

INSS 1996–1499

2016 №2



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

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., Ильин И.Н., д.б.н., Крылов А.В., к.б.н., Масляков В.Ю., к.б.н., Морозова О.В.,
академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н., 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 – SCOPUS, РИНЦ, Google Scholar, Academic OneFile,
Summon by Serial Solutions, OCLC, CAB International, Global Health

Адрес: Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.
тел. (495) 954-75-53; факс (495) 954-55-34;

Е-mail: invasjour@sevin.ru
<http://www.sevin.ru/invasjour/>

СОДЕРЖАНИЕ

Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В. Первая находка <i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguère, 1789) (Annelida, Sabellidae) в сублиторали Чёрного моря	2
Голованов Я.М., Абрамова Л.М., Мулдашев А.А. Натурализация инвазионного вида <i>Elodea canadensis</i> Michx. в водоёмах Республики Башкортостан	7
Демерецкиене Н.Е., Полунина Ю.Ю., Родионова Н.В. Понто-каспийский вид-вселенец <i>Evadne anonyx</i> Sars (Crustacea, Cladocera) в пелагиали Юго-Восточной Балтики	22
Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Касимов А.М., Надиров С.Н., Гусейнова Г.Г. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в прибрежных водах Азербайджана	33
Звягинцев А.Ю., Санамян К.Э., Туранов С.В., Картавцев Ю.Ф. Колониальная асцидия <i>Didemnum vexillum</i> Kott, 2002 – чужеродный вид в заливе Петра Великого (Японское море)	49
Конусова О.Л., Михайлова С.И., Прокопьев А.С., Акинина А.А., Островерхова Н.В. Антофильный комплекс чужеродного растения недотроги железконосной <i>Impatiens glandulifera</i> Royle (Magnoliopsida: Balsaminaceae) на территории г. Томска	60
Мальцев А.Н., Стахеев В.В., Котенкова Е.В. Роль инвазий в формировании филогеографической структуры домового мыши <i>Mus musculus</i> некоторых территорий России и ближнего зарубежья	72
Минеева О.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища чужеродным паразитом <i>Nicolla skrjabini</i> (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Oprescoelidae)	92
Омельченко А.В., Гирнык А.Е., Осипов Ф.А., Петросян В.Г., Вергун А.А., Рысков А.П. Выявление генотипических изменений у партеногенетических ящериц <i>Darevskia armeniaca</i> (Mehely), интродуцированных из Армении на Украину	102
Павлова В.В., Прянчишникова Е.Г. Эколого-морфологическая характеристика <i>Dreissena bugensis</i> (Bivalvia, Dreissenidae) Чебоксарского водохранилища (с описанием глубоководного экотипа)	116
Петрова О.Р., Павлов Д.Д. Первое обнаружение гнездовой большой белой цапли <i>Casmerodius albus</i> в Ярославской области	128
Распутина Е.Н., Шустов Ю.А., Тыркин И.А. Икра горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> как дополнительный нетрадиционный объект питания молоди атлантического лосося <i>Salmo salar</i> в реках Кольского полуострова	134
Скоморохов М.О. Каспийский бычок-головач <i>Neogobius gorlap</i> Pjin in Berg, 1949 (Gobiidae, Pisces) – новый вид-вселенец в Москве-реке	139

ПЕРВАЯ НАХОДКА *PSEUDOPOTAMILLA RENIFORMIS* (BRUGUIÈRE, 1789) (ANNELIDA, SABELLIDAE) В СУБЛИТОРАЛИ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2016 Болтачева Н.А.*, Лисицкая Е.В.**

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, Севастополь 299011

E-mail: * nboltacheva@mail.ru, ** e.lisistskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 31.01.2015

У берегов Крыма обнаружен новый для Чёрного моря вид многощетинковых червей семейства Sabellidae *Pseudopotamilla reniformis* (Bruguière, 1789). Он зарегистрирован в 2003 г. в районе Севастополя (бухта Казачья) и в 2011 г. у мыса Тарханкут на камнях на глубине 2–3 м.

Ключевые слова: Annelida, *Pseudopotamilla reniformis*, виды-вселенцы, Чёрное море.

Введение

Фауна многощетинковых червей Чёрного моря считается довольно хорошо изученной. Из семейства Sabellidae известны представители 8 родов, 8 видов [Маринов, 1990; Киселёва, 2004; Guley, Melih, 2012]. Это, в основном, мелкие черви. К относительно крупным червям можно отнести лишь *Potamilla torelli*, однако он указан только для прибосфорского района и, видимо, относится к комплексу видов, обитающих в зоне действия вод Мраморного моря [Rullier, 1963; Маринов, 1977]. Находки *Euchone rubrocincta* в Чёрном море вызывают сомнения [Киселёва, 2004].

При обработке сборов макрозообентоса из побережья юго-западного и западного Крыма были обнаружены представители семейства Sabellidae, не известные ранее для фауны Чёрного моря. Цель данной работы – установление видовой принадлежности обнаруженных полихет.

Материал и методика

В июле 2003 г. выполнена бентосная съёмка бухт Севастополя. Отбор проб

на рыхлых грунтах проводили с помощью ручного дночерпателя ($S = 0.04 \text{ м}^2$), материал промывали на системе сит (наименьшей размер ячеек – 1 мм), затем фиксировали в 4%-м растворе нейтрализованного формалина. В июле 2011 г. исследовали фауну каменистых россыпей у западного побережья Крыма. Сборщик визуально под водой выбирал валун, затем помещал его в мешок из мельничного газа и поднимал на поверхность. С камней собирали организмы эпи- и инфауны. В 2003 г. в одной из проб с глубины 3 м (юго-западное побережье Крыма, район Севастополя, бухта Казачья, $N44^{\circ}34'41.33''$, $E32^{\circ}24'29.86''$) обнаружено 2 экземпляра многощетинковых червей семейства Sabellidae, не указанных ранее для Чёрного моря. В июле 2011 г. в пробе с глубины 2 м у мыса Тарханкут (западное побережье Крыма, бухта к юго-западу от балки Кипчак, $N45^{\circ}28'51.81''$, $E32^{\circ}35'07.27''$) пойман один экземпляр полихеты этого же вида (рис. 1). Температура воды во время сбора материала составляла 23–24 °С, солёность 17–18‰.

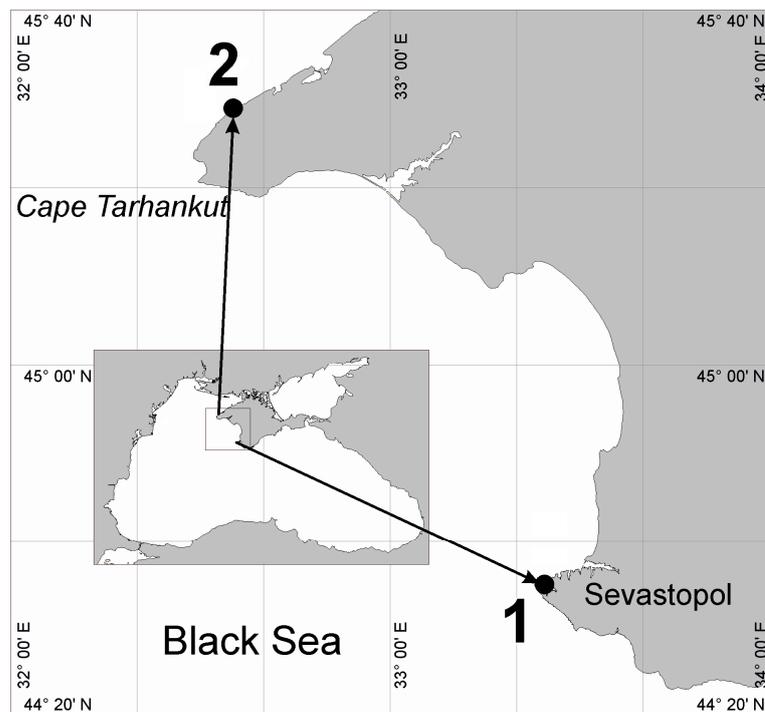


Рис. 1. Карта-схема мест обнаружения вида: 1 – бухта Казачья, 2 – побережье у мыса Тарханкут.

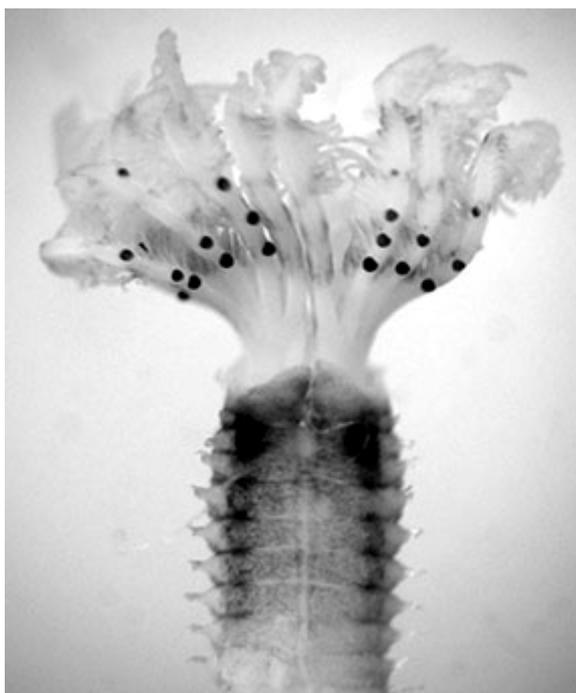


Рис. 2. *Pseudopotamilla reniformis*, передний конец.

Полученные результаты и обсуждение

Полихеты находились в тонких, кожистых, полупрозрачных трубках, инкрустированных мелкими песчинками, ширина трубки 1.0–1.15 мм. Тело червей жёлтое, в передней части окраска более интенсивного

коричневатого цвета. 9–10 пар жаберных лучей с коричнево-фиолетовыми полосами. В основании они соединены мембраной. Жаберные лучи оперённые, без наружных язычков, на внешней стороне имеется 1–4 крупных глаза красно-коричневого цвета (рис. 2).

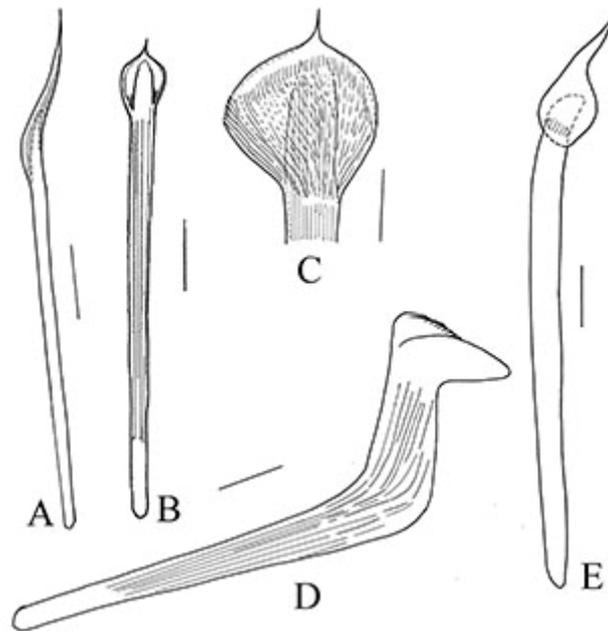


Рис. 3. *Pseudopotamilla reniformis*, щетинки 9-го торакального сегмента: А – волосовидная окаймлённая нотохета, В – шпательевидная нотохета, С – вершина шпательевидной нотохеты, D – авикулярная неврохета, Е – ацикулярная неврохета. Увеличение: А, В = 50 μm ; С – Е = 10 μm .

По отношению к стеблю жаберного луча глаза занимают 2/3 или 3/4 его диаметра. Жаберные лопасти полукруглые. Воротничок четырёхлопастной, с глубокими дорсолатеральными вырезами. Торакальных сегментов 11–15, длина грудного отдела 2.8–3.5 мм. С дорсальной стороны хорошо просматривается фекальный желобок, железистые щитки отчётливо четырёхугольные.

Спинные торакальные щетинки двух типов – волосовидные окаймлённые и шпательевидные, брюшные – унцины (uncini) авикулярного и ацикулярного типов (рис. 3). У всех найденных экземпляров пигидий отсутствовал. Длина самого крупного фрагмента червя (11 ТЩС + 44 АЩС) – 14.2 мм, ширина грудного отдела – 0.8 мм.

Перечисленные морфологические особенности характерны для вида *Pseudopotamilla reniformis* (Bruguière, 1789) [Жирков, 2001].

Сабеллида *P. reniformis* – вид, распространённый в умеренных и субтропических водах Северной Атлантики (Карибское море, берега Франции, Великобритании, Норвегии,

Исландии), в Средиземном море, Северном Ледовитом океане (Баренцево и Белое моря) и в северной части Тихого океана (Берингово и Японское моря) [Ушаков, 1955; Жирков, 2001; Kolbasova et al., 2013]. Полихеты, обнаруженные в водах Австралии и первоначально определённые как *P. reniformis* в результате ревизии были отнесены к разным видам этого рода [Сара, 2007]. Учитывая, что *P. reniformis* рассматривается как космополит, он, возможно, является комплексным видом.

P. reniformis – обитатель каменистых грунтов верхней сублиторали морей с океанической солёностью. В Белом море этот вид образует массовые поселения на глубинах 6–25 м, хорошо переносит низкие температуру и солёность 24–25‰ [Kolbasova et al., 2013]. По типу питания является сестонофагом. *P. reniformis*, как и многие сабеллиды, обладает способностью к регенерации. Исследование сперматогенеза данного вида показало, что черви размножаются половым путём, их личинки, вероятно, лецитотрофные [Chughtai, 1986].

Личиночное развитие не изучено. Обнаружено, что в Белом море плотные поселения данного вида образуются исключительно благодаря размножению особей бесполом путём (архитомия) [Kolbasova et al., 2013].

Можно предположить, что в Чёрное море *P. reniformis* проник с обрастаниями судов, либо его планктонные личинки были занесены с балластными водами. Впервые вид был найден недалеко от портовой зоны г. Севастополя. Обнаружение этого вида спустя 8 лет в другом районе моря, удалённом от портов и населённых пунктов, может свидетельствовать о том, что *P. reniformis* уже распространился у побережья западного Крыма. Следует отметить, что исследования в зоне скалистой сублиторали проводятся редко, что может объяснить единичные находки этого вида. То, что *P. reniformis* способен обитать в условиях пониженной солёности Белого моря дает возможность предположить, что этот вид сможет натурализоваться в Чёрном море в условиях ещё более низкой солёности.

