться различных стратегий в поведении, что определяет его участие в дальнейшем развитии экосистем [Shea, Chesson, 2002; Аладин, Плотников, 2004]. В связи с этим важно изучение тех видов, которые относительно быстро распространяются на больших территориях. Одним из примеров таких видов может быть коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Kellicott, 1879), нативный ареал

которой находится в Северной Америке и которая в короткие сроки заняла практически все континенты [De Paggi, 2002; Segers, 2007; Macêdo et al., 2020; Mantovano et al., 2021].

Известно о способностях *K. bostoniensis* обитать в водоёмах с весьма широким спектром факторов среды [De Paggi, 2002; Bezerra-Neto et al., 2004; Zhdanova et al., 2016; Shurganova et al., 2017; Крайнев и др., 2018; Mantovano et al., 2021; Picapedra et al., 2021]. Коловратка *K. longispina*, напротив, более требовательна к условиям среды [Zhdanova et al., 2016; Рогозин, 2020]. Установлено положительное влияние температуры, прозрачности и pH воды на численность *K. bostoniensis* (на примере карстовых водоёмов) [Шурганова и др., 2021]. Обилие *K. longispina* отрицательно коррелировало с pH воды [Шурганова и др., 2021]. Несмотря на высокую пластич-

ность, *K. bostoniensis* не заселяет все возможные водоёмы и не замещает при этом аборигенный для фауны умеренных широт вид *K. longispina*. Вероятно, даже у таких близкородственных таксонов экологический спектр несколько отличен. Весьма важно уточнить его особенности для прогноза натурализации чужеродной *K. bostoniensis* и дальнейшего существования аборигенной *K. longispina* в связи с появлением вселенца. Чтобы установить факторы, определяющие распространение и обилие видов рода *Kellicottia*, представляет интерес анализ сообществ планктона в водных объектах, куда относительно недавно попал вселенец, а также в расположенных по соседству, но не заселённых новым видом. Пойменные и близлежащие надпойменные водоёмы в этом отношении представляют собой оптимальную модель для изучения перечисленных процессов. К тому же, несмотря на то, что исследования этих видов выполнены в большом количестве разнотипных водных объектов [De Paggi, 2002; Segers, 2007; Шурганова и др., 2021; Mantovano et al., 2021; Ricapedra et al., 2021], пойменные водоёмы в этом отношении слабо изучены [Жданова, Добрынин, 2011].

Исходя из этого, целью работы было исследование встречаемости близкородственных чужеродного *K. bostoniensis* и аборигенного *K. longispina* видов в водоёмах Верхней

и Средней Волги и выявление факторов, влияющих на их распространение.

Материалы и методы

Исследованы озёра различного генезиса в бассейне Верхней Волги (Ярославская обл.) и пойменные на Средней Волге в бассейне нижнего течения р. Сура (охранная зона заповедника «Присурский», Чувашская Республика) (рис. 1) в 2014–2021 гг. В каждом регионе зоопланктон проанализирован в группе водоёмов, расположенных в относительно сходных физико-географических условиях, что позволяет оценить влияние факторов и процессов в водоёме на встречаемость и обилие видов рода *Kellicottia*.

В Верхней Волге материал отобран на 20 озёрах (табл. 1, рис. 2) в весенний (май) и летний (конец июля – август) периоды в 2014–2015 гг. В 21 водоёме Присурья (проточные Лапшевое, Глухое, Вилки, Чага, Старая Старица, Верхнее, Козулишное, Ромадан, Чирмень, Малое Щучье, Большое Щучье, Базарское; бессточные, становящиеся проточными весной, Кривое, Скобцы, Старица, Киркери, Чебак, Лиса, Курюкалы, Башкирское, Большой Буймас) (рис. 2) материал собран в 2016–2021 гг. в аналогичные периоды года, а также осенью (сентябрь). Кроме того, в 2020–2021 гг. в озёрах Чебак, Лиса, Малое Щучье, Большое Щучье, Башкирское и Большой Буймас изучен



Рис. 1. Карта-схема расположения точек исследования в Верхней (северная (1) и южная (2) части Ярославской области) и Средней Волге (3).

Таблица 1. Характеристика исследованных озёр в летний период

Озеро	Координаты	S, км ²	h, м	SD, м	pH	O ₂ , мг/л	ТС
Верхняя Волга (Ярославская область)							
Бабье	57.7637 с. ш. 40.5293 в. д.	0.09	4.5	0.5	7.62	6.4	МЭ
Иваново	57.6957 с. ш. 40.2880 в. д.	0.22	–	–	7.99	7.2	Э
Копыто	57.7725 с. ш. 40.5493 в. д.	0.01	–	0.2	9.18	10.7	Г
Новое Куреевское	57.7777 с. ш. 40.3453 в. д.	0.03	–	0.9	7.66	6.6	Э
Подкова	57.7705 с. ш. 40.5563 в. д.	0.01	–	1	7.39	4.6	МЭ
Рюмниково	56.9753 с. ш. 39.3821 в. д.	1.5	3	0.9	7.68	10	МЭ
Становище	57.7655 с. ш. 40.5579 в. д.	0.21	–	1.55	7.93	6.4	М
Старое Куреевское	57.7791 с. ш. 40.3392 в. д.	0.06	–	1.1	7.78	7.7	МЭ
Чистое	57.7107 с. ш. 40.5480 в. д.	4.5	1	0.3	9.54	17.1	ГЭ
Шачебол	57.7740 с. ш. 40.3629 в. д.	0.61	4	0.5–0.9	8.05–8.82	7–9.7	М
Яснищевское	57.7619 с. ш. 40.4640 в. д.	0.63	1	–	8.44	17.2	Г
Заозёрье	56.8223 с. ш. 39.3558 в. д.	0.32	4	0.5	8.79	10.2	ГЭ
Белёвское	57.7259 с. ш. 40.3167 в. д.	0.08	5	0.8	8.28	5.4	МЭ
Вашутинское	56.8968 с. ш. 39.0619 в. д.	3.1	3.5	0.5	9.01	9.7	ГЭ
Великое	57.7987 с. ш. 40.4914 в. д.	2.03	0.7	0.3	8.2	4.5	МЭ
Ёшка	57.7822 с. ш. 40.4425 в. д.	0.25	1.5	0.45	9.24	13.1	ГЭ
Искробол	57.7935 с. ш. 40.4619 в. д.	0.72	1	0.3	9.64	9	Г
Кудринское	57.687207 с. ш. 40.139490 в. д.	–	–	–	8.6	8.7	М
Согожское	57.8029 с. ш. 40.5403 в. д.	2.05	1	0.65	7.91	7.2	Э
Яхробол	57.7530 с. ш. 40.3328 в. д.	3.28	1.3	0.35	9.3	8.9	МЭ
Средняя Волга (Присурье)							
Козулишное	54.997267 с. ш., 46.568997 в. д.	12.9****	0.62****	0.5	6.7	2.2	Э
Вилки	54.990275 с. ш., 46.585115 в. д.	16.5****	1.13****	1.5	6.95	3.4	Э
Верхнее	54.992475 с. ш., 46.577477 в. д.	27.5****	0.39****	0.8	6.78	2.7	Э
Большой Буймас	55.01138 с. ш., 46.59642 в. д.	81.3*	1.71*	0.6	7.22	–	Э