Литература

- Жирков И.А. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К, 2001. 632 с.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. 409 с.
- Маринов Т. Многощетинности червей (Polychaeta) – Фауна на България. София: Изд-во Българ. АН, 1977. 258 с.
- Маринов Т.М. Зообентосът от българския сектор на Черно море. София: Изд. Българ. АН, 1990. 195 с.
- Ушаков П.В. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 445 с.
- Сапа М. Taxonomic revision and phylogenetic relationships of apomorphic sabellids (Polychaeta) from Australia // Invertebrate Systematics. 2007. 21. P. 537–567.
- Chughtai I. Fine structure of spermatozoa in *Perkinsiana rubra* and *Pseudopotamilla reniformis* (Sabellidae: Polychaeta) // Acta Zoologica. 1986. 67. P. 165–171.
- Guley K.Ş., Melih E.C. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea // Black Sea/Mediterranean Environment. 2012. Vol. 18. No.1. P. 10–48.
- Kolbasova G.D., Tzetlin A.B., Kupriyanova E.K. Biology of *Pseudopotamilla reniformis* (Muller 1771) in the White Sea, with description of asexual reproduction // Invertebrate Reproduction & Development. 2013. Vol. 57. No. 4. P. 264–275.
- Rullier F. Les annelides polychetes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire, en relation avec celles de la Mediterranee // Rap. Comm. int. Mer Medit. 1963. 17. P. 161–260.

THE FIRST FINDING OF *PSEUDOPOTAMILLA RENIFORMIS* (BRUGUIÈRE, 1789) (ANNELIDA, SABELLIDAE) IN SUBTIDAL ZONE OF THE BLACK SEA

© 2016 Boltachova N.A.*, Lisitskaya E.V.**

O.A.Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Sevastopol, 299011

E-mail: * nboltacheva@mail.ru, ** e.lisistskaya@gmail.com

Near the coast of the eastern Crimea, a new for the Black Sea species of polychaete worms of Sabellidae family, *Pseudopotamilla reniformis* (Bruguière, 1789), was found. It was registered in 2003 in the area of Sevastopol (Kazach'ya Bay) and in 2011 at the Cape Tarhankut on the rocks at a depth of 2–3 m.

Key words: Annelida, *Pseudopotamilla reniformis*, invader species, the Black Sea.

НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *ELODEA CANADENSIS* МІСНХ. В ВОДОЁМАХ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

© 2016 Голованов Я.М.^{1*}, Абрамова Л.М.^{1**}, Мулдашев А.А.^{2***}

¹ Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, Уфа, 450080

² Уфимский институт биологии РАН, Уфа, 450054

E-mail: * jaro1986@mail.ru, ** abramova.lm@mail.ru, *** muldashev_ural@mail.ru

Поступила в редакцию 13.05.2015

Представлены сведения о распространении на территории Республики Башкортостан североамериканского инвазионного вида *Elodea canadensis*, который широко расселился в Башкортостане и представляет опасность для экосистем Южного Урала. Вид натурализовался в водоёмах региона и встречается во многих типах водной растительности, нередко вытесняет местные виды и образует монодоминантные сообщества ассоциации *Elodeetum canadensis*. Вид входит в состав многих других водных сообществ, он встречается в 32 ассоциациях и 6 союзах классов водной растительности *Lemnetea* и *Potametea*. Составлена карта вторичного ареала *Elodea canadensis* на территории Республики Башкортостан.

Ключевые слова: водная растительность, адвентивные виды, инвазии, *Elodea canadensis*, Республика Башкортостан.

Введение

Вторжение чужеземных растений – общемировая экологическая проблема, так как оно вызывает «флористическое загрязнение» территории [Чичёв, 1988; Абрамова, Ануфриев, 2008, Абрамова, 2012]. Натурализовавшиеся заносные виды (инвазионные виды) являются серьезной угрозой для сохранения биоразнообразия местной флоры, так как часто бывают агрессивными и могут вытеснять аборигенные виды, образуя многочисленное потомство и распространяясь на значительное расстояние от родительских особей при этом обладая потенциальной способностью расселения на больших территориях. Широкая натурализация и расселение ведёт к необратимой деградации первичных растительных сообществ.

Проблема инвазий чужеродных водных растений актуальна как для морских, так и для пресноводных экосистем. Внедрению неофитов в водные сообщества способствуют

эвтрофикация водоёмов, снижение видового разнообразия и изменение структуры фитоценозов, связанные с нарушениями водной среды, кроме того, водные сообщества открыты для вторжения в силу своей природы [Абрамова, 2004; Golovanov, Petrov, 2013].

Проблема инвазионных гидрофитов неоднократно рассматривалась в литературе [Njambuya, Triest, 2009; Jafari, 2010; Adebayo et al., 2011; Mironga et al., 2012; Das et al., 2013; Koutika, Rainey, 2015; и др.]. Она связана с интродукцией видов, в особенности из сем. *Hydrocharitaceae*, вторжением экзотов *Eichhornia*, *Elodea*, *Azolla*, *Pistia*, *Hydrilla*, *Salvinia* и др. Наиболее агрессивным адвентом из водных растений можно по праву считать водяной гиацинт – *Eichhornia crossipes*, родом из Бразилии, распространяющийся по тропическим водным, ирригационным и навигационным системам всего мира – в Африке, Австралии, США, Индонезии,

Индии. Его считают серьёзным сорняком в 52 странах мира, он оказывает колоссальное воздействие на водные экосистемы, наносит большой ущерб рыбам, судоходству, качеству воды и т. д. [De Groot et al., 2003].

В условиях умеренной зоны аналогичное значение имеют агрессивные экзоты североамериканского происхождения из рода *Elodea*, широко расселившиеся за последние 50 лет по водоёмам Европы, северной Азии и Австралии [Josefsson, Andersson, 2001; Trempe, 2001; Mal et al., 2002; Kowarik, 2003; Denys et al., 2004; и др.]. В Европу занесены 3 вида: *E. canadensis*, *E. nuttallii*, *E. callitrichoides*.

Элодея канадская – *Elodea canadensis* Mich. (*Hydrocharitaceae*) – североамериканский плюризональный гидрофит, широко распространённый на многих континентах, в том числе и в Евразии. Впервые достоверно элодея была занесена в Европу в 1836 г., позднее появилась в Азии, Африке и Австралии [Игнатов и др., 1990]. На Урал вид занесён в 1889 г. и в течение нескольких десятилетий расселился на обширном участке бассейна Оби в пределах современных Свердловской, Челябинской, Курганской и Тюменской областей [Виноградова и др., 2011]. Первоначальными агентами заноса вида, вероятно, являются аквариумисты и ботанические сады. Впоследствии распространение элодеи канадской было связано преимущественно с водным транспортом [Свириденко, 1986]: попадание обрывков стеблей в кожухи колёсных пароходов и щели деревянных барж, перевозки речного песка и щебня. На локальном уровне из водоёма в водоём диаспоры элодеи могут переноситься на сетевых орудиях лова, лапах водоплавающих и околоводных птиц, конечностях крупных зверей [Виноградова и др., 2011].

В последние десятилетия отмечаются случаи значительного увеличения инвазий *Elodea canadensis* в водоёмах России [Базарова, Пронин,

2007, 2010; Кравцова и др., 2010; Капитонова, 2011; Базарова, 2013; Свириденко и др., 2013; Щербаков, Майоров, 2013; Чепинога, 2015; и др.].

Материал и методика

Материалом для написания данной статьи послужил гербарный материал Уфимского института биологии РАН (UFA) и описания водной растительности геоботанической базы данных водных сообществ Республики Башкортостан, в том числе описания, выполненные самими авторами. Таким образом, фактический материал охватывает большой временной промежуток от начала XX в. до настоящего времени.

Классификация сообществ с участием *Elodea canadensis* проведена методом Ж. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964; Миркин, Наумова, 1998]. Геоботанические описания были введены в базу данных TURBOVEG [Hennekens, 1995] и послужили исходным материалом для ручной обработки фитоценологических таблиц с использованием программы JUICE [Tichý, 2002]. В работе была использована шкала постоянства Браун-Бланке, которая определяется процентом описаний, в которых встречен данный вид, от общего числа описанных пробных площадей: I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%) [Миркин, Наумова, 1998].

Латинские названия таксонов приведены по сводке С.К. Черепанова [1995], названия синтаксонов (единиц флористической классификации) – по сводке С.М. Ямалова и др. [2012].

Полученные результаты и их обсуждение

На Урал *Elodea canadensis* была завезена из Москвы в 1892 г. екатеринбургским аквариумистом. Через 5–6 лет этот вид был обнаружен в пруду в окрестностях г. Екатеринбурга, а в дальнейшем в р. Исеть и других реках бассейна р. Тобол [Клер, 1902].

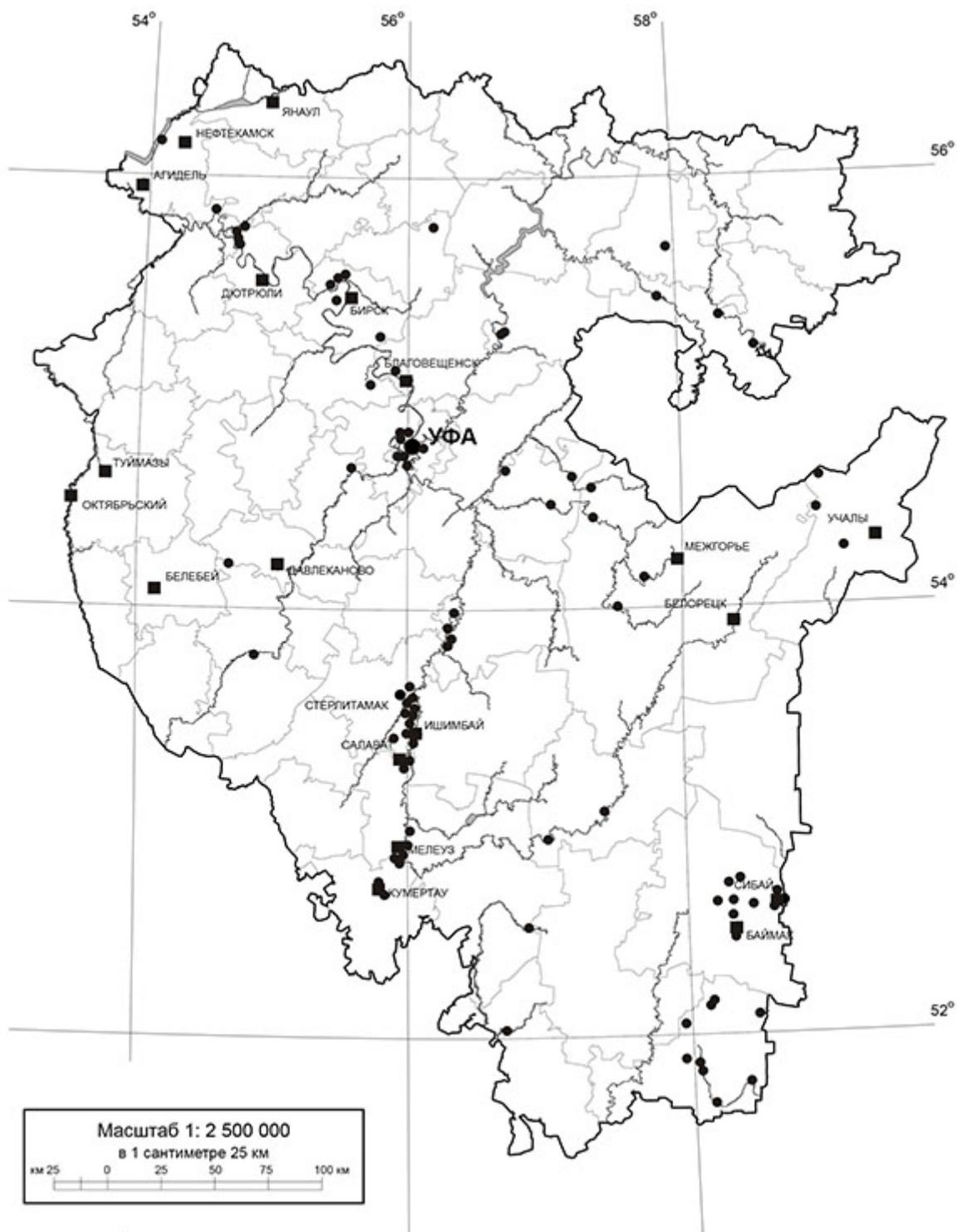


Рис. 1. Локализация *Elodea canadensis* в водоёмах республики.

Примерно в это же время вид был найден и в бассейне р. Волга на территории бывшей Казанской губернии [Korshinsky, 1898]. В Республике Башкортостан вид впервые был гербаризирован в 1936 г., обнаружен в оз. Курпич в пойме р. Белой у Благовещенского завода в Благовещенском административном районе [Котов, 1943].

К настоящему времени вид освоил практически все типы водоёмов от рек и озёр до техногенных водоёмов различных природных зон республики. Ниже мы приводим данные по распространению вида в различных природных зонах республики, а также картосхему его распространения (рис. 1).

Башкирское Предуралье. Бореально-лесная и Широколиственно-лесная

зоны. Краснокамский р-н (оз. Чергазы у с. Редькино, 1989; старица р. Кама у пос. Николо-Берёзовка, 1989), Нуримановский р-н (старица р. Уфы у д. Нимислярово, 1989; оз. Светлое, 1989), Бирский р-н (старица р. Белой у д. Калининники, 1990; оз. Штанное, 1990; оз. Подворное, 1990; оз. Каменное, 1990; д. Суслово, 2009), Благовещенский р-н (р. Уса у д. Соколовского, 2007), Мишкинский р-н (с. Н. Троицкое, 2009), Архангельский р-н (д. Азово, 1986; оз. Волково у д. Троицкое, 1988), Гафурийский р-н (озеро у д. Антоновка, 1990; озеро у д. Русский Саскуль, 1990; оз. Холодное, 1990; д. Цапловка, 2003); Ишимбайский р-н (г. Ишимбай, 2010).

Лесостепная зона. г. Уфа (оз. Сосновое, 1937; оз. Архимандритское, 1986; оз. Березовое, 1986; оз. Долгое, 1986; оз. Конопляное, 1990; оз. Кустарёвское, 1990; озеро у Демского кордона, 1990), Чишминский р-н (оз. Коряжное, 1986), Дюртюлинский р-н (озеро у д. Юсупово, 1990; оз. Грязное, 1990; оз. Большая Елань, 1990; старица р. Белая у д. Черлак, 1992), Бирский р-н (оз. Шамсутдин, 1976), Благовещенский р-н (оз. Курпич, 1931), Кушнаренковский р-н (карстовая воронка у д. Гуровка, 2001), Салаватский р-н (р. Юрюзань у д. Куселярово, 1984; р. Ай у д. Еланино, 1992; р. Ай у д. Турналы, 1992), Дуванский р-н (с. Улькунды, 2010), Куюргазинский р-н (г. Кумертау, 2013; р. Карагайка, 2013), Зианчуринский р-н (р. Б. Сурень у д. В. Сарабиль, 2014).

Степная зона. Стерлитамакский р-н (г. Стерлитамак, 1988, 2014; г. Салават, 1989, 2009; старица р. Белая в р-не турбазы «Дружба», 1988; старица р. Ашкадар около садоводческого общества «Мирный», 1988; старица р. Белой, в 5 км от ж/д станции Аллагуват, 1990; оз. Башкирское, 1990; оз. Урзала, 1990; оз. Каныкуль, 1990; р. Ашкадар у г. Стерлитамак, 1990; старица р. Ашкадар в 1 км от г. Стерлитамак, 1990; оз. у д. Покровка, 1990; старица р. Сухайля, 1990), Мелеузовский р-н (г. Мелеуз, 1989, 2012; озеро у

д. Ташлыкуль, 1990; озеро у д. Самойловка, 1990; оз. Ульидель, 1990; оз. Сухой Нугуш, 1990; озеро у д. Тамьян, 1990; озеро у д. Якты-Куль, 1990; озеро Сяска-Куль, 2009; р. Каран, 2012), Миякинский р-н (устье р. Мияки, 1983), Давлекановский р-н (с. Курятмасово, 1994).

Южный Урал. Бореально-лесная зона. Белорецкий р-н (р. Инзер у д. Бриштамак, 1988; р. Лемеза у устья р. Атыш, 1988; с. Серменево, 1992; д. Бердагулово, 1996; р. Малый Инзер у д. Реветь, 2001; р. Б. Инзер у д. Лапышты, 2005), Учалинский р-н (истоки р. Тюлюк, 1992; р. Белая у быв. д. Карагужино, 2001), Бурзянский р-н (с. Ст. Субхангулово, 1996; р. Белая у с. Иргизлы, 1999).

Широколиственно-лесная зона. Архангельский р-н (р. Лемеза у быв. д. Харьковка, 1988), Кугарчинский р-н (р. Большой Ик у д. Мурадымово, 1998).

Лесостепная зона. Баймакский р-н (оз. Талкас, 1991; р. Таналык у с. Мерясово, 2007; р. Таналык в черте г. Баймак, 2007; р. Туяляс у д. Гадельша, 2010), Учалинский р-н (р. Урал у с. Уразово, 1990).

Башкирское Зауралье. Степная зона. Абзелиловский р-н (оз. Чебаркуль, 2001), Баймакский р-н (р. Камыш-Узяк, 2009; р. Карагайлы, 2009, 2010; р. Таналык (участок от с. Мерясово до г. Баймак), 2009; р. Ургаза в черте с. Ургаза, 2011, Хайбуллинский р-н (р. Уртазымка у с. Целинное, 2007; р. Таналык у д. Таштугай, 2009; р. Таналык у с. Алибаевское, 2009; р. Таналык около д. Рафик, 2009; пруд на р. Бузавлык рядом с пос. Петропавловск, 2009; р. Таналык у с. Новый Зирган, 2009; р. Таналык, участок от с. Самарское до пос. Бурибай, 2009).

В пресноводных водоёмах все виды элодей образуют густые заросли, вытесняя другие погружённые растения. Наиболее активно элодея внедряется в небольшие пруды с малым количеством видов, растительность их резко меняется буквально за год, внедрение в

крупные и глубокие пруды несколько затруднено, изменения растительности менее заметны. Хорошо растёт также в условиях проточных водоёмов – элодея канадская в наших условиях обычна в равнинных и даже в горных реках. Семенное размножение отсутствует или редко, в конце лета растения интенсивно вегетативно размножаются, побеги уносятся течением, что способствует их дальнейшему расселению.

Сообщества с доминированием этого инвазионного растения широко распространены в водоёмах Башкортостана, с 1986 по 2012 г. они были отмечены в 11 административных районах республики. Согласно эколого-флористической классификации Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964], их относят к ассоциации *Elodeetum canadensis* (таблицы 1, 2), союза *Potamion pectinati*, порядка *Potometalia* и класса *Potametea*.

На сегодня геоботаническая база данных сообществ с участием *Elodea canadensis* включает 215 описаний, из них 65 описаний относятся к сообществам ассоциации *Elodeetum canadensis*.

Разнообразие сообществ в пределах ассоциации выражается в двух вариантах: *typica* и *Lemna minor*. Сообщества варианта *Lemna minor* характеризуются большим блоком свободноплавающих плейстофитов класса *Lemnetea* de Bolòs et Masclans 1955 (*Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*) и характерны для хорошо прогреваемых водоёмов со стоячей водой с высоким уровнем трофности (озёра, старицы, речные заливы). В свою очередь, сообщества варианта *typica* характерны как для стоячих, так и медленнотекущих водоёмов. Флористический состав насчитывает от 1 до 10 видов на площадке, в среднем 5 видов.

В целом сообщества имеют двухъярусную структуру, которая

наиболее сильно выражена в ценозах варианта *Lemna minor*. При этом первый ярус образован плавающими на поверхности воды плейстофитами: *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* и др. Второй основной ярус представлен плотными скоплениями *Elodea canadensis*, иногда занимающей всю толщу исследуемого участка водоёма, с отдельными особями других прикрепленных ко дну гидрофитов: *Myriophyllum verticillatum*, *Najas marina*, *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus* и др. ОПП (общее проективное покрытие) = 50–100% на площади описания от 2 до 50 м².

Сообщества ассоциации распространены чаще всего в тихих старицах и речных заводях с медленным течением, преимущественно с илистыми грунтами, при глубинах от 0.2 до 1.8 м.

Ассоциация имеет практически космополитное распространение. Так сообщества ассоциации *Elodeetum canadensis* отмечены в некоторых областях Азии, Африки, Австралии и Новой Зеландии [Casper, Krausch, 1980; Hultén, Fries, 1986; Bowmer et al., 1995]. Сообщества ассоциации также широко распространены и на территории Западной и Восточной Европы [Rodwell, 1995; Borhidi, 2003; Vegetace..., 2011; и др.], в Украине [Дубына, Дзюба, 2010] и в России [Лосев, Голуб, 1988; Чемерис, 2004; Чепинога, 2013; и др.]. На Южном Урале сообщества ассоциации также широко распространены [Григорьев, Соломещ, 1987; Петров, 1991; Петров, Онищенко, 1991; Бактыбаева и др., 2009; Голованов и др., 2011].

Кроме данных сообществ, элодея канадская в Башкортостане входит в состав многих других водных сообществ, всего она встречается в 32 ассоциациях и 6 союзах классов водной растительности *Lemnetea* (сообщества свободноплавающих плейстофитов) и *Potametea* (сообщества прикрепленных ко дну погруженных водных растений).

Таблица 1. Ассоциация *Elodeeum canadensis*, вариант *typica*

Площадь описания, м ²	10	2	6	10	4	2	9	10	8	10	20	5	5	10	20	9	12	9	25	20	2	5	10	7	4	6	20	20	10	12	Постоянство							
	Глубина, м	0.8	1.0	0.5	1.8	1.0	0.8	1.5	0.5	0.5	0.6	1.0	0.2	0.2	0.4	0.2	0.5	0.5	0.2	0.6	0.3	0.4	1.2	0.4	0.3	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.5	0.2	и	и	и	и		
Механический состав	и	и	-	и	и	и	и	и	-	и	и	и	и	и	и	и	и	и	к	и	и	и	и	и	к	к	к,п	к,п	и	и								
ОПП, %	100	100	50	100	100	100	100	100	90	100	100	85	80	85	95	100	100	50	100	100	100	80	100	100	100	100	100	100	100	100	50							
Число видов	1	5	4	1	2	2	3	3	6	5	6	9	5	5	6	6	3	4	2	3	4	6	4	6	4	4	3	5	6	5								
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31							
Д. в. ассоциации <i>Elodeeum canadensis</i>																																						
<i>Elodea canadensis</i>	5	5	3	5	5	4	4	5	5	5	5	5	5	3	4	4	5	3	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	3	5	3	V ³⁻⁵				
Д. в. класса <i>Potamogetonales</i> , порядка <i>Potamogetonales</i> и союза <i>Potamogetonales</i>																																						
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	г	.	+	+	+	+	2	1	+	+	+	г	1	+	+	1	.	.	1	.	III						
<i>P. pectinatus</i>	+	+	+	+	1	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	+	1	.	.	II							
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	г	+	.	.	.	+	2	+	I							
<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	+	+	1	+	.	.	I							
<i>Potamogeton pusillus</i>	+	+	1	.	.	.	I							
Д. в. класса <i>Lemnetea</i>																																						
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	+	г	+	.	I					
Д. в. класса <i>Phragmites-Magnocaricetea</i>																																						
<i>Butomus umbellatus</i>	+	г	+	1	+	+	+	г	.	II						
<i>Eleocharis palustris</i>	.	г	г	+	.	+	г	+	III						
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	г	+	I						
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	г	.	.	.	+	+	I					
<i>Sparganium emersum</i>	г	г	1	.	I						

Таблица 3. Встречаемость *Elodea canadensis* в сообществах водной растительности Башкортостана

Ассоциация	Постоянство
Класс <i>Potametea</i>	
<i>Elodeetum canadensis</i>	V
<i>Trapetum natantis</i>	V
<i>Najadetum minoris</i>	V
<i>Potametum friesii</i>	V
<i>Potametum trichoidis</i>	V
<i>Potametum pusilli</i>	IV
<i>Potamo perfoliati–Ranunculetum circinati</i>	IV
<i>Myriophylletum spicati</i>	III
<i>Myriophylletum verticillati</i>	III
<i>Potametum compressi</i>	III
<i>Potametum crispi</i>	II
<i>Potametum pectinati</i>	II
<i>Potametum perfoliati</i>	II
<i>Potametum graminei</i>	II
<i>Batrachio trichophylli–Callitrichetum cophocarpae</i>	II
<i>Potametum lucentis</i>	I
<i>Potamo natantis–Polygonetum natantis</i>	I
<i>Potametum natantis</i>	I
<i>Najadetum marinae</i>	I
<i>Nymphaeetum candidae</i>	I
<i>Polygonetum natantis</i>	I
<i>Potameto–Nupharetum luteae</i>	I
<i>Potamo pectinati–Myriophylletum spicati</i>	-
<i>Zannichellietum palustris</i>	-
Класс <i>Lemnetea</i>	
<i>Ricciocarpetum natantis</i>	V
<i>Ceratophylletum demersi</i>	III
<i>Hydrocharietum morsus-ranae</i>	III
<i>Stratiotetum aloidis</i>	II
<i>Lemnetum trisulcae</i>	II
<i>Lemnetum minoris</i>	I
<i>Lemno–Spirodeletum polyrhizae</i>	I
<i>Lemno-Utricularietum</i>	I
<i>Lemno minoris–Ricciatum fluitantis</i>	-

*Примечание: I–V – классы постоянства.

Согласно таблице 3, изучаемый вид встречается практически во всех синтаксонах водной растительности региона, что говорит об очень широкой фитоценотической амплитуде элодеи канадской. Исключение составляют специфические ценозы ассоциации *Zannichellietum palustris*, характерные

для солоноватых сильно минерализованных вод, сообщества ассоциации *Potamo pectinati–Myriophylletum spicati*, характерные для речных перекаатов, а также сообщества ассоциации *Lemno minoris–Ricciatum fluitantis*, распространённые в большей мере по временным водоёмам,

с сильным развитием яруса плейстофитов, как плавающих на поверхности воды, так и в её толще; при этом развитие прикрепленных ко дну растений практически не происходит. Данный факт свидетельствует о неблагоприятности местообитаний данных типов сообществ для инвазии *Elodea canadensis*. Также необходимо отметить, что при увеличении затенения экотопов плейстофитами, такими как: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* и др., а также плавающими на поверхности воды листьями прикрепленных ко дну макрофитов (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia* и др.), постоянство *Elodea canadensis* в сообществах снижается. Подобный факт характерен для ассоциаций *Lemnetum minoris*, *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, *Nymphaeetum candidae*, *Polygonetum natantis*, *Potameto-Nupharetum luteae* и др.

Заключение

Таким образом, можно констатировать, что *Elodea canadensis* широко расселилась в Башкортостане и встречается во многих типах водной растительности, нередко вытесняет местные виды и образует монодоминантные сообщества ассоциации *Elodeetum canadensis*. Контроль инвазии заносного вида практически невозможен, хотя известны случаи восстановления нативной водной растительности путём механической очистки и подкашивания сорных экзотов. Поэтому особое внимание должно быть уделено предотвращению заноса элодеи канадской в пока ещё чистые от неё водоёмы, а также предотвращению заноса других видов элодей, в частности ещё более агрессивной *Elodea nuttallii* на территорию нашей страны. Необходима также разъяснительная работа и контроль со стороны карантинных служб за деятельностью аквариумистов, которые могут стать «разносчиками» нежелательных для нас

водных сорняков (как и «сорных» видов рыб, подобных ротану).

Литература

- Абрамова Л.М. Синантропизация растительности: закономерности и возможности управления процессом (на примере Республики Башкортостан). Дисс. ... докт. биол. наук. Пермь, 2004. 430 с.
- Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 1–7.
- Абрамова Л.М., Ануфриев О.Н. Агрессивные неофиты Республики Башкортостан: биологическая угроза // Вестник АН РБ, 2008. № 4. С. 34–43.
- Базарова Б.Б. *Elodea canadensis* Michx. и харовые водоросли оз. Кенон (Забайкальский Край) // Российский журнал биологических инвазий. 2013. Т. 6, № 3. С. 7–15.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Пространственное распределение *Elodea canadensis* Michx. (Hydrocharitaceae) в Чивыркуйском заливе оз. Байкал // Биология внутренних вод. 2007. № 2. С. 50–54.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. *Elodea canadensis* Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 3. С. 2–12.
- Бактыбаева З.Б., Юнусбаев У.Б., Ямалов С.М., Бобров А.А. Водная и прибрежно-водная растительность реки Таналык (Зауралье Республики Башкортостан) // Вестник Оренбургского государственного университета. № 6 (100). 2009. С. 60–63.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.