Башкирское	54.979376 с. ш., 46.596 в. д.	100.7*	1.27*	0.6	7.56	4.7	Э
Базарское	54.93427 с. ш., 46.60702 в. д.	131.9***	1.14***	0.4	7.60	1.1	Г
Малое Щучье	54.994827 с. ш., 46.593627 в. д.	27.0***	1.46***	0.9	6.81	0.8	Э
Большое Щучье	54.986 с. ш., 46.5941 в. д.	61.3*	2.97*	1.1	7.19	5.6	Э
Киркери	55.062599 с. ш., 46.508343 в. д.	31.8****	1.90****	0.8	8.23	5.4	Э
Скобцы	54.97255 с. ш., 46.584375 в. д.	40.4****	1.14****	0.7	6.37	0.5	Э
Глухое	55.037773 с. ш., 46.578897 в. д.	87.5****	1.55****	0.6	7.05	8.8	Э
Лашшеево	55.040508 с. ш., 46.569585 в. д.	89.2****	1.25****	0.5	6.67	3.2	Э
Старица	54.95834 с. ш., 46.601 в. д.	392.2*	1.97*	0.7	7.94	1.4	Э
Чирмень	55.056383 с. ш., 46.523451 в. д.	50.6**	2.70**	0.7	–	–	Э
Кривое	55.004988 с. ш., 46.59015 в. д.	15.7****	1.59****	0.4	6.47	0.6	Г
Чебак	55.01424 с. ш., 46.581592 в. д.	94.3**	2.50**	0.4	7.42	7.5	Г
Старая Старица	55.049928 с. ш., 46.525554 в. д.	100.4****	0.68****	0.6	6.83	5.4	Э
Лиса	55.023082 с. ш., 46.5724 в. д.	123.8***	1.22***	0.4	7.52	4.7	Г
Курюкалы	55.060576 с. ш., 46.489807 в. д.	156.1**	1.20**	0.5	–	–	Г
Чага	55.052305 с. ш., 46.542205 в. д.	257.0****	2.08****	1.4	7.42	6.8	Э
Ромадан	55.022083 с. ш., 46.601924 в. д.	36.7****	1.42****	1.5	6.76	2.6	Э

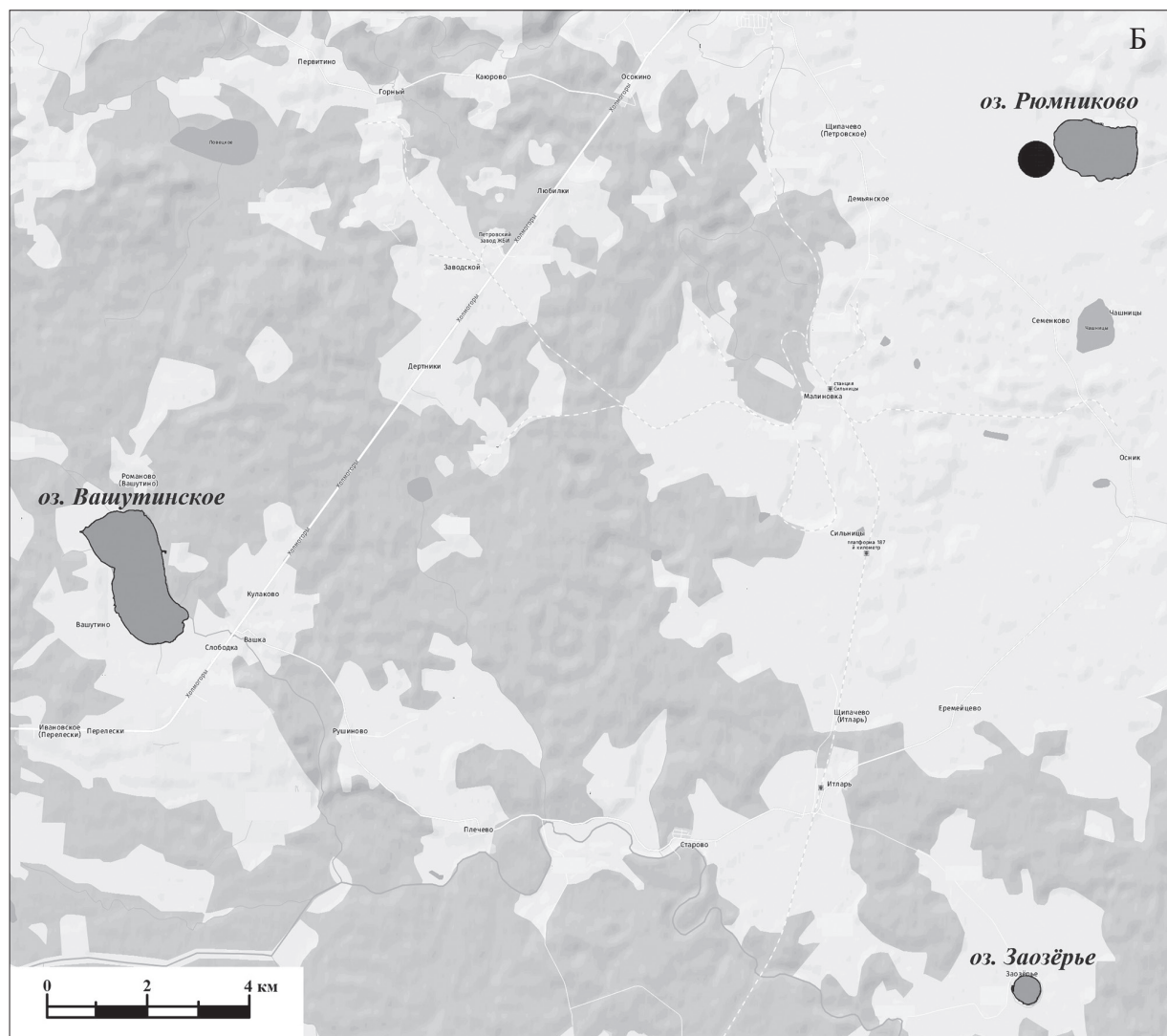
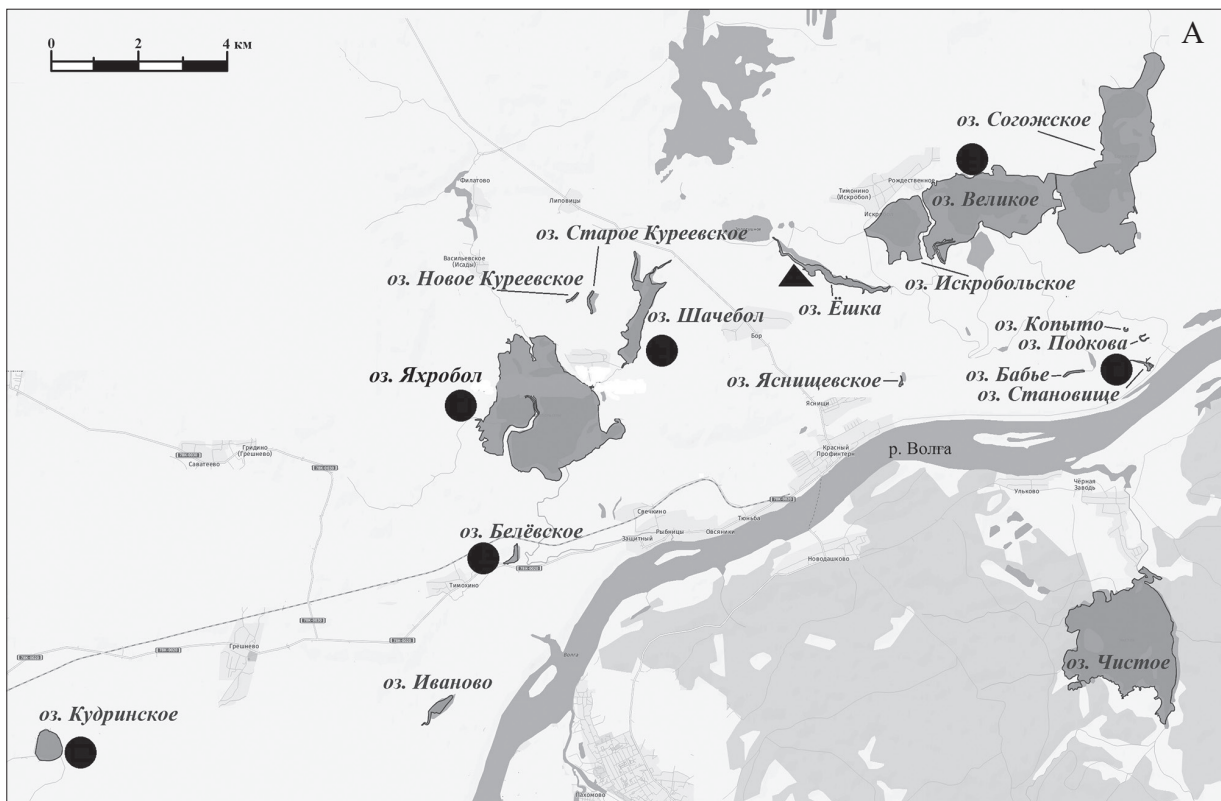
Примечание: S – площадь водоёма; h – глубина средняя; SD – прозрачность; O₂ – содержание кислорода; ТС – трофический статус (М – мезотрофный; Э – эвтрофный; Г – гипертрофный); * [по: Осмелкин и др., 2012]; ** [по: Александров, Васильев, 2016]; *** [по: Александров, 2017]; **** [по: Александров, 2018].