- Голованов Я.М., Петров С.С., Абрамова Л.М. Растительность города Салавата (Республика Башкортостан). I. Высшая водная растительность (классы Lemnetae и Potametea) // Растительность России. 2011. № 19. С. 55–70.
- Григорьев И.Н., Соломещ А.И. Синтаксономия водной растительности Башкирии. I. Классы Lemnetae Tx. 1955 и Potametea Klika in Klika et Novak 1941. М., 1987. 48 с. Деп. в ВИНТИ 07.09.87, № 6555–В 87.
- Дубына Д.В., Дзюба Т.П. Синтаксономическое разнообразие растительности устьевой области Днепра. IV. Класс Potametea Klika in Klika et Novak 1941 // Растительность России. 2010. № 16. С. 3–26.
- Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования Московской области. М.: Наука. С. 5–105.
- Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4, № 1. С. 34–43.
- Клер О.Е. *Elodea canadensis* Rich. et Mich. // Тр. Бот. сада Имп. Юрьев. ун-та. 1902. Т. 3, вып. 3. С. 181–182.
- Котов М.И. Новые материалы к флоре Башкирской АССР и прилегающих к ней частей областей Чкаловской и Челябинской. I // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 3. С. 117–122.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 2. С. 2–17.
- Лосев Г.А., Голуб В.Б. Водная и прибрежно-водная растительность северной части Волго-Ахтубинской поймы Волги. М., 1988. 97 с. Деп. в ВИНТИ 10.11.88, № 7946-88.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Петров С.С. Эколого-фитоценотический анализ и индикационное значение сообществ макрофитов водоёмов бассейна р. Белой: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1991. 272 с.
- Петров С.С., Онищенко Л.И. Синтаксономия водной растительности Башкирии. III. Классы Lemnetae Tx. 1955 и Potametea Klika in Klika et Novak 1941. М., 1991. 68 с. Деп. в ВИНТИ 09.10.91, № 3887–В 91.
- Свириденко Б.Ф. Находки *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) в Северном Казахстане // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1686–1688.
- Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н., Токарёв О.Е., Евженко К.С. Элодея канадская *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) на Западно-Сибирской Равнине // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 46–55.
- Чемерис Е.В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2004. 187 с.
- Чепинога В.В. Флора и растительность водоёмов и водотоков юга Восточной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2013. 39 с.
- Чепинога В.В. Растения-неофиты в гидрофильной флоре Байкальской Сибири // Вестник Томского государственного университета. Сер. Биология. 2015. № 1. С. 68–85.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Чичёв А.В. «Флористическое загрязнение» Подмосковья // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территории

- Московской области. М., 1988. С. 51–55.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Водные адвентивные растения Московского региона // Вестник Удмуртского университета. 2013. Серия 6: Биология. № 2. С. 57–61.
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 100 с.
- Adebayo A.A., Briski E., Kalaci O., Hernandez M., Ghabooli S., Beric B., Chan T.F., Zhan A., Fifield E., Leadley T., MacIsaac J.H. Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) and water lettuce (*Pistia stratiotes*) in the Great Lakes: playing with fire? // *Aquatic Invasions*. 2011. Vol. 6, Iss. 1. P. 91–96.
- Borhidi A. Magyarország növénytársulásai. Budapest: Akadémiai Kiadó, 2003. 610 p.
- Bowmer K.H., Jacobs S.L.W., Sainty G.R. Identification, biology and management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae // *J. Aquatic Pl. Managem.* 1995. 33. P. 13–19.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien-New-York: Springer Verlag, 1964. 865 s.
- Casper S. J., Krausch H.-D. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 24. Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1980. 404 S.
- Das P., Debnath G., Krishna Saha A. Endophytic fungal assemblages in an aquatic weed: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms // *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences*. 2013. Vol. 3 (3). P. 76–80.
- De Groote H., Ajuonua O., Attignona S., Djessoub R., Neuenschwander P. Economic impact of biological control of water hyacinth in Southern Benin // *Ecological Economics*. 2003. Vol. 45 (1). P. 105–117.
- Denys L., Packet J., Van Landuyt W. Neofyten in het Vlaamse water: signalement van vaste waarden en rijzende sterren // *Natuur focus*. 2004. Vol. 3(4). P. 120–128.
- Golovanov Ya.M., Petrov S.S. *Elodea canadensis* L. in reservoirs of the Bashkortostan Republic // *International symposium Borok – IV «Invasion of alien species in Holarctic»*. Borok, 2013. P. 57.
- Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input processing and presentation of phytosociological data USER'S guide // *IBN-DLO Wageningen et university of Lancaster*, 1995. 70 p.
- Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer. Königstein: Koeltz, 1986. V. 1–3. 1172 p.
- Jafari N. Ecological and socio-economic utilization of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* Mart Solms) // *J. Appl Sci Environ Manag.* 2010. Vol. 14. P. 43–49.
- Josefsson M., Andersson B. The Environmental Consequences of Alien Species in the Swedish Lakes Malaren, Hjalmaran, Vanern and Vattern // *Ambio*. 2001. Vol. 30(8). P. 514–521.
- Korshinsky S. Tentamen Florae Rossiae orientalis, id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis, atque Simbirsk // *Зап. Имп. Акад. наук. Физ.-мат. отд. Сер.8*. 1898. Т. 7, вып. 1. С. 1–566.
- Koutika L.S., Rainey H.J. A Review of the invasive, biological and beneficial characteristics of aquatic species *Eichhornia crassipes* and *Salvinia molesta* // *Applied ecology and environmental research*. 2015. Vol. 13(1) P. 263–275.
- Kowarik I. Biologische Invasionen – Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. Stuttgart: Ulmer, 2003. 380 p.
- Mal T.K., Adorjan P., Corbett A.L. Effect of copper on growth of an aquatic macrophyte, *Elodea canadensis* // *Environmental Pollution*, 2002. Vol. 120(2). P. 307–311.

- Mironga J., Mathooko J., Onywere S. Effect of Water Hyacinth Infestation on the Physicochemical Characteristics of Lake Naivasha // International Journal of Humanities and Social Science. 2012. Vol. 2(7). P. 103–113.
- Njambuya J., Triest L. Comparative performance between invasive alien *Eichhornia crassipes* and native *Ludwigia stolonifera* under nutrient non-limiting conditions: Lake Naivasha, Kenya // Science Facing Aliens. Brussels, 2009. P. 56.
- Rodwell J.S. British plant communities. Vol. 4. Aquatic communities, swamps and tall-herb fens. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 296 p.
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. 2002. Vol. 13. P. 451–453.
- Tremp H. Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. Berichte des Instituts für Landschafts- und Pflanzenökologie, 2001. Vol. 10. P.19–32.
- Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace / Ed. M. Chytrý. Praha: Academia, 2011. 828 s.

NATURALIZATION OF ALIEN SPECIES *ELODEA CANADENSIS* MICHX. IN RESERVOIRS OF BASHKORTOSTAN

© 2016 Golovanov Ya.M.^{1*}, Abramova L.M.^{1**}, Muldashev A.A.^{2***}

¹ Botanical Garden - Institute of Ufa Sci. Centre of the RAS, Ufa, 450080

² Ufa Institute of Biology of the RAS, Ufa, 450054

E-mail: * jaro1986@mail.ru, ** abramova.lm@mail.ru, *** muldashev_ural@mail.ru

The data about distribution of a North American alien species *Elodea canadensis* in the territory of Republic of Bashkortostan are presented. This species has widely settled in Bashkortostan and may be dangerous to ecosystems of the South Ural. This species has naturalized in reservoirs of the region and occurs in many types of water vegetation, quite often replaces native plants and forms monodominant communities of *Elodeetum canadensis* association. *Elodea canadensis* is a part of many other water communities and is founded in 32 associations and 6 unions of classes of water vegetation of *Lemnetea* and *Potametea*. The map of a secondary range of *Elodea canadensis* in the territory of Bashkortostan is made.

Key words: water vegetation, alien species, invasions, *Elodea canadensis*, Republic of Bashkortostan.

ПОНТО-КАСПИЙСКИЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ *EVADNE ANONYX SARS* (CRUSTACEA, CLADOCERA) В ПЕЛАГИАЛИ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ

© 2016 Демерецкиене Н.Е.^{1*}, Полунина Ю.Ю.², Родионова Н.В.²

¹ Департамент морских исследований Агентства охраны окружающей среды, Литва, Клайпеда, LT-91222, проспект Тайкос, 26

² Атлантическое отделение института океанологии РАН им. П.П. Ширшова, РФ, Калининград, 236022, проспект Мира, 1
E-mail: * n.demereckiene@aaa.am.lt

Поступила в редакцию 20.01.2015

Понто-каспийская клadoцера *Evadne anonyx* G.O. Sars, 1897 была обнаружена в летнем зоопланктоне юго-восточной части Балтийского моря в 2010–2011 гг. Этот вид-вселенец не являлся многочисленным, и вклад его в общую численность и биомассу зоопланктона был незначителен. Популяция *E. anonyx* была представлена преимущественно партеногенетическими самками, несущими от 1 до 22 яиц. Среди особей вида обнаружены самцы, что даёт основание предположить наличие двуполого размножения и формирование гамогенетических яиц у *E. anonyx*. Морфометрические параметры и плодовитость партеногенетических самок *E. anonyx* в Юго-Восточной Балтике были сопоставимы с таковыми у каспийской формы данного вида.

Возможно, с появлением *E. anonyx* могут произойти структурные и функциональные перестройки в планктонном сообществе полузамкнутых Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря.

Ключевые слова: *Evadne anonyx*, вид-вселенец, численность, биомасса, структура популяции.

Введение

Наиболее подвержены инвазиям нарушенные, обеднённые и эволюционно молодые экосистемы [Биологические инвазии, 2004]; к таковым относят эстуарии и молодые моря – например, Балтийское море. До недавнего времени считалось, что видовое богатство планктона Балтийского моря относительно невелико, что служит одной из причин проникновения новых видов. Однако в течение последнего десятилетия данные по видовому составу планктона стали дополняться, и в настоящее время Балтийское море не является бедным видами [Schubert et al., 2011; Mironova et al., 2014; Telesh et al., 2015]. В зоопланктоне Балтийского моря насчитывается 83 вида коловраток, 37

видов ветвистоусых и 63 – веслоногих ракообразных [Telesh et al., 2009]. *Evadne anonyx* G.O. Sars, 1897 в своё время (2010 г.) увеличила видовое богатство зоопланктона Балтийского моря.

В Юго-Восточной Балтике (ЮВБ) за последние 15 лет появились два вида-вселенца ветвистоусых ракообразных – *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) и *E. anonyx*. Впервые *C. pengoi* был обнаружен в ЮВБ летом 1999 г. в территориальных водах РФ [Карасёва, 2000] и Литвы. Летом 2006 г. *E. anonyx* впервые был зарегистрирован в Гданьском заливе [Bielecka et al., 2014], а в июле 2008 г. – в территориальных водах РФ во время экологического мониторинга у нефтяного месторождения «Кравцовское» D-6

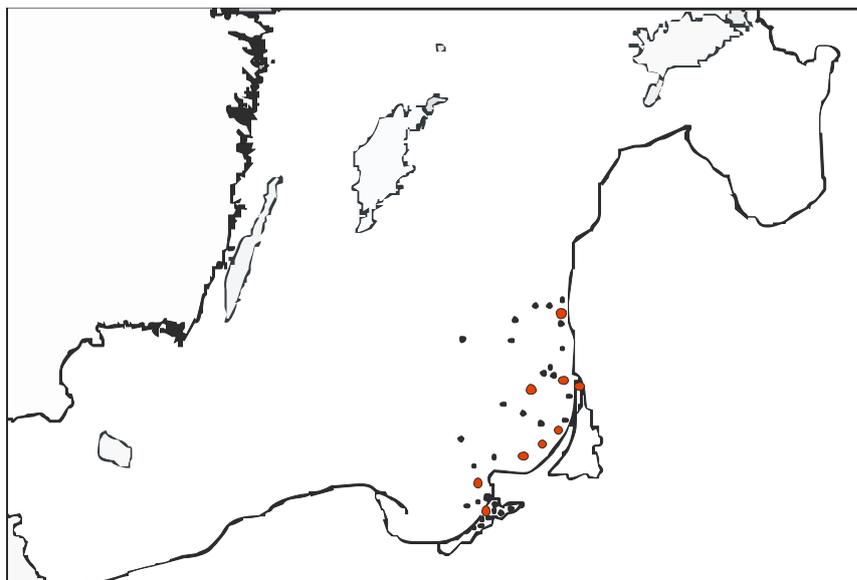


Рис. 1. Схема расположения станций в Юго-Восточной Балтике летом 2010, 2011 гг. Красным отмечены станции, где обнаружена *Evadne anonyx*.

[Обзор результатов..., 2008]. Оба вида являются хищными клadoцерами из тепловодного региона Евразии – Понто-Каспия. Виды эвригаллины и могут обитать в водах с низкой солёностью.

S. pengoi наиболее широко расселился в Северном полушарии. Вид с балластными водами судов попал в Балтийское море [Krylov, Panov 1998; Ривьер, 2012]. В ЮВБ вид появился в значительном количестве и в очень короткий срок. На момент появления это был инвазивный вид, который нанёс ущерб рыболовным хозяйственным структурам. В настоящее время вид занимает определённую экологическую нишу и представляет собой постоянный элемент летнего сообщества клadoцер [Demereckienė, 2013]. В Вислинском заливе *S. pengoi* был обнаружен в 1999 г. [Науменко, Полунина, 2000]. В последующие годы *S. pengoi* являлся постоянным компонентом летнего зоопланктона залива, достигая в определённые периоды численности 4–7 тыс. экз./м³ [Polunina, 2005; Полунина, 2006, 2008].

E. anonyx в Балтийском море начала распространяться в 2000-х гг., и, в первую очередь, натурализовалась в Финском заливе [Orlova et al., 2006; Rodionova, Panov, 2006; Panov,

Rodionova, 2007]. В ЮВБ этот чужеродный рачок был выявлен в малых количествах [Demereckienė, 2013]. В Вислинском заливе впервые *E. anonyx* был обнаружен в районе Балтийского пролива в июле 2010 г. [Glazunova et al., 2011].

Вселение чужеродных видов в воды Балтики, особенно в её полузамкнутые заливы, такие как Вислинский и Куршский, способно вызвать в них структурные изменения зоопланктоценоза и может приводить к возникновению конкурентных отношений с аборигенными видами. Проникновение неаборигенных планктонных хищников, возможно, нарушает сложившиеся закономерности трансформации вещества и энергии в трофических цепях пелагиали [Науменко, Телеш, 2008].

Цель данной работы – используя собственные данные, охарактеризовать состояние популяции нового вида-вселенца *E. anonyx* в российских и литовских водах ЮВБ.

Материалы и методы

Работы проводили в ЮВБ в территориальных водах РФ и Литовской республики летом 2010 и 2011 гг., а также в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря (рис. 1).

В открытом море пробы отбирались сетями с большим диаметром входного отверстия – в РФ сетью Джеди большой модели, в Литве – сетью WP-2 [UNESCO, 1968; HELCOM, 1988]. В заливах, относящихся к эвтрофным водоёмам с небольшими глубинами (средние глубины около 3 м), были использованы для сбора материала сети с меньшим диаметром входного отверстия, поскольку плотность зоопланктона в заливах в разы выше, чем в море.

В российских водах ЮВБ пробы зоопланктона отбирали 21–22 июня 2010 г. на научно-исследовательском судне «Профессор Штокман» на 7 станциях. Сбор проб проводили планктонной сетью Джеди (диаметр 40 см, ячея 100 μm) вертикальным ловом от дна до поверхности, либо по горизонтам с использованием планктонного замыкателя (горизонты 0–10 м и от 10 м до дна). Отобрано 10 проб. Глубины на станциях менялись от 19 до 113 м. Гидрофизические измерения (солёность, температура воды, кислород, pH) проводили STD-зондом Idronaut 320Plus. В Вислинском заливе пробы отбирали 12–15 июля 2010 г. на 22 станциях вертикальным ловом от дна до поверхности планктонной сетью Джеди (диаметр 14 см, ячея 100 μm). Отобрано 22 пробы. Глубины на станциях варьировали от 2.1 до 5.0 м. Гидрофизические данные получены зондом Horiba.

В территориальных водах Литвы материал собирали 26 мая и 8–9 июня 2011 г. на исследовательском судне «Vejūnas» в пределах от 2 до 19 км от береговой линии и в проливе Куршского залива. Пробы зоопланктона в заливе отбирали сетью Апштейна (диаметр 17 см, ячея 100 μm) вертикальным ловом от дна до поверхности. Пробы зоопланктона в море отбирали сетью WP-2 (диаметр 57 см, ячея 100 μm) [HELCOM, 1988]. Облов зоопланктона проводили вертикально с глубины (3 м от дна) до поверхностного слоя. Исключением

была морская станция с глубиной в 46 м. Облов на данной станции проводили с поверхностного слоя до 25 м [HELCOM, 1988]. Всего было отобрано 18 зоопланктонных проб. Глубины на морских станциях менялись от 14 до 46 м. Максимальная глубина 46 м была на станции с координатами N55°38.0'; E20°48.0', которая удалена от берега на 19 км.

Отобранные пробы зоопланктона фиксировали 4%-м раствором формальдегида (H_2CO) [Михеева, Беневоленская, 1980; HELCOM, 1988] и обрабатывали в лаборатории по общепринятым методикам [Кожова, Мельник, 1978; Балушкина, Винберг, 1979; Методические рекомендации, 1984]. Всего собрано и обработано 50 проб зоопланктона.

У всех особей *E. anonyx* устанавливали половую и возрастную принадлежность, измеряли длину (высоту) тела (от верхнего края головы до конца каудальных когтей). У самок подсчитывали количество зародышей в выводковой камере и измеряли длину эмбрионов. В исследованиях использовали микроскопы МБС-10, OLYMPUS SZ61, OLIMPUS CX41. Фото выполнено фотоаппаратом Canon Pover Shot A1000IS А.А. Глазуновой (АО ИОРАН).

Результаты

В наших пробах в группе подонид встречались такие виды, как *Evadne nordmanni* Lovén, 1836, *Podon leuckartii* (G.O. Sars, 1862), *Pleopsis polyphemoides* (Leuckart, 1859) и вид-вселенец *E. anonyx*. *E. anonyx* имеет более крупные размеры, чем аборигенный вид *E. nordmanni*, и яркие коричневые пятна на боковых поверхностях раковины, а также различия в форме кауды (рис. 2). У *E. nordmanni* кауда в форме заострённого конического выроста, а у *E. anonyx* – в виде закруглённого бугорка (рис. 2).

Число особей *E. anonyx* в пробах было невелико, в некоторых случаях обнаружено по одной особи (табл. 1).

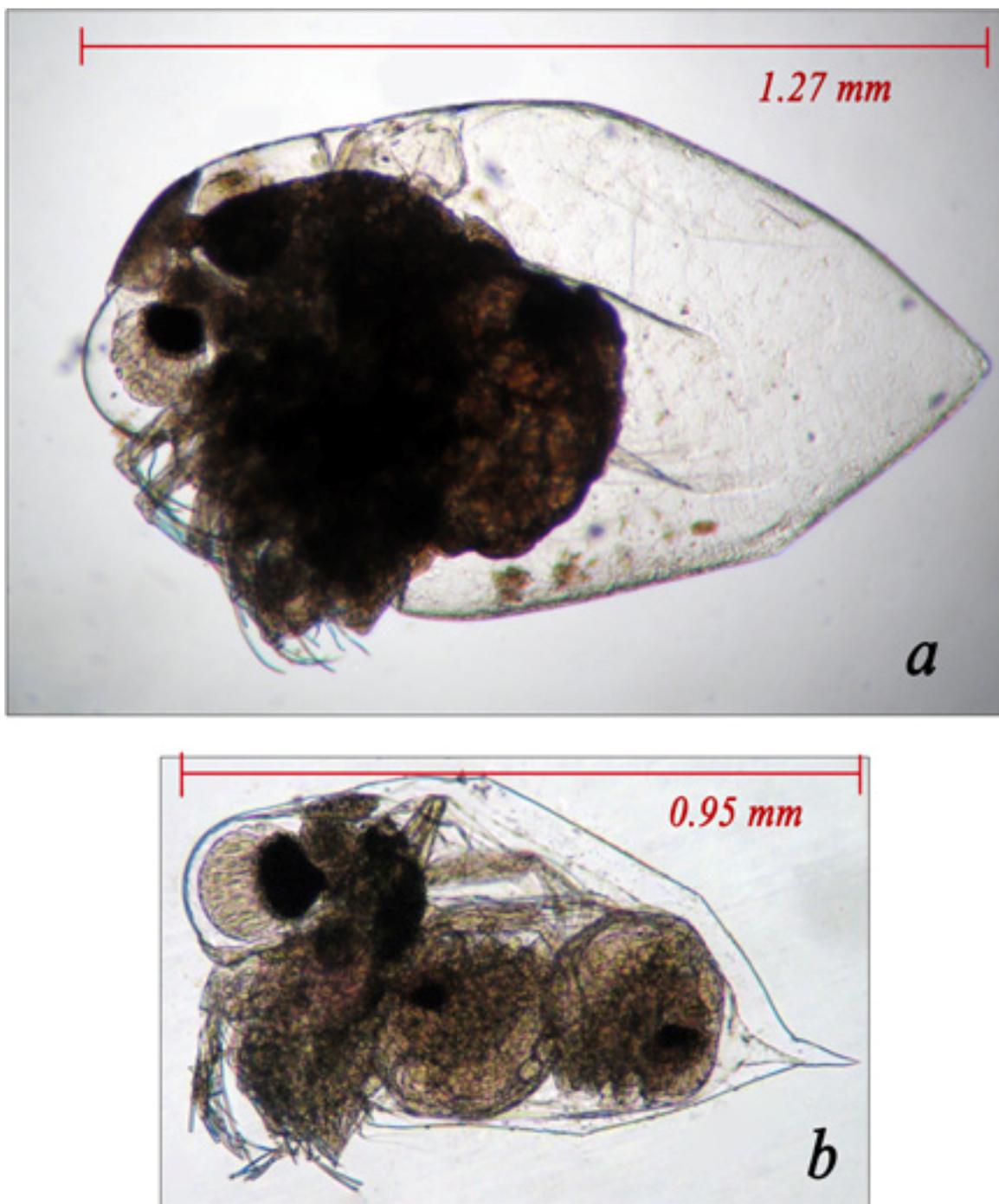


Рис. 2. Общий вид партеногенетической самки *Evadne anonyx* (a) и *Evadne nordmanni* (b), июнь 2010 г.

В июне 2010 г. поверхностные воды ЮВБ были наиболее прогретыми. Температура воды на станциях, где обнаружена *E. anonyx*, менялась в поверхностном слое от 15.6 до 16.9 °С, солёность от 4.65 до 5.65 ‰. В июне 2011 г. температура водных слоёв, где найден вселенец, варьировала от 11.1 до 17.1 °С, солёность менялась в пределах от 4.0 до 7.0 ‰.

В Вислинском заливе Балтийского моря в июле 2010 г. в поверхностных водах температура менялась по станциям от 18.0 до 29.0 °С, составляя в среднем по заливу 25.5 °С, а солёность – от 1.9 до 3.8 ‰, в среднем — 3.25 ‰. В проливе Куршского залива у г. Клайпеда в конце мая 2011 г. температура воды достигала 18.0 °С, солёность — 3.14 ‰.

Таблица 1. Регистрация *Evadne anopus* в Юго-Восточной части Балтийского моря

Расположение	Координаты	Глубина, м	Даты	Число особей в пробе
Юго-Восточная часть Балтийского моря	N54°54.6' E19°44.11'	56	21.06.2010	1
	N55°02.66' E20°25.58'	29	22.06.2010	4
	N55°13.36' E20°36.78'	19	22.06.2010	4
Вислинский залив	N54°36.42' E19°54.48'	3.2	12.07.2010	1
Пролив Куршского залива	N55°42.8' E21°06.6'	14	26.05.2011	1
Юго-Восточная часть Балтийского моря	N56°01.7' E21°01.0'	16	08.06.2011	3
	N55°43.1' E21°03.7'	15	08.06.2011	1
	N55°18.7' E20°57.4'	14	09.06.2011	13
	N55°38.0' E20°48.0'	46	09.06.2011	5

Таблица 2. Количественные характеристики *Evadne anopus* в Юго-Восточной Балтике

Количественные показатели	2010 г. июнь	2010 г. июль	2011 г. май	2011 г. июнь
Средняя численность <i>E. anopus</i> (экз./м ³)	2.2	17	1087	372
Доля <i>E. anopus</i> от численности кладоцер (%)	0.03	8.3	8.3	7.5
Доля <i>E. anopus</i> от численности всего зоопланктона (%)	0.003	0.005	0.1	1.1
Средняя биомасса <i>E. anopus</i> (мг/м ³)	1.4	2.4	19.2	8.8
Доля <i>E. anopus</i> от биомассы кладоцер (%)	0.3	3.3	28.0	18.7
Доля <i>E. anopus</i> от биомассы зоопланктона (%)	0.14	0.3	19.7	17.2

Встречаемость данного вида была невелика, в 2010 г. вид встречался на 42% станций, а в Вислинском заливе – на 4.5% исследуемой акватории. В 2011 г. вид обнаружен на 28% станций.

Численность и биомасса рачка, его доля от общей численности и биомассы кладоцер и всего зоопланктона (включая веслоногих и ветвистоусых ракообразных, и коловраток) на станциях исследуемого района в 2010 г. достигала низких показателей (табл. 2). Количественные параметры популяции *E. anopus* и его доля в общей численности и биомассе зоопланктона в 2011 г. были выше параметров 2010 г. (табл. 2).

Популяция *E. anopus* в ЮВБ состояла в основном из партеногенетических самок. Размеры самок варьировали от 0.5 до 1.5 мм. В 2010 г. средний размер самок достигал

1.14 мм, что несколько больше среднего размера в 2011 г. В 2010 г. все самки были с эмбрионами, число которых в среднем составило 14.7 эмбр./самка. В 2011 г. только две самки несли эмбрионы. Самцы встречены в 2011 г., длина их тела составила в среднем 0.75 мм (табл. 3).

Длина эмбрионов в период наших исследований изменялась от 0.10 до 0.24 мм, в среднем составляя 0.16 мм.

Обсуждение

Успешной натурализации и расселению понто-каспийской кладоцеры *E. anopus* в водах ЮВБ способствуют климатические изменения, наблюдаемые в последние десятилетия в данном регионе. Установлено, что в связи с повышением температуры воздуха повышается температура водных масс в ЮВБ.

Таблица 3. Популяционные характеристики *Evadne anonyx* в Юго-Восточной Балтике

Популяционные параметры	2010 г. июнь-июль	2011 г. май-июнь
Длина партеногенетических самок: средняя и диапазон (мм)	1.14 (0.92–1.45)	0.79 (0.50–1.50)
Количество эмбрионов в выводковой сумке, минимальное и максимальное значения	5–20	1–2
Длина эмбрионов, мм	0.10–0.24	–
Длина самцов: средняя и диапазон (мм)	–	0.75 (0.68–0.83)

Данный факт установлен при помощи каждодневных замеров в течение многих лет, начиная с 1991 г., в морских территориальных водах Литвы. Для прибрежных литовских вод (Нида-Клайпеда-Паланга) отмечена тенденция повышения температуры морской воды [Vušniauskas, 2013]. Температура поверхностных вод в 2010 г. в исследуемом районе моря была выше, а солёность поверхностных вод – ниже среднееголетних значений [Обзор результатов..., 2010]. Таким образом, благоприятный температурный режим вод ЮВБ послужил, вероятно, одним из факторов, способствующих натурализации здесь вселенца из тепловодного региона Евразии – Понто-Каспия.

Распространению чужеродного вида в водах ЮВБ способствуют также вдольбереговые течения, следующие с юга на север. Из-за резкого поворота береговой линии в районе Самбийского полуострова от северного течения примерно на параллели Клайпеды отделяется западная ветвь. В районе Самбийского полуострова формирующийся восточнобалтийский поток расчленяется на Самбийский, Куршский и Клайпедско-Лиепайский потоки [Влияние разлива..., 1984].

Перечисленные факторы (температура, солёность, течения), как экологические составляющие, повлияли на расселение и развитие популяции нового вида *E. anonyx* в условиях Балтики и её юго-восточной части.

Появление *E. anonyx* в водах Куршского и Вислинского заливов произошло, вероятнее всего, за счёт

проникновения морских вод через Клайпедский и Балтийский проливы. Это было показано в исследованиях другого чужеродного вида, *S. pengoi*, в водах Вислинского залива [Науменко, Полунина, 2000]. *S. pengoi*, вселившийся через пролив в Вислинский залив, достигал максимальной численности 7000 экз./м³ и был более многочислен, чем местная хищная кладоцера *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) [Polunina, 2005], которая служит излюбленным кормовым объектом молоди и большинства взрослых рыб [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. На данный момент *S. pengoi* в заливах ЮВБ занял определённую экологическую нишу и является постоянным элементом летнего зоопланктонного сообщества [Полунина, 2006, 2008; Полунина, Родионова, 2012; Demereckienė, 2013]. Несмотря на малочисленность нового вида-вселенца *E. anonyx* в водах заливов, его присутствие (аналогично другим вселенцам) может привести к некоторым структурно-функциональным изменениям в зоопланктоценозах данных акваторий [Науменко, Телеш, 2008].