зимний (начало марта) подлёдный зоопланктон. Морфометрические характеристики исследованных объектов приведены в таблице 1.

Отбор проб зоопланктона производился из верхнего слоя фильтрацией через сеть Апштейна (размер ячеек 70 мкм) 50–100 л воды с последующей фиксацией 4%-м формалином и обработкой стандартными методами [Методические рекомендации..., 1982]. Кроме того, в Присурье в летний период 2018–2019 гг. с поверхности воды стандартными методами [Методика..., 1975] отбирали пробы фитопланктона. В анализе использованы данные об обилии доминирующих видов

фитопланктона, любезно предоставленные Тарасовой Н.Г.

Во всех водоёмах определялись прозрачность по диску Секки, температура поверхностного слоя воды и содержание кислорода в нём (с помощью HANNA HI-9147-04), pH (HANNA HI-83141) и электропроводность и минерализация (HANNA HI-98129). Данные по остальным гидрохимическим показателям для озёр Присурья получены на основе анализа отобранных в 2019–2020 гг. стандартными методами [Руководство..., 1977; Строганов, Бузинова, 1980] в основные сезоны года проб воды и любезно предоставлены



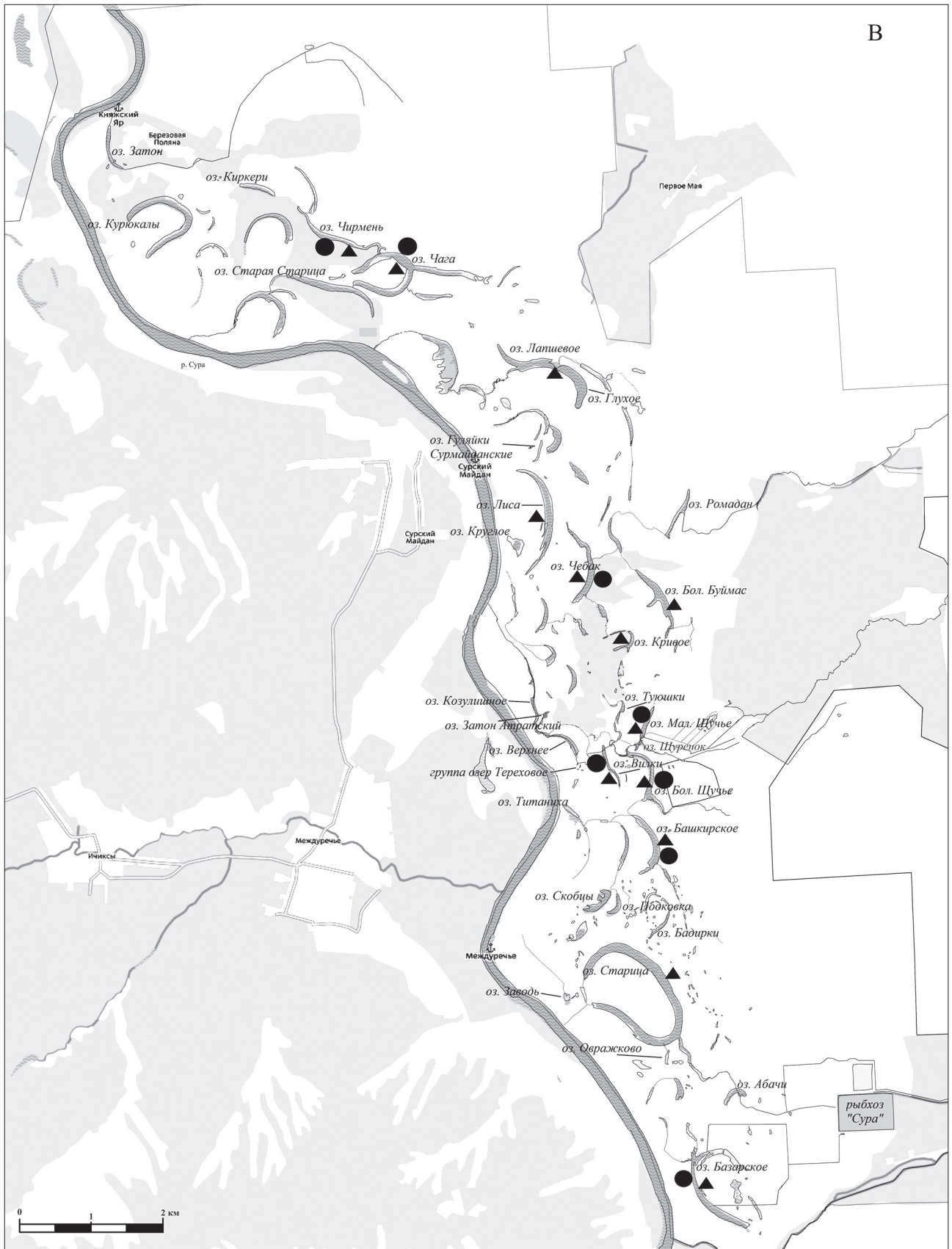


Рис. 2. Карта-схема исследованного района в Верхней (северная (А) и южная (Б) части Ярославской области) и Средней Волге (пойма р. Сура (В)) и распространения *K. longispina* (●) и *K. bostoniensis* (▲).

Ивановым Д.В. и Зиганшиным И.И., для озёр Верхней Волги (2014–2015 гг.) – Сиделевым С.И. Данные о содержании хлорофилла «а» (применяли стандартный спектрофотометрический метод [Сигарева, 1993]) также любезно предоставлены Сиделевым С.И.