Морфометрические параметры популяции *E. anonyx* из ЮВБ имеют сходство с параметрами популяций как из исходного ареала, так и из северо-восточной части Балтики (Финского залива), и отличие от них. Размеры партеногенетических самок (высота) *E. anonyx* в Каспии составляют 2.0–2.1 мм, в Аральском море – 0.8–1.2 мм, а самцы достигают длины 1.2–1.4 мм [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987].

В Финском заливе в период исследований 2000–2004 гг. длина партеногенетических самок составляла 0.66–1.06 мм, самцов 0.51–0.86 мм [Rodionova, Panov, 2006]. Таким образом, в ЮВБ размеры партеногенетических самок (0.5–1.5 мм) сопоставимы с аральскими формами, но крупнее, чем в Финском заливе, а размеры самцов (0.68–0.83 мм) меньше, чем в исходном ареале, но сходны с величинами самцов из Финского залива.

Количество эмбрионов у подонид зависит от возраста самки, условий среды, разнокачественности отдельных поколений. В Каспии среднее количество зародышей у *E. anonyx* в июле-августе равно 9, максимальное – 19, а к концу августа количество эмбрионов снижается до 3–1. У аральской *E. anonyx* плодовитость значительно ниже: средняя – 3, максимальная – 6 [Ривьер, 1974]. В Балтийском море в прибрежных водах Эстонии плодовитость партеногенетических самок изменялась от 1 до 8 эмбрионов, гамогенетические самки несли 1–2 яйца [Rõllurüü et al., 2008]. В Финском заливе число партеногенетических эмбрионов составляло от 1 до 6 на самку (в среднем 3.9 эмбриона), а число гамогенетических яиц от 1 до 2 [Rodionova, Panov, 2006]. Число эмбрионов *E. anonyx*, отмеченное в нашем исследовании, сравнимо с показателями из Каспийского моря и превышает показатели плодовитости вида-вселенца из северо-восточной части Балтики.

Морфометрические характеристики популяции *E. anonyx* в ЮВБ и плодовитость партеногенетических самок сопоставимы с Каспийскими формами. В то же время, размерно-возрастные характеристики и плодовитость *E. anonyx* из северо-восточной части Балтики (Финский залив) сопоставимы с показателями популяции, обитавшей в Аральском море. На наш взгляд, это обусловлено высокими адаптивными возможностями

данного вида, которые формируются под воздействием отличающихся условий (температура, солёность) в разных морях, а также разных частях Балтийского моря, например, юго-восточной и северо-восточной.

Сведения о половом размножении *E. anonyx* в исходном ареале показывают, что в Северном Каспии в популяции этого вида первыми появляются самцы (уже в мае), в июне и июле гамогенетические самки редки, и только в сентябре и октябре наблюдается массовое развитие самок [Ривьер, 1968]. Самцов обычно значительно больше, чем гамогенетических самок: в начале сентября количество самцов колеблется от 7 до 33%, а гамогенетических самок – от 4 до 5%. В октябре доля гамогенетического поколения составляет в Среднем Каспии 34–45% [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. В Финском заливе половое поколение *E. anonyx* отмечали в конце августа – сентябре, и в популяции присутствовали как самцы, так и гамогенетические самки [Rodionova, Panov, 2006]. В период наших исследований в ЮВБ половое поколение у *E. anonyx* было представлено только самцами, самки с гамогенетическими яйцами не обнаружены, что, вероятнее всего, обусловлено низкой частотой сбора данных (пробы отбирались только в летние месяцы). Однако присутствие в популяции самцов и сведения о наличии полового поколения *E. anonyx* из Гданьского залива [Bielecka et al., 2014] дают возможность сделать предположение о наличии двуполого размножения в популяции из ЮВБ.

Новый вид-вселенец *E. anonyx* в исследуемый период на акватории ЮВБ не достигал высокой численности и не составил серьёзной конкуренции для местного вида *E. nordmanni*, а для местной ихтиофауны как кормовой элемент был чрезвычайно редок. Для полного анализа сезонной динамики численности и популяционных характеристик *E. anonyx* в ЮВБ требуется более высокая частота и

продолжительность сбора материала. Данное исследование характеризует летнее состояние популяции вида-вселенца в первые годы его обитания в юго-восточной части Балтийского моря. Появление здесь чужеродного вида *E. anopus* ставит вопрос о возможной его конкуренции в будущем с аборигенным видом *E. nordmanni*, что обосновывает необходимость продолжения наблюдений за видом-вселенцем *E. anopus* на акватории ЮВБ.

Выводы

1. Понто-каспийская кладоцера *Evadne anopus* обнаружена в летнем зоопланктоне юго-восточной части Балтийского моря в 2010–2011 гг. Встречаемость данного вида на разных участках акватории составляла от 4.5 до 42%.

2. Численность вида в 2010 г. была относительно низкой и составляла до 17 экз./м³, а в 2011 г. достигала более высоких показателей – до 1087 экз./м³. Доля вида-вселенца в общей численности зоопланктона крайне незначительная и варьировала от 0.003 до 1.1%, а доля вида в общей биомассе зоопланктона менялась в пределах от 0.14 до 17.2%.

3. Популяция *E. anopus* представлена преимущественно партеногенетическими самками, несущими от 1 до 22 яиц. Обнаружение самцов в популяции даёт основание предположить наличие двуполого размножения и образования гамогенетических яиц в популяции *E. anopus* в юго-восточной части Балтийского моря.

4. Морфометрические параметры вида и плодовитость партеногенетических самок в популяции *E. anopus* Юго-Восточной Балтики сопоставимы с каспийскими формами.

Литература

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных ракообразных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

Влияние разлива мазута на экосистему Балтийского моря. / Под ред. О. Пустельникова, М. Нестеровой. Вильнюс, 1984. Т. 2. С. 16–22. (Биогеохимия, геология и палеогеография Балтийского моря.)

Карасёва Е.М. Первое обнаружение *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в открытой части юго-восточной Балтики // Виды-вселенцы в европейских морях России: Тез. докл. научн. семинара. Мурманск, 2000. С. 48–49.

Кожова О.М., Мельник Н.Г. Инструкция по обработке проб планктона счётным методом. Иркутск, 1978. С. 10.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озёрного и речного рыбного х-ва, 1984. 33 с.

Михеева В.Н., Беневоленская Г.Ф. Методы отбора и обработки проб морского зоопланктона // Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений / Под ред. А.В. Цыбань. Л.: Гидрометеиздат, 1980. С. 122–133.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.

Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сб. науч. тр. Апатиты, 2000. С. 121–129.

Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского

- залива Балтийского моря // Известия Самарск. науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 244–252.
- Обзор результатов экологического мониторинга морского нефтяного месторождения «Кравцовское» D-6. 2008. С. 27.
- Обзор результатов экологического мониторинга морского нефтяного месторождения «Кравцовское» D-6. 2010. С. 18.
- Полунина Ю.Ю. Сообщество ветвистоусых ракообразных (Crustacea, Cladocera) в специфических условиях эстуария (на примере системы река Преголя – Вислинский залив): Автореф. дис. ... канд. наук. Калининград: РГУ им. И. Канта, 2006. 23 с.
- Полунина Ю.Ю. Хищные клadoцеры (Crustacea, Cladocera) Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.) Вологда, 2008. С. 212–214.
- Полунина Ю.Ю., Родионова Н.В. Чужеродные ракообразные в планктоне Вислинского залива Балтийского моря // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: Сб. лекций и докладов Международной школы-конференции. ИНБВВ И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–6 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. С. 262–265.
- Ривьер И.К. О размножении каспийских полифемид (Podonidae) // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968. Вып. 17 (20). С. 58–69.
- Ривьер И.К. Нарушение и особенности эмбриогенеза у некоторых Cladocera // Информ. бюл. ИБВВ. 1974. № 22. С. 29–34.
- Ривьер И.К. Пути расселения и условия натурализации каспийских полифемоидей в водоёмах Северного полушария // Тез. докл. Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии». Калининград: Изд. АтлантНИРО, 2012. С. 14–15.
- Bielecka L., Mudrak-Cegiołka S., Kalarus M. *Evadne anonyx* G.O. Sars, 1897 – the first record of this Ponto-Caspian cladoceran in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea) // Oceanologia. 2014. 56 (1). P. 141–150.
- Demereckienė N. Naujos rūšies *Evadne anonyx* (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) atsiradimas Lietuvos vandenyse Baltijos jūroje // Baltijos jūros aplinkos būklė. 2013. P. 67–71 (на литовском языке).
- Glazunova A., Rodionova N., Polunina J., The first record of the Ponto-Caspian cladoceran *Evadne anonyx* in the Vistula Lagoon, Baltic Sea // Book of abstracts BSSC 2011. St. Petersburg, Russia. 2011. P. 295.
- HELCOM. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the Third Stage. Part D. Biological Determinants. Baltic Sea Environ. Proc. No. 27D. 1988. P. 131–135.
- Krylov P.I., Panov V.E. Resting eggs in the life cycle of *Cercopagis pengoi*, a recent invader of the Baltic Sea // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. Vol. 52. 1998. P. 383–392.
- Mironova E.I., Telesh I.V., Skarlato S.O. Ciliates in plankton of the Baltic Sea // Protistology. 2014. 8 (3). P. 81–124.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgoland Mar. Res. 2006. 60. P. 98–105.
- Panov V.E., Rodionova N.V. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopoda cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // Hydrobiologia. 2007. 590. P. 3–14.

- Pöllupüü M., Simm M., Pöllumäe A., Ojaveer H. Successful establishment of the Ponto-Caspian alien cladoceran *Evadne anonyx* G.O. Sars 1897 in low-salinity environment in the Baltic Sea // Journal of Plankton Research. 2008. V. 30. N. 7. P. 777–782.
- Polunina J. Populations of two predatory Cladocerans in the Vistula lagoon – the native *Leptodora kindtii* and the non-indigenous *Cercopagis pengoi* // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. XXXIV, Supplement 1. P. 249–260.
- Rodionova N.V., Panov V.E. Establishment of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Evadne anonyx* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. 1. P. 7–12.
- Schubert H., Feuerpfeil P., Marquardt R., Telesh I., Skarlato S. Macroalgal diversity along the Baltic Sea salinity gradient challenges Remane's species-minimum concept // Mar. Pollut. Bull. 2011. 62 (9). P. 1948–1956.
- Telesh I., Postel L., Heerkloss R., Mironova E., Skarlato S. Zooplankton of the Open Baltic Sea: Extended Atlas. BMB Publication No. 21 — Meereswiss. Ber., Warnemünde. 2009. 76. 290 pp.
- Telesh I., Schubert H., Skarlato S. Size, seasonality, or salinity: What drives the protistan species maximum in the horohalinicum? // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2015. 161. P. 102–111.
- UNESCO. Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2. Paris: The UNESCO Press, 1968. 174 pp.
- Vyšniauskas I. Lietuvos jūrinių vandenių temperatūros ir druskingumo režimo ypatumai // Baltijos jūros aplinkos būklė. 2013. P. 43–51 (на литовском языке).

THE PONTO-CASPIAN INVADER *EVADNE ANONYX* SARS (CRUSTACEA, CLADOCERA) IN THE PELAGIC ZONE OF THE SOUTHEASTERN BALTIC

© 2016 Demereckiene N.E.^{1*}, Polunina Ju.Ju.², Rodionova N.V.²

¹ Department of Marine Research of Environmental Protection Agency,
Lithuania, Klaipeda, LT-91222, Taikos Av. 26

² Atlantic Branch of the P.P.Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Acad. Sci.,
Russia, 236022, Kaliningrad, pr. Mira, 1
E-mail: * n.demereckiene@aaa.am.lt

The Ponto-Caspian cladoceran *Evadne anonyx* (G.O. Sars, 1897) was recorded in the summer zooplankton in the Southeastern Baltic (SEB) in 2010–2011. The quantitative parameters of the species were low. The share of the introduced species in the total abundance and biomass of zooplankton was not significant. The population of *E. anonyx* was presented predominantly by parthenogenetic females with 1–22 eggs. Among individuals, the males were found, and that allowed the suggestion of the presence of sexual reproduction and resting eggs formation in the populations of *E. anonyx* in SEB. Morphometric parameters of populations of *E. anonyx* and fertility of parthenogenetic females in SEB were comparable with those of Caspian forms. It is possible that with the emergence of the new species, *E. anonyx*, the structural and functional changes may take place in zooplankton community of half-closed Curonian and Vistula lagoons of the Baltic Sea.

Key words: *Evadne anonyx*, invader species, abundance, biomass, population structure.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ НА АБОРИГЕННУЮ ФАУНУ КАСПИЙСКОГО МОРЯ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2016 Зарбалиева Т.С.^{2*}, Ахундов М.М.², Касимов А.М.¹,
Надиров С.Н.², Гусейнова Г.Г.²

¹ Министерство экологии и природных ресурсов Азербайджана,
Департамент по воспроизводству и охране водных биологических ресурсов

² Азербайджанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
ул. Демирчи-заде 16, Азербайджан, г. Баку
E-mail: * zarbaliyeva_t@yahoo.com

Поступила в редакцию 29.11.2013

Показаны результаты воздействия средиземноморских вселенцев на аборигенную фауну Каспийского моря. Представлены материалы об изменениях, происходящих в экосистемах пелагиали и дна моря, а также в ихтиофауне Среднего и Южного Каспия, как в количественном, так и в видовом отношении.

Ключевые слова: вселенцы, воздействие, зоопланктон, зообентос, ихтиофауна, биологический контроль.

Введение

Экосистема Каспийского моря перманентно находится под воздействием антропогенных факторов, среди которых одним из основных является проникновение в него вселенцев атлантического происхождения, имеющих широкий экологический потенциал, легко адаптирующихся к условиям Каспия, стойко противостоящих воздействию факторов среды. Проникновение новых видов в Каспийское море имеет длительную историю, но с начала XX в. интенсивность вселения повысилась, что связано с расширением на южных водоёмах континента масштабов хозяйственной деятельности.

Материал и методика

Ежегодные морские экспедиции включают сбор биологического материала по зообентосу, зоопланктону, питанию рыб и наблюдения за изменениями в популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz на 11 разрезах, 55 станциях и 5 изобатах: 10, 25, 50, 75 и 100 м вдоль западного

берега Среднего и Южного Каспия. Пробы зообентоса собирались дночерпателем системы Ван-Вин с площадью захвата 0.2 м². Содержимое дночерпателя промывали через сито из газа № 14. Беспозвоночных животных отделяли от грунта методом отмучивания [Романова, 1983]. Камеральная обработка материалов проводилась в лабораторных условиях традиционным количественно-весовым методом с вычислением биомассы и численности организмов зообентоса [Инструкция..., 1939]. Беспозвоночные из классов Bivalvia, Crustacea, Polychaeta определялись до вида [Атлас..., 1968]. Численность беспозвоночных выражена в экз/м², биомасса – г/м². Сбор проб зоопланктона осуществлялся замыкающей сетью Джели из капронового сита № 38, тотально облавливался весь слой воды от дна до поверхности. Обработка материала проводилась по общепринятой методике количественного учёта зоопланктона (счётный метод) с последующим пересчётом на биомассу

(мг/м³) [Инструкция..., 1977]. Сбор и изучение биологических параметров *Mnemiopsis leidyi* проводились по методике Kideys А.Е., Shiganova Т.А. [2001]. Сбор и обработка пищеварительных трактов кильки проводились количественно-весовым методом с вычислением общих и частных индексов наполнения кишечника, а также процентного соотношения отдельных видов пищи [Методическое пособие..., 1974]. В общей сложности за 10 лет собрано и обработано около 500 проб по каждому разделу: зоопланктону, зообентосу, питанию рыб, промерено свыше 100 тыс. экз. гребневика *M. leidyi*.

Обзор материала

Случайное заселение Каспийского моря моллюском *Mytilaster lineatus* (Gmel.) произошло в 1919 г. в результате перевозки катеров из Чёрного моря. Изучение поведения этого моллюска в Каспии [Броцкая, Неценгевич, 1941] показало, что расселение его началось из Бакинской бухты, затем, следуя по круговому течению, он заселил прибрежные части Южного Каспия. Мелководья Среднего Каспия были заселены из портов Красноводск – восточная часть и Махачкала – западная часть, к 1932 г. заселение охватило всю акваторию моря. Первые 17 лет расселение шло медленно, а затем значение *M. lineatus* в бентосе поднялось с 11 до 42% (1934 г.). По материалам 1932 г., основной ареал его располагался у западного побережья Южного Каспия от Апшерона до Ленкорани, где его биомасса доходила до 1000 г/м². В районе максимального развития вида – в Южном Каспии его доля в общей биомассе бентоса к 1938 г. возросла до 90%, составив по морю в целом биомассу около 10 млн т против 24 млн т всего бентоса. Таким образом, этот вид занял руководящую роль в новом водоёме, чему способствовал широкий размах его экологической амплитуды. Его вселение отрицательно повлияло на биологическое

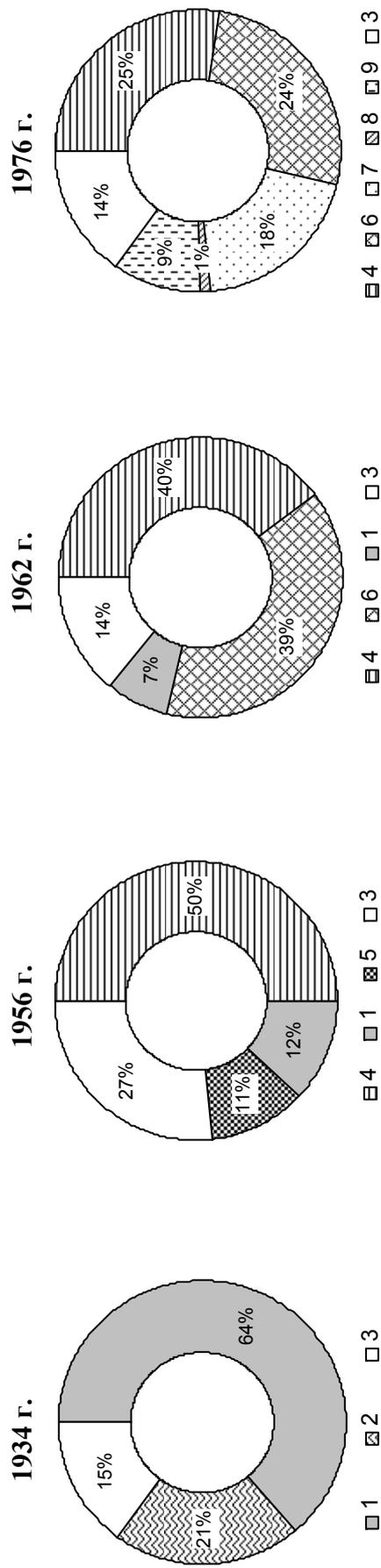
разнообразие и состояние аборигенной донной фауны: два вида эндемичных моллюсков – *Dreissena elata* (Andr.) и *Dreissena caspia* Eichw. были полностью вытеснены из своих ареалов в Среднем и Южном Каспии, а к настоящему времени полностью вымерли [Логвиненко, Старобогатов, 1968]. Под воздействием митилястера сократились численность и ареалы 13 видов кардиид Среднего и Южного Каспия, наблюдались и другие изменения (рис. 1). По мнению А.А. Шорыгина и А.Ф. Карпевич [1948], вселение *M. lineatus* имело отрицательное значение с точки зрения питания рыб в Каспийском море. В материалах 1960–1970-х гг. [Зарбалиева, 1975] этот моллюск имел невысокое значение в питании рыб: в пищевых трактах осетровых – самых ценных промысловых объектов Каспийского моря – он встречался редко и в незначительных количествах, выполняя роль вынужденной пищи.

Изучение питания рыб в 1930-х гг. показало, что между консументами бентоса существует пищевая конкуренция из-за потребления червей и кормовых моллюсков в связи с тем, что иловые грунты моря слабо заселены. Всё это укрепило мнение специалистов [Зенкевич, Бирштейн, 1934] о необходимости обогащения кормовой базы рыб путём преднамеренной интродукции бентосных организмов – обитателей илистых грунтов: полихеты *Nereis diversicolor* O.F.Muller и моллюска *Abra ovata* (Phil).

Интенсивное воздействие на режим Каспийского моря антропогенных факторов: вселение акклиматизантов и аутоакклиматизантов приводит к необходимости регулярного наблюдения за биологией населяющих его форм.

Так, бентосная съёмка 1956 г. [Романова, 1960] выявила значительные изменения в качественном составе донной фауны после вселения акклиматизантов. Среди моллюсков доминантом на западе Среднего Каспия вместо дрейссены – 63%, стал

А



Б

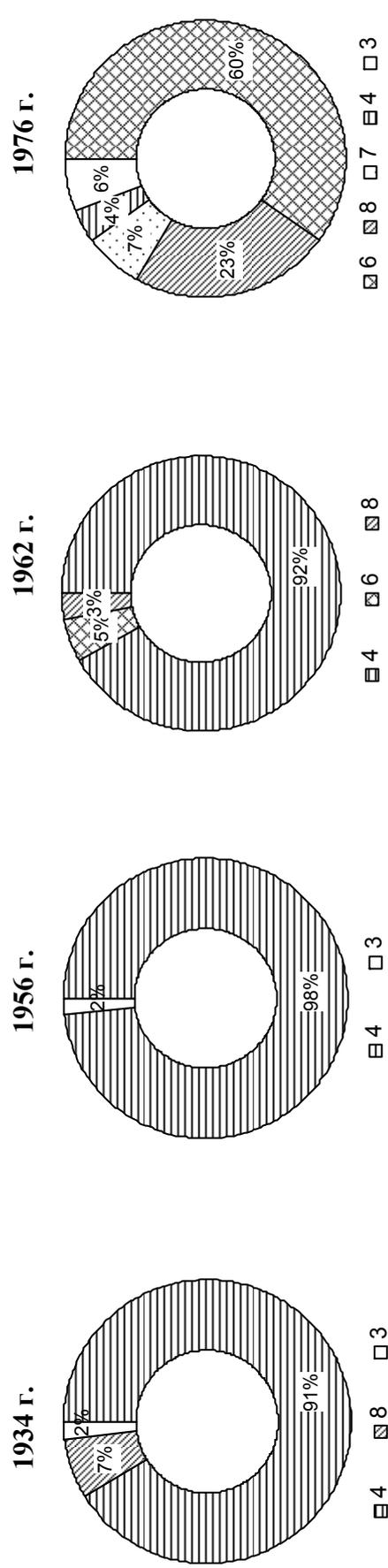


Рис. 1. Многолетняя динамика видового состава зообентоса под воздействием *Mytilaster lineatus*: А – Средний Каспий, Б – Южный Каспий; 1 – Dreissena; 2 – Hydranthis; 3 – Crustacea, Vermes; 4 – Mytilaster; 5 – Cardium; 6 – Abra; 7 – Balanus; 8 – Cerastoderma; 9 – Didacna.

отсутствовавший в сборах 1933–1934 гг. митилястер – 48.8%, субдоминантом – *Cerastoderma lamarcki* (Reeve) – 12.6% от общей биомассы бентоса. В бентосе Южного Каспия значение *M. lineatus* достигло 96.4%. Преднамеренно интродуцированная в Каспийском море в 1939–1941 гг. полихета *нереис* получила значительное развитие в средней и южной частях моря с биомассой 3.5–5.0 г/м², ареал её занял всё побережье до глубины 100 м и охватил разнообразные типы грунтов вплоть до каменистых. Развитие *нереис* в значительной степени повысило продуктивность этих районов моря. Дважды вселённый моллюск абра съёмкой 1956 г. обнаружен не был [Романова, 1960]. У западного берега Среднего Каспия впервые был отмечен усонгий рачок – обрастатель – *Balanus improvisus* Darwin в количестве 1.55 г/м².

В Каспийском море количественное распределение общей биомассы зообентоса по дну моря определяется главным образом распределением двустворчатых моллюсков, в первую очередь *M. lineatus* [Карпинский, 2002]. По данным Н.Н. Романовой [1985], в границах своего распространения этот вид уже в 1960-х гг. значительно уменьшился количественно, тем не менее, во всех районах моря моллюски доминировали: в Среднем Каспии – автохтоны родов *Dreissena*, *Monodacna* и *Didacna*, в Южном – средиземноморские вселенцы – *M. lineatus*, *C. lamarcki* и *A. ovata*. Из ракообразных в Среднем Каспии наряду с гаммаридами и корофиидами обилия достигал *B. improvisus*, в Южном Каспии высокую биомассу имел краб – *Rhithropanopeus harrisi* (Gould).

В бентосе есть группа беспозвоночных животных – это двустворчатые моллюски, а из ракообразных балянус и краб, которые, являясь донными организмами, в жизненном цикле проходят пелагическую стадию развития – личинку. В прошлые годы эти

организмы играли большую роль в формировании общей биомассы бентоса у западного берега Среднего и Южного Каспия.

Бентосные исследования 1962 г. [Романова, Осадчих, 1965] показали, что на илистых грунтах западного побережья Среднего Каспия руководящего значения достигла абра – 103.1 г/м² совместно с митилястером – 103.5 г/м² от общей биомассы в 264 г/м², значение местных форм моллюсков невысокое. В целом по морю абра заняла второе место после митилястера в результате расселения по ранее слабо заселённым грунтам, а биомасса митилястера достигла наивысших показателей с 1930-х гг. К 1962 г. благодаря развитию вселенцев – абры и *нереиса* – кормовая ценность зообентоса Каспийского моря ещё более возросла.

Съёмки 1958–1960 гг. [Эпштейн, 1964] и 1966 г. [Ткачёв, 1972] на западном побережье Южного Каспия отразили этапы вселения новых представителей пришельцев. Церастодерма была отмечена как наиболее распространённая форма, образующая большие поселения с колебаниями биомассы по глубинам от 15.1 до 37.8 г/м², на отдельных станциях достигая 182 г/м². Митилястер – второй широко распространённый вид из состава донной фауны прикуринского района моря с биомассами превосходящими таковые церастодермы – 134.0 г/м². Его распространение чаще всего совпадало с поселениями церастодермы. Впервые в 1958 г. в прикуринском районе моря была обнаружена абра в незначительных количествах. Абра, поселившись на илистых грунтах, стала вытеснять многочисленную здесь церастодерму, конкурируя с ней из-за пищи. Здесь же впервые в 1960 г. был отмечен краб – *R. harrisi*. В дальнейшем краб широко расселился, занимая обширные площади ракушечников с примесью ила и песка, илистых и илисто-песчаных грунтов. Участок моря, примыкающий

к Ленкоранскому побережью, был районом наибольших концентраций краба, плотность поселений краба здесь достигала 240 экз/м², биомасса 80 г/м². Б.М. Эпштейн [1971], изучая питание крабов, обнаружила у них в желудках nereis, моллюсков, бокоплавов, кумацей. Наиболее часто встречались nereis, на втором месте – митилястер. Это свидетельствует о том, что, будучи хищником, краб может быть конкурентом в питании бентосоядным рыбам. В то же время крабом активно питался осётр [Тарвердиева, 1965], кутум [Рзаев, Зарбалиева, 1970; Зарбалиева, 1987], малочисленный вид каспийских осетровых – шип [Зарбалиева, 1980]. В юго-западной части Каспия из вселенцев в значительных количествах – 4.4 г/м² был обнаружен баянус, поселения его отмечены на живых и мёртвых раковинах митилястера и церастодермы. Существенную роль в донной фауне прикуринского района моря играл nereis – 6.6 г/м², расселился он здесь на всех типах грунтов, но наибольшая плотность наблюдалась на илах и илисто-песчаных грунтах. Nereis, обладая большой плодовитостью, интенсивным весовым приростом и крупными размерами, снижал в бентосе роль Ampharetidae и Oligochaeta. Кроме того, имеются указания Е.А. Яблонской [1952] на то, что уменьшение количества мелких червей может быть связано с выеданием их nereisом, который является всеядным животным.

Если рассматривать вселенцев в качестве биологических загрязнителей Каспийского моря, то можно заметить, что это опасное самовоспроизводящееся явление в условиях замкнутого водоёма, которое приводит к изменениям в соотношении отдельных видов как в донной, так и в пелагической экосистемах моря, к нарушениям биологического разнообразия и может привести к потере пищевых ресурсов моря.

В результате гидробиологических работ, проводимых сотрудниками АзерНИРХ летом 1981 г., на восточном

шельфе Южного Каспия была обнаружена пелагическая копепода *Acartia clausi* Giesbrecht [Курашова, Абдуллаева, 1984], один из массовых видов зоопланктона Чёрного моря. В прошлом основную массу зоопланктона Каспийского моря из копепод составляли *Eurytemora (grimmi+minor)* Sars, *Limnocalanus grimaldii* (Guerne), *Calanipeda aquae dulcis* Kritsch. Этим формам свойственны сезонные изменения количественного состава [Куделина, 1959]. В отличие от местных каспийских видов акартия – форма круглогодичная, размножение её происходит на протяжении всего года. По этой причине она смогла вытеснить эндемичные виды копепод и, широко расселившись по акватории Среднего и Южного Каспия, занять лидирующее положение в общей биомассе зоопланктона. В результате наблюдалась тенденция увеличения биомассы зоопланктона этих районов моря, наиболее кормные участки располагались вдоль западного побережья. Основную биомассу зоопланктона представляла акартия – в Среднем Каспии более 80%, в Южном – более 90% [Тиненкова, Баранова, 1992].