Для оценки трофического статуса водоёмов использован трофический индекс Карлсона (TSI) [Carlson, 1977], рассчитанный на основе данных о прозрачности по диску Секки и содержанию хлорофилла в летний период и позволивший оценить статус озёр как мезотрофные, эвтрофные и гипертрофные (значения индекса 40–50, 50–70 и >70, соответственно). Коэффициент относительной прозрачности (соотношение прозрачности по диску Секки в летний период и средней глубины) позволяет оценить доминирующее направление потоков вещества в водоёме [Китаев, 2007]. Для характеристики степени глубоководности озёр использовали такие коэффициенты, как относительная глубина [Wetzel, 2001] и ёмкость котловины [Китаев, 2007], для оценки формы котловины – долю литорали (площадь акватории с глубинами до 1.5 м) в общей площади водоёма и уклон дна [Rutovskaya et al., 2020].

Для оценки влияния факторов (площадь, глубина средняя и максимальная, уклон дна, доля литорали от акватории водоёма, температура, pH, прозрачность по диску Секки, коэффициент относительной прозрачности, содержание хлорофилла, фосфора, кислорода, трофность) на обилие коловраток рода *Kellicottia* использованы методы канонического корреляционного анализа (ССА) с применением программы Canoco for Windows 4.5 [Сајо тер Браак, 1988]. Материалом для анализа послужили все летние пробы. Включенные в анализ данные предварительно нормализовались логарифмированием. Статистическая значимость взаимосвязей оценивалась пермутационным тестом Монте-Карло с 4999 перестановками. Доминирование вида в сообществе оценивалось на основе данных о его обилии с использованием функции рангового распределения [Фёдоров и др., 1977]. Значимость вида в исследуемом регионе определялась с помощью показателя его встречаемости [Песенко, 1982].

Результаты

Встречаемость *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* в исследованных водоёмах. В водоёмах Верхней и Средней Волги (Присурье) в исследованный период встречаемость *K. longispina* составила 0.35 и 0.33, соответственно. Это обычный для обоих регионов вид. Новый вид коловраток *K. bostoniensis* в Верхней Волге выявлен в 2014 г. (оз. Ёшка), в пойме нижнего течения р. Сура – в 2016 г. (оз. Большое Щучье, Вилки) [Подшивалина, 2016]. При первом обнаружении по распространённости он был редким в водоёмах Ярославской обл. (2014 г.) и обычным в Присурье (2016 г.) (встречаемость 0.05 и 0.28, соответственно). В целом, можно констатировать стабильное участие чужеродного вида в составе зоопланктона озёр поймы нижнего течения р. Сура (рис. 3). Сезонные наблюдения показали, что *K. bostoniensis* встречается и в зимнем зоопланктоне (рис. 4), хотя нерегулярно и реже, чем аборигенный вид. Оба вида чаще отмечаются осенью (рис. 4) или

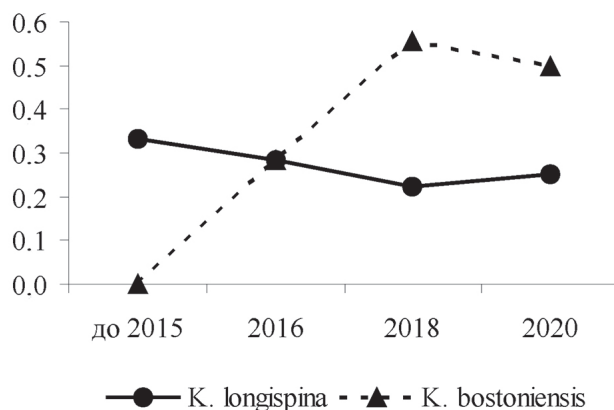


Рис. 3. Встречаемость *K. longispina* и *K. bostoniensis* летом в Присурье (Средняя Волга) по многолетним данным.

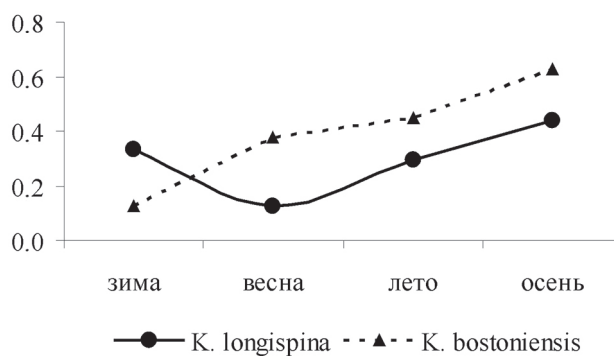


Рис. 4. Средние величины встречаемости *K. longispina* и *K. bostoniensis* в пойменных водоёмах Присурья в разные сезоны года.

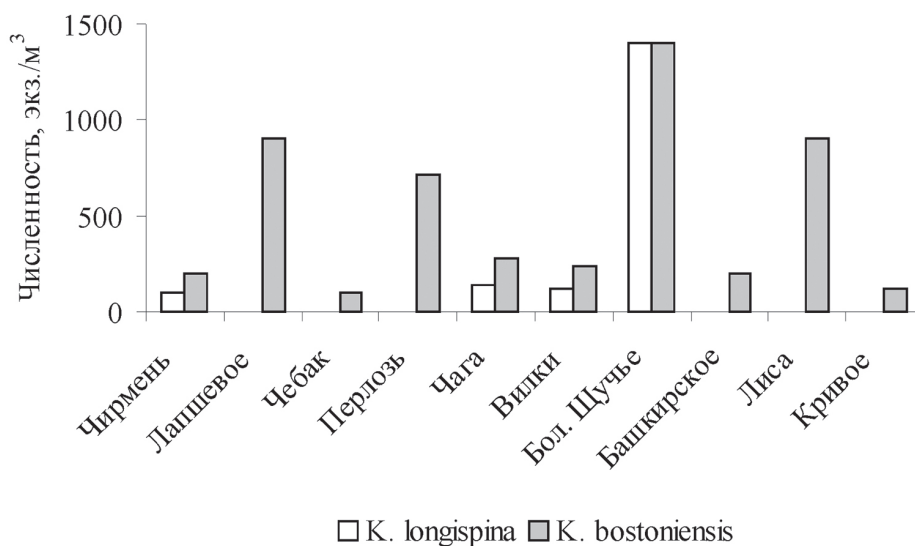


Рис. 5. Численность (экз./м³) *K. longispina* и *K. bostoniensis* в пойменных водоёмах Присурья (июль, 2018).

весной (в озёрах Ярославской обл. встречаемость *K. longispina* весной составила 0.50, летом – 0.20; *K. bostoniensis* в период наблюдений отмечена только весной).