Бентосные съёмки 1979–1980 гг. [Касимов, 1981; Абдуллаева, Касимов, Тимохина, 1983] показали преобладание на шельфе Южного Каспия из моллюсков церастодермы – 57.1%, значительное развитие получили баянус 19.7% и nereis – 18.5%. В Среднем Каспии доминирующая роль также принадлежала моллюскам: дрейссена составляла 58.73% общей биомассы, значение баянуса было выше его значений в Южном Каспии – 33.56%. Различия в количественном и качественном распределении донных беспозвоночных по западному шельфу моря М.Г. Карпинский [2002] относит за счёт естественных флюктуаций, которые отражают процессы, происходящие в водоёме.

Исследованиями 1999 г. были отмечены резкие изменения в состоянии кормовой базы килек, общая биомасса

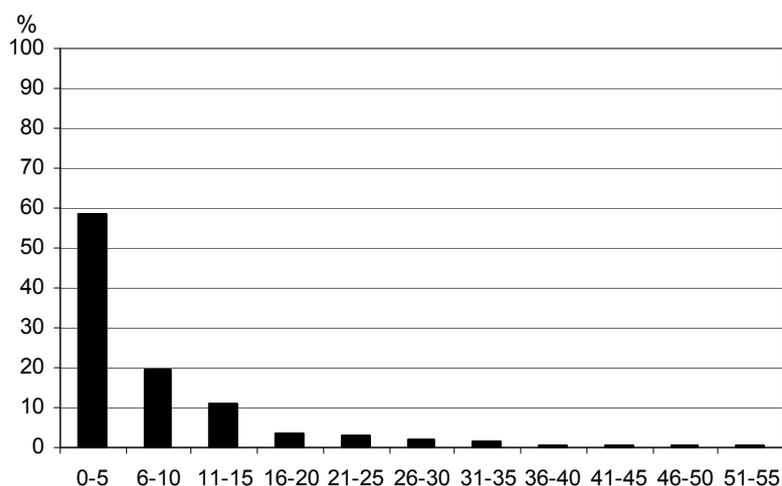


Рис. 2. Процентное соотношение размерных групп (мм) *Mnemiopsis leidyi* у западного берега Среднего и Южного Каспия.

зоопланктона в Среднем Каспии снизилась с 82.8 до 18.5 мг/м³, в Южном Каспии – в 4.5 раза, составив 23.8 мг/м³, уменьшение коснулось всех групп организмов, кроме *A. clausi*. Положение ценного каспийского вида – эвритеморы в Среднем Каспии оказалось катастрофическим – 1.7 мг/м³ против 38.2 мг/м³ в прошлые годы [Полянинова, Ардабьева и др., 2000], отмечено было также снижение биоразнообразия в зоопланктоне.

Летом этого же года у восточного шельфа Южного Каспия был обнаружен новый вселенец – гребневик *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz [Zaitsev, Ozturk, 2001], который к августу 2000 г. распространился по всей акватории, максимальная численность гребневика отмечалась в южной части моря [Курашова и др., 2002]. Исследования распределения вселенца – мнемипсиса на мелководьях Азербайджанского сектора Каспийского моря, состояния зоопланктона, зообентоса, а также питания килек были начаты сотрудниками АзербНИРХ в рамках Каспийской Экологической Программы в 2001 г. [Kideys et al., 2001]. С 2002 г. эти исследования вошли в тематический план института и приняли мониторинговый характер. Эти работы позволяют отслеживать и оценивать изменения, происходящие как в популяциях местных видов, так и в

среде вселенцев. Многолетний анализ размерного состава мнемипсиса показал, что специфической особенностью размерного состава этой популяции в прибрежных водах Каспийского моря, особенно Южного Каспия, является преобладание мелких ктенофор длиной менее 10 мм, причём мелкие ктенофоры составляют свыше 80% от общей численности [Зарбалиева, Ахундов, Гаджиев, 2010] (рис. 2). В связи с этим рассматривать изменения, происходящие в популяции мнемипсиса из Каспийского моря, правильнее будет по численности, а не по биомассе.

Первая же съёмка летом 2001 г. показала значительные концентрации мнемипсиса у берегов Азербайджана: в Среднем Каспии средняя численность его равнялась 448 экз./м³, в Южном Каспии – 2399 экз./м³. В Среднем Каспии самая высокая численность вида наблюдалась на траверзе м. Гилязи, достигая 1153 экз./м³. В Южном Каспии наибольшее количество гребневика отмечалось на разрезе Банка Макарова – 1221 экз./м³. Многолетние материалы по распределению этого вида по глубинным зонам моря (таблица) показали, что большая часть популяции населяет прибрежные мелководья до глубины 50 м, с нарастанием глубин численность уменьшается, что связано с влиянием температурного фактора.

Таблица. Распределение численности *Mnemiopsis leidy* (%) по глубинам западной части Среднего и Южного Каспия

Район	Год	Глубина, м				
		10	25	50	75	100
Средний Каспий	2005	60.1	15.8	8.3	6.2	9.7
	2006	42.6	16.2	22.9	10.0	8.4
	2007	32.2	25.6	21.9	11.2	9.1
	2008	36.1	38.3	14.7	9.2	1.7
	2009	25.2	23.5	22.2	16.5	12.5
	2010	21.1	33.2	17.4	14.8	13.5
	2011	49.1	19.6	12.3	10.2	8.8
Южный Каспий	2005	39.3	23.6	11.7	13.3	12.1
	2006	42.1	26.4	9.9	11.3	10.4
	2007	48.3	25.8	12.5	7.0	6.4
	2008	26.3	28.1	21.1	15.6	8.2
	2009	17.0	29.5	21.0	16.3	16.2
	2010	50.8	21.5	10.5	8.9	8.3
	2011	48.7	25.8	12.4	6.6	6.5

В период этой экспедиции в зоопланктоне мелководий Среднего и Южного Каспия был обнаружен единственный вид копепод – *A. clausi* и её науплии, только на одной станции кроме акартии встречена копепода *Heteroscope caspia* G.O. Sars в единственном экземпляре. Из донных беспозвоночных были встречены немногочисленные личинки и циприсы *B. improvisus*, в то время как в 1990 г. в этих зонах моря было отмечено 12 видов планктеров [Джалилов, 1999]. Общая средняя биомасса зоопланктона в Среднем Каспии с 103.5 мг/м³ (1990 г.) сократилась в 5.5 раз, составив 18.8 мг/м³, в Южном Каспии падение биомассы оказалось ещё более значительным, более чем в 10 раз, составив 8.32 мг/м³ против 131.91 мг/м³ в 1987 г.

Исследования зообентоса 2001 г. показали широкие колебания биомассы по разрезам и глубинам Среднего Каспия – от 0.8 до 124.96 г/м² при средней величине 38.63 г/м². По сравнению с августом 1991 г. [Фондеркина, 1992], биомасса бентоса по разрезам Среднего Каспия понизилась следующим образом: Дивичи – в 3 раза, Гилязи – в 2.5 раза, Жилой – около 4 раз. Понижение

биомасс произошло за счёт моллюсков, в основном, *Mytilaster* и, отчасти, *Abra*. В Южном Каспии средняя биомасса бентоса мелководий составляла 29.09 г/м², колеблясь от 4.2 до 63.6 г/м². По сравнению с предыдущими годами произошло снижение общей средней биомассы бентоса в 3.5 раза: с 101.79 [Забержинская, 1986] до 29.09 г/м² за счёт снижения биомассы *M. lineatus*. Снижение биомасс зоопланктона и бентоса, как в Среднем, так и в Южном Каспии за счёт моллюсков и их науплисов явилось прямым следствием воздействия *Mnemiopsis leidy* на биоту Каспийского моря.

Исследование питания анчоусовидной кильки – *Clupeonella engrauliformis* (Borodin) показали, что летом 2001 г. 54.5% пищеварительных трактов были пустыми, 36.4% – содержали единичные циприсы баянусов и только 9% имели среднее наполнение кишечника. В питании крупных особей мнемииопсиса размером 20–40 мм ведущая роль принадлежала акартии и её науплиям – 78.5%, оставшиеся 21.4% составляли науплиусы баянуса. В питании молоди размером 6–10 мм соотношение потребляемых организмов было идентичным – акартия составляла

71.4%, циприсы баянуса – 28.7% [Kideys et al., 2001]. После вселения мнемипсиса пищевые отношения между тремя видами килек обострились на основе потребления одних и тех же компонентов пищи.

Исследования последних 10 лет показали, что развитие *Mnemiopsis leidy* на западном побережье Среднего и Южного Каспия в пределах Азербайджанского сектора не совпадает с прогнозными данными. Материалы ежегодного гидробиологического мониторинга выявили значительные колебания и возрастание численности вида по годам (рис. 3). [Zarbaliyeva, Akhundov, Najiyev, 2012].

Как следствие сократилось видовое разнообразие, уменьшилась биомасса зоопланктона, зообентоса, нарушилась трофическая структура моря. Как видно из рис. 4, воздействие увеличения численности мнемипсиса на сокращение биомассы зообентоса особенно чётко прослеживается после 2007 г.

Анализ проб зоопланктона 2004 г. показал, что в Азербайджанском секторе Каспия его состав был качественно и количественно скуден и состоял в основном из акартии и личинок *B. improvisus*, в силу чего спектр питания анчоусовидной *C. engrauliformis* и обыкновенной *Clupeonella cultriventris* (Nordmann) килек был крайне узким и сходным, а индекс накормленности – ниже индексов прошлых лет [Зарбалиева и др., 2006]. Другие компоненты зоопланктона из Copepoda, Cladocera и науплий донных беспозвоночных встречались спорадически и единичными экземплярами. В Южном Каспии биомасса зоопланктона в 2007–2009 гг. колебалась от 16.3 до 33.8 мг/м³, в Среднем – от 29.75 до 38.4 мг/м³, доля акартии при этом в общей биомассе зоопланктона в среднем составляла 91.6% в Южном и 68.8% в Среднем Каспии.

Съёмками 2000-х гг. отмечены следующие изменения в бентофауне

западного шельфа Южного Каспия по сравнению со съёмкой 1987 г. [Карпинский, 2002]: отсутствие биоценозов моллюсков – *Dreissena rostriformis*, *A. ovata*, сокращение в общей биомассе биоценоза митилястера доли руководящего вида, процесс восстановления биоценоза церастодермы [Zarbaliyeva, Akhundov, Najiyev, 2011]. Впервые отмечено преобладание в биоценозах детритофагов, питающихся с поверхности грунта, в прошлом в бентосе доминировали сестонофаги, представленные в основном двустворчатыми моллюсками, которые отфильтровывают взвесь из воды.

На донную фауну, её количественное и качественное распределение могут воздействовать различные факторы: придонная температура, солёность, степень насыщения воды кислородом, состав осадков, потребление её консументами – бентоядными рыбами и т. д. Основным фактором, воздействующим на донные биоценозы западного побережья Среднего и Южного Каспия с 2000 г., является истребление пелагических личинок моллюсков и ракообразных атлантическим вселенцем *Mnemiopsis*, рост популяции которого ещё не стабилизировался.

На рис. 5 отображены изменения в биомассе бентосных организмов, происшедшие под воздействием мнемипсиса на протяжении 10 лет, из чего следует, что больше всех пострадали ценные кормовые организмы – краб и абра, имеющие высокую калорийность: 2.91 и 1.60 ккал/г соответственно [Махмудов, 1966], охотно потребляющиеся рыбами и в прошлом участвовавшие в формировании промысловых запасов осетровых и карповых пород рыб. Затем следуют дрейссена и дидакна, которые в питании рыб имели второстепенное значение, обладая низкой калорийностью – ниже 1 ккал/г, но в экосистеме Каспийского моря представляют узких эндемиков, ценных с точки зрения сохранения биоразнообразия фауны моря.

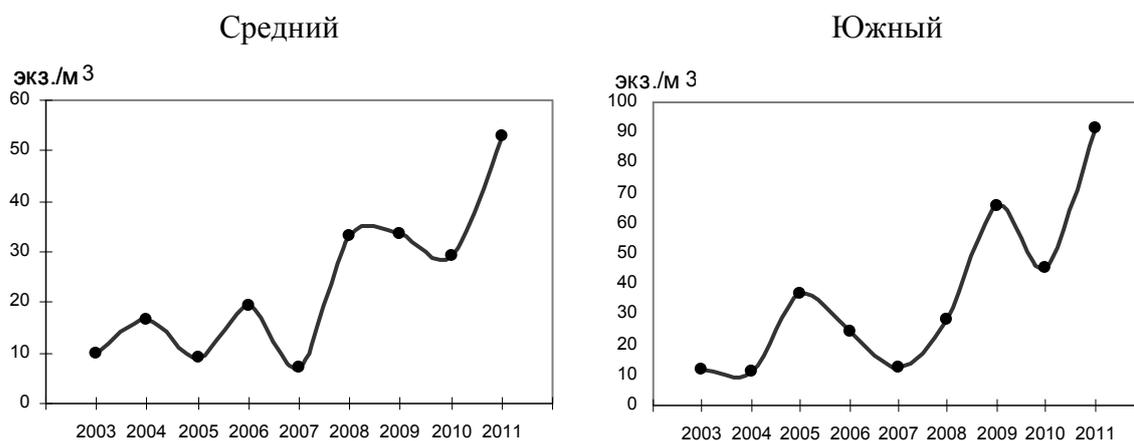
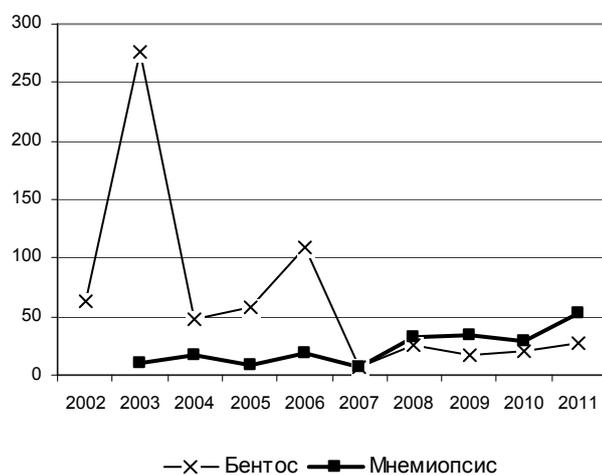