Численность *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* в исследованных водоёмах. Обилие обоих видов значительно варьировало и в отдельных водоёмах (рис. 5), и в сезонной динамике, и в отдельные годы исследований. Анализ годовой динамики свидетельствует о большем обилии обоих видов в весенний период в водоёмах Верхней Волги. Так, численность аборигенной *K. longispina* весной здесь на порядок выше, чем летом (65.4 ± 51.7 и 4.7 ± 2.1 тыс. экз./м³, соответственно), а чу-

жеродный вид обнаружен только весной. Численность *K. longispina* в летний период достигала 11.4 и 8.1 тыс. экз./м³ в исследованных водоёмах Верхней и Средней Волги, соответственно, изменяясь в широких пределах (коэффициент вариации составил 89 и 126%, соответственно). Чужеродная *K. bostoniensis* более многочисленна в летний сезон (численность в Присурье достигала 5.5 тыс. экз./м³, усредненные величины – 0.5–2.0 тыс. экз./м³ в зависимости от года наблюдений, коэффициент вариации 83–100%). Оба вида летом не входили в число доминирующих видов, составляя не более 3% численности. Исключением стало оз. Большое Щучье в Присурье,

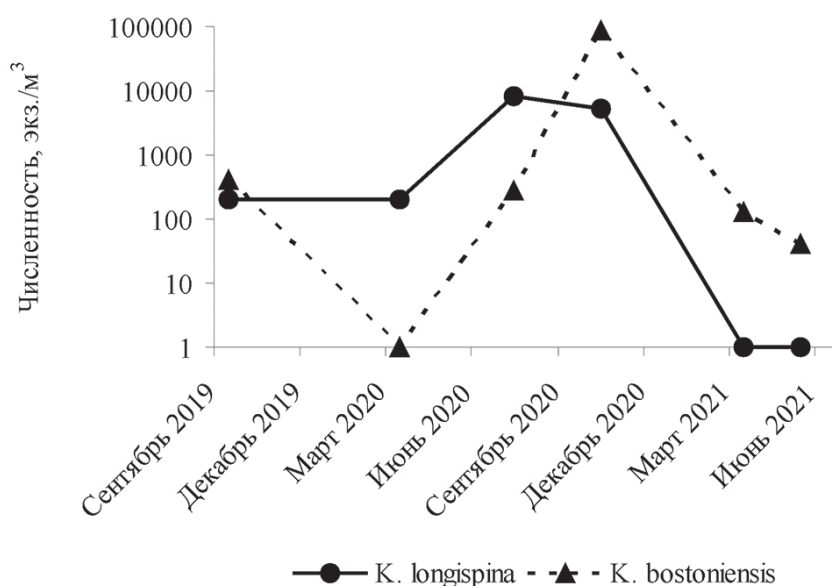


Рис. 6. Сезонная динамика численности *K. longispina* и *K. bostoniensis* в оз. Большое Щучье (Присурье, Средняя Волга).

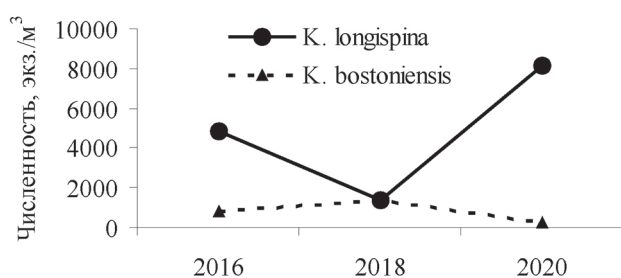


Рис. 7. Изменение численности *K. longispina* и *K. bostoniensis* в оз. Большое Шучье (Присурье, Средняя Волга) летом (июль) в 2016–2020 гг.

в сообществе зоопланктона которого в июле 2020 г. обилие *K. longispina* достигало 24.3% суммарной численности зоопланктона.

В Присурье средние количественные показатели аборигенного вида осенью (1.4 ± 0.7 тыс. экз./м³) вполне сопоставимы с летними (рис. 6), для отдельного водоёма они могут быть ниже. Осенью чужеродный таксон достигал численности 90.7 тыс. экз./м³, в среднем его обилие (11.8 ± 7.8 тыс. экз./м³) вдвое превышало летний уровень.

По летним значениям количественного развития трудно судить о тенденциях изменения численности видов в связи с сильным их варьированием по годам (рис. 7). Корреляция между численностью аборигенного и чужеродного видов коловраток не установлена ($p > 0.05$). Вероятно, численность и встречаемость видов определяются другими факторами, не связанными с их биотическими отношениями.

Зависимость встречаемости и обилия *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* от факторов водной среды. Исследованы две большие группы озёр, водные объекты в ко-

торых отличаются между собой морфометрическими, гидрохимическими, трофическими параметрами (табл. 1), но подвержены воздействию сходных зональных условий. Это позволяет выделить характеристики водоёмов, влияющие на распространение и обилие видов. По нашим данным, оба вида населяют наиболее глубокие водоёмы на исследованных территориях. Хотя в Верхней Волге это более глубокие озёра, чем в Присурье (табл. 2), их средняя глубина (2.8 ± 0.7 м) выше, чем у не заселённых (2.2 ± 0.4 м) этими видами (различия недостоверны). Чужеродная *K. bostoniensis* отмечена не только совместно с аборигенным видом, но и самостоятельно, причём в более мелководных водоёмах, с более выраженной литоралью и пологим дном (табл. 2). Оба вида не обнаружены в водоёмах с наиболее пологими берегами и наименьшими глубинами (табл. 2). Канонический анализ позволил установить достоверное влияние уклона дна ($F=11.25$, $p=0.012$) и максимальной глубины ($F=7.17$, $p=0.024$) на численность коловраток рода *Kellicottia* в водоёмах Присурья. Причём эти факторы имеют наибольшее значение для аборигенной *K. longispina* (рис. 8).

Прозрачность воды также важна для обилия коловраток (табл. 3). Этот фактор оказывает достоверное ($F=19.43$, $p=0.004$) действие на численность видов в Присурье, причём он более важен для развития аборигенного вида (рис. 8). Чужеродная *K. bostoniensis* населяет водоёмы с повышенной трофностью (гипер-эвтрофные), абориген-

Таблица 2. Морфометрические характеристики водоёмов Присурья (Средняя Волга) (средние по группе в зависимости от заселённости коловратками)

Показатель	<i>K. longispina</i> и <i>K. bostoniensis</i> обитают совместно (n=8)	Населены только <i>K. bostoniensis</i> (n=5)	Коловратки рода <i>Kellicottia</i> не отмечены (n=5)
Глубина средняя, м	1.9 ± 0.3	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.3
Показатель ёмкости котловины	0.35 ± 0.03	0.40 ± 0.03	0.34 ± 0.07
Относительная глубина, %	2.00 ± 0.37	1.80 ± 0.65	1.71 ± 0.24
Доля литорали в площади водоёма	0.33 ± 0.05	0.50 ± 0.11	0.71 ± 0.10
Уклон дна, град.	33.3 ± 8.0	19.6 ± 8.0	11.1 ± 1.9

Таблица 3. Гидрофизические характеристики водоёмов поймы Верхней Волги (*) и Присурья (Средняя Волга (**)) (средние по группе в зависимости от заселённости коловратками)

Показатель	<i>K. longispina</i> и <i>K. bostoniensis</i> обитают совместно (n=15)	Населены только <i>K. bostoniensis</i> (n=6)	Коловратки рода <i>Kellicottia</i> не отмечены (n=19)
Прозрачность, м	1.00±0.11* (только <i>K. longispina</i>)	0.45*	0.60±0.08*
	0.86±0.16**	0.40±0.03**	0.68±0.05**
Коэффициент относительной прозрачности	0.30±0.09* (только <i>K. longispina</i>)	0.30*	0.30±0.05*
	0.51±0.13**	0.30±0.03**	0.68±0.05**
TSI	60.4±1.5*	71.5*	70.0±2.0*
	64.2±2.9**	72.1±0.9**	65.8±1.2**

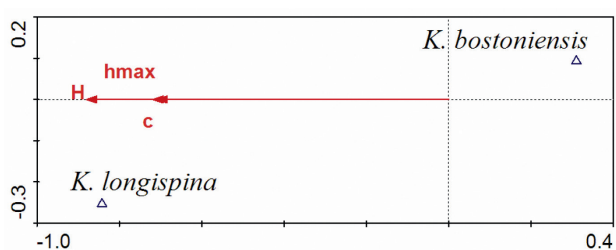


Рис. 8. Ординация численности *K. longispina* и *K. bostoniensis* в пространстве факторов среды в водоёмах Присурья (Средняя Волга): глубины максимальной (hmax), уклона дна (с) и прозрачности (H).

ная *K. longispina* – менее трофные (мезо-эвтрофные). В озёрах Верхней Волги это влияние фактора на численность *K. longispina* достоверно ($F=4.82$, $p=0.016$). Несмотря на способность к обитанию в водах с повышенной трофностью, чужеродная *K. bostoniensis* имеет тенденцию к большому обилию в менее трофных условиях, как и аборигенная *K. longispina* (рис. 9).

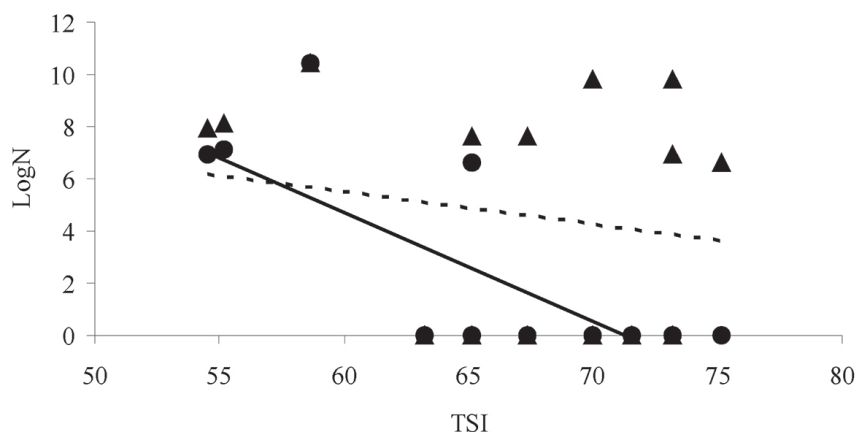


Рис. 9. Зависимость численности *K. longispina* (●, —) и *K. bostoniensis* (▲, ---) от трофности водоёмов в Присурье (Средняя Волга).

Статистически значимая ($p<0.05$) зависимость численности обоих видов от температуры, pH, содержания общего фосфора и кислорода не была установлена.

Обсуждение результатов

Исследования водоёмов Верхней и Средней Волги позволили выявить наличие обоих видов коловраток рода *Kellicottia* – аборигенного *K. longispina* и чужеродного *K. bostoniensis*. Чужеродный вид не изменил встречаемость аборигенного в регионе, став обычным элементом фауны водоёмов. В Присурье, помимо пойменных, регулярно исследуются другие типы водных объектов, характерные для данной местности (ручьи, малые реки, запруды в оврагах, временные водоёмы, копани, болота). Только пойменные озёра были заселены *K. bostoniensis* в первую очередь (2016 г.), что ещё раз подчер-

квивает важность изучения данного типа водных объектов. Позднее вид был обнаружен в р. Аtratка (2019 г.). Более нигде инвазии не установлены, хотя известно о широком распространении вселенца в разнообразных условиях [Shurganova et al., 2017; Mantovano et al., 2021].

Абиотические факторы среды, по полученным данным, оказывают сходное по направлению, но разное по интенсивности влияние на численность каждого из видов. Из исследованных характеристик наибольший вклад в вариабельность численности по данным канонического анализа вносит прозрачность (объясняет 20% вариаций), менее значимы максимальная глубина и уклон дна (объясняют 13 и 5%, соответственно).

Как показали наши исследования, диапазон толерантности чужеродной *K. bostoniensis* шире, ей присуща большая экологическая валентность по отношению к глубоководности водоёма, форме его котловины, прозрачности, трофности. При этом известно и о способности *K. longispina* населять водоёмы с различной трофностью [Рогозин, 2020], развиваться при температуре воды до 29 °С [Galkovskaja, 1987], на разных глубинах [Primicerio, 2000].

Условия обитания в предпочитаемых видами водоёмах можно охарактеризовать через связь с потоками вещества и энергии благодаря коэффициенту относительной прозрачности, величина которого ниже в водоёмах с большим участием планктонных сообществ [Китаев, 2007]. Перечисленные выше параметры водоёмов (глубоководность, форма котловины, прозрачность, трофность) в той или иной степени определяют особенности потоков вещества и энергии в их экосистемах. Как было установлено в ходе канонического анализа, эти особенности, в свою очередь, важны для обоих видов ($F=46.16$; $p=0.014$). Чужеродная коловратка *K. bostoniensis* более многочисленна в озёрах с преобладанием роли планктонных сообществ в биопродукционном процессе (обратная зависимость от коэффициента относительной прозрачности), аборигенная *K. longispina* предпочитает водоёмы с несколько большим участием бентических сообществ. Оба вида не отмечены в водоёмах с наиболее высоким участием бентических сообществ (с относительно высокими значениями относительной прозрачности).

Биопродукционные особенности предпочитаемых водоёмов отражают и возмож-

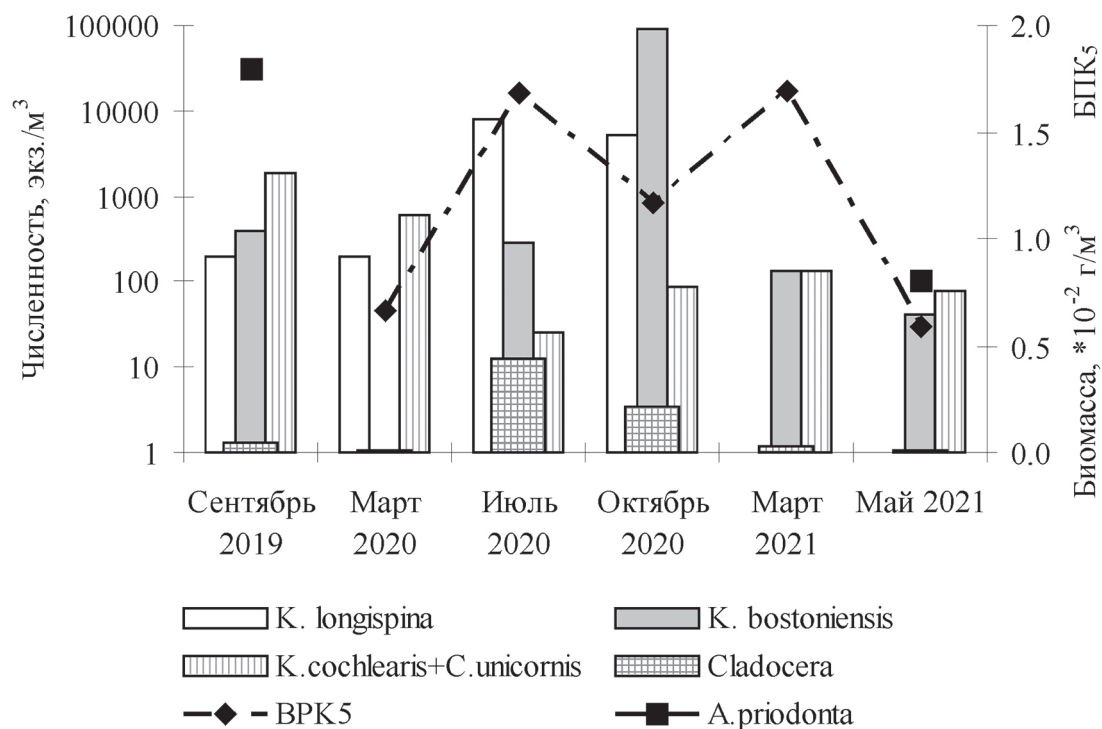


Рис. 10. Динамика численности *Kellicottia longispina*, *K. bostoniensis*, *Keratella cochlearis* и *Conochilus unicornis*, биомассы Cladocera и значений BPK₅ в оз. Большое Щучье (Присурье, Средняя Волга).

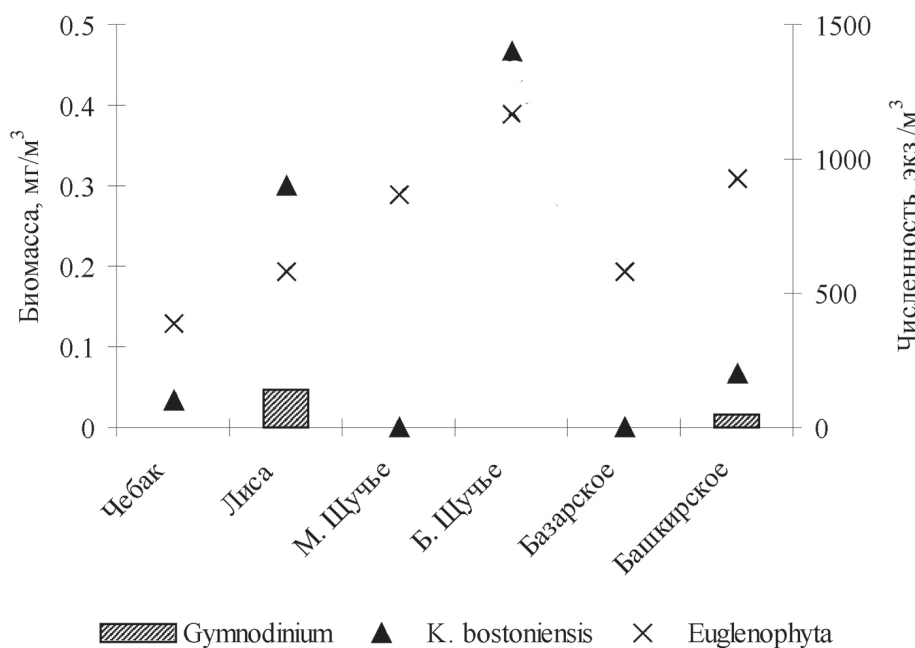


Рис. 12. Численность *K. bostoniensis* и биомасса *Gymnodinium* и Euglenophyta в озёрах Средней Волги (Присурье) (2018 г., лето).

массы доминирующих групп (Crypthophyta и Dinophyta) не установлена. Тем не менее, в оз. Лиса отмечено более высокое по сравнению с другими озёрами количественное развитие чужеродного вида, которое наблюдается одновременно с более массовым развитием в этом водоёме динофитовой водоросли *Gymnodinium mitratum* Schiller, в оз. Большое Щучье – эвгленовых водорослей (по биомассе доминирует *Trachelomonas volvocina* Ehrenberg) (рис. 12). Следует также отметить, что эти группы одноклеточных водорослей, так же, как и поглощаемые аборигенной коловраткой *K. longispina* мелкие безжгутиковые формы, предпочитают сходные условия – менее трофные воды с высокой прозрачностью [Семенченко, Разлуцкий, 2010], что объясняет совместное обитание обоих видов.

Аборигенная *K. longispina* в связи с наличием длинных шипов такими хищниками, как *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, практически не выедается (рис. 10, 11) [Рогозин, 2020]. Более того, увеличивает свою численность в периоды выедания этим хищником пищевых конкурентов – коловраток *Keratella cochlearis* и *K. irregularis* [Hofmann, 1987; Рогозин, 2020], вероятно, за счёт поглощения не потреблённых ими пищевых ресурсов. Чужеродная коловратка *K. bostoniensis*

так же в связи с морфологическими приспособлениями не сильно зависит от хищников [Mantovano et al., 2021]. Известно [Жданова, Добрынин, 2011], что она потребляется коловратками *A. herrickii* de Guerne, 1888 и *A. brightwellii* Gosse, 1850, а не доминирующей по численности и встречаемости в исследуемых регионах *A. priodonta*, а также зависит от обилия копеподит III–IV стадий веслоного рачка *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857). В наблюдаемых озёрах достоверная ($p < 0.05$) связь численности *K. bostoniensis* с хищными коловратками не установлена (рис. 10). В ряде исследований, в том числе экспериментальных, было показано, что хищники (рода *Chaoborus*) не влияют на *K. bostoniensis* в летний период, когда этот вид становится доминантным, в то же время активно потребляя других коловраток [Havens, 1990]. В исследованиях, проведённых в карстовых водоёмах, была получена положительная связь как численности *K. bostoniensis*, так и численности других коловраток, ведущих сходный образ жизни, с обилием хищных видов [Шурганова и др., 2021], что, по мнению авторов, отражало не столько связь этого вида с хищниками, сколько общий подъём численности хищников вслед за численностью жертв, и не доказывает связи *K. bostoniensis* с хищными видами. Помимо рассмотренных нами биотических

взаимоотношений, влияния пищевых ресурсов, конкуренции с ведущими сходный образ жизни видами, выедания хищными видами ряд авторов также рассматривают конкурентные взаимоотношения между *K. bostoniensis* и ветвистоусыми ракообразными (Cladocera) [Arcifa et al., 2020] и приходят к выводу, что в отдельные периоды эти отношения между коловратками и ветвистоусыми ракообразными существуют. Хотя в данной работе такие взаимоотношения подробно не рассмотрены, стоит подчеркнуть, что максимальные количественные показатели *K. bostoniensis* в ряде водоёмов Присурья отмечены в осенний период, когда пресс конкуренции ветвистоусых ракообразных (особенно таких крупных, как *Daphnia* spp.), наиболее обильных в летний период, снижается (рис. 9).

Заключение

В исследованных водоёмах Верхней Волги и нижнего течения р. Сура (Средняя Волга) отмечены близкородственные виды коловраток: обычный для фауны обоих регионов *K. longispina* и чужеродный *K. bostoniensis*. Оба вида встречаются в планктоне круглогодично, чаще регистрируются осенью или весной, достигая наибольшей численности в эти периоды года и характеризуясь значительным её варьированием в сезонной и межгодовой динамике. Чужеродная *K. bostoniensis* обитает не только совместно с аборигенным видом, но и самостоятельно, причём в более мелководных водоёмах. Диапазон предпочитаемых видами условий, вероятно, определяется тем спектром факторов, который необходим для развития пищевых ресурсов. Коловратки потребляют различные группы продуцентов и редуцентов, предпочитающих сходные условия – более прозрачные и менее трофные воды, что определяет совместное обитание чужеродного и аборигенного видов в водоёмах. Одновременно, чужеродный вид характеризуется большим диапазоном толерантности в отношении абиотических факторов: глубоководности водоёма, формы его котловины, прозрачности, трофности, что способствует более широкому его распространению, в сравнении с аборигенным, в водоёмах При-

сурья. Конкурентные отношения не установлены. Поскольку действие хищников также не очевидно, а пищевых ресурсов достаточно, чужеродная *K. bostoniensis* относительно быстро распространилась в Присурье без ущерба для близкородственного аборигенного вида.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Осмелкину Е.В., Егорову Л.В., Кузьмину Е.М. и Александрову А.Н. (Государственный природный заповедник «Присурский», Чебоксары) за помощь в сборе материалов в озёрах Присурья, Сиделеву С.И. (Ярославский государственный университет) за помощь в сборе материалов в водоёмах Верхней Волги и предоставление данных по гидрохимии и содержанию хлорофилла, а также Иванову Д.В. и Зиганшину И.И. (Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, Казань) за предоставление данных по гидрохимии и Тарасовой Н.Г. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти) за предоставление информации по фитопланктону.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации на 2022 г. (тема № 122072100053-1), а также при частичной финансовой поддержке РФФИ и Кабинета Министров Чувашской Республики (грант № 16-44-210356р_а) и Всероссийской общественной организации «Русское географическое общество» (гранты 29/2018-Р и 32/2019-Р).

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

- Аладин Н.В., Плотноков И.С. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразии Каспийского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 275–296.
- Александров А.Н. Морфометрические показатели ряда водоёмов государственного природного заповедника «Присурский» и его охранной зоны // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2017. Т. 32. С. 3–9.
- Александров А.Н. Морфометрия озёр северо-запада и запада охранной зоны государственного природного заповедника «Присурский» // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2018. Т. 33. С. 3–17.
- Александров А.Н., Васильев Р.В. Морфометрические показатели ряда озёр охранной зоны государственного природного заповедника «Присурский» // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2016. Т. 31. С. 5–10.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 45–52.
- 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.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М., 1975. 220 с.
- 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.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Типография Россельхозакадемии, 1998. 319 с.
- Осмелкин Е.В., Суин М.В., Александров А.Н., Подшивалина В.Н. Морфометрические показатели ряда озёр Государственного природного заповедника «Присурский» и его охранной зоны // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2012. Т. 27. С. 61–68.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- 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.
- Рогозин А.Г. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Kellicottia*, *Platimus*, *Platyias* // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 3. С. 243–252.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 541 с.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Экологическое качество поверхностных вод. Минск: Беларус. навука, 2010. 329 с.
- Сигарева Л.Е. Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоёмов / РАН ИБВВ им. И.Д. Папанина. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 75–85.
- Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Практическое руководство по гидрохимии. М.: Изд-во Московского университета, 1980. 196 с.
- Фёдоров Е.Д., Кондрин Е.К., Левич А.П. Ранговое распределение фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236. № 1. С. 264–267.
- Шурганова Г.В., Золотарёва Т.В., Кудрин И.А., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю. Численность родственных видов *Kellicottia longispina* (Rousselet, 1908) и *K. bostoniensis* (Kellicott, 1879) (Rotifera: Brachionidae) в сообществах зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы (Нижегородская область) // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 1. С. 116–133.
- Arcifa M.S., Souza B.B., Morais-Junior C.S., Corrêa Bruno C.G. Functional groups of rotifers and an exotic species in a tropical shallow lake // Scientific Reports. 2020. 10:14698. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71778-1>
- Bezerra-Neto J.F., Aguila L.A., Landa G.G., Pinto-Coelho R.M. The exotic rotifers *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the zooplankton community in the tropical reservoir // Lundiana. 2004. Vol. 5. P. 151–153.
- Bogdan K.G., Gilbert J.J. Quantitative comparison of food niches in some freshwater zooplankton: A multitracer-cell approach // Oecologia. 1987. Vol. 72. P. 331–340.
- Cajo ter Braak C.J.F. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 1988.
- Carlson R.A. A trophic state index for lakes // Limnology and oceanography. 1977. Vol. 22. No. 2. P. 361–369. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.2.0361>
- 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.
- Galkovskaja G.A. Planktonic rotifers and temperature // Hydrobiologia. 1987. Vol. 147. P. 307–317.
- Havens K.E. Chaoborus predation and zooplankton community structure in a rotifer-dominated lake // Hydrobiologia. 1990. Vol. 198. P. 215–226.
- Hofmann W. Population dynamics of hypolimnetic rotifers in the Pluss-see (North Germany) // Hydrobiologia. 1987. Vol. 147. P. 197–201.
- Macêdo R.L., Franco A.C.S., Klippel G., Oliveira E.F., Silva L.H.S., dos Santos L.N., Branco C.W.C. Small in size but rather pervasive: the spread of the North American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) through Neotropical basins // BioInvasions Records. 2020. Vol. 9. No. 2. P. 287–302. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.2.14>

- 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*. 2021. 848. P. 299–309. <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., Sanches P.V. Zooplankton communities and their relationship with water quality in eight reservoirs from the midwestern and southeastern regions of Brazil // *Brazilian Journal of Biology*. 2021. Vol. 81. No. 3. P. 701–713. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.230064>
- Primicerio R. Seasonal changes in vertical distribution of zooplankton in an oligotrophic, subarctic lake (Lake Takvatn, Norway) // *Limnologia*. 2000. Vol. 30. P. 301–310.
- Rutovskaya M.V., Aleksandrov A.N., Podshivalina V.N., Soboleva A.S., Glushenkov O.V. Habitat conditions of *Desmana moschata* (Talpidae, Eulipotyphla, Mammalia) in the buffer zone of the Prisurskiy State Nature Reserve (Russia) // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. 2020. Т. 5 (Suppl. 2). С. 36–46. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.011>
- Segers H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. Auckland: Magnolia Press, 2007. 104 p.
- Shea K., Chesson P. Community ecology as framework for biological invasions // *Trends Ecology Evolution*. 2002. No. 17 (1). P. 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- 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 Region // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2017. Vol. 8. No. 4. P. 393–402.
- Wetzel R.G. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.
- 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.

***KELLCOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) AND *K. LONGISPINA* (KELLCOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE): THE PATTERN OF THE OCCURRENCE AND SPREAD IN THE LAKES IN THE UPPER AND MIDDLE VOLGA**

© 2023 Podshivalina V.N.^{a, b, *}, Semenova A.S.^{c, d **}

^a Prisurskiy State Nature Reserve, Cheboksary, 428034, Russia

^b Chuvash State University, Cheboksary, 428015, Russia

^c Atlantic branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography “VNIRO” (“AtlantNIRO”), Kaliningrad, 236022, Russia

^d Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742, Russia
e-mail: *verde@mail.ru; **a.s.semenowa@mail.ru

In lakes of the Upper Volga (Yaroslavl district) and in the lower course of the Sura River (Middle Volga), closely related rotifers – common for both studied regions native *K. longispina* and alien *K. bostoniensis* – were found. Both species occur all year round and more frequently in spring or autumn, when they are the most abundant. Alien rotifer *K. bostoniensis* occurred not only simultaneously with indigenous species, but also separately, in more shallow waterbodies. Alien species is more tolerate to bathymetry, basin form, transparency and the trophy state of the waterbody. This likely facilitates wider distribution of the *K. bostoniensis* in the Sura basin waterbodies compared to indigenous species. Alien species *K. bostoniensis* spread relatively quickly in the Sura basin without any harm to closely related indigenous species, to which it is not a competitor.

Key words: *Kellicottia bostoniensis*, *Kellicottia longispina*, alien species, factors, floodplain waterbodies, Upper Volga, Middle Volga, Prisurskiy Nature Reserve.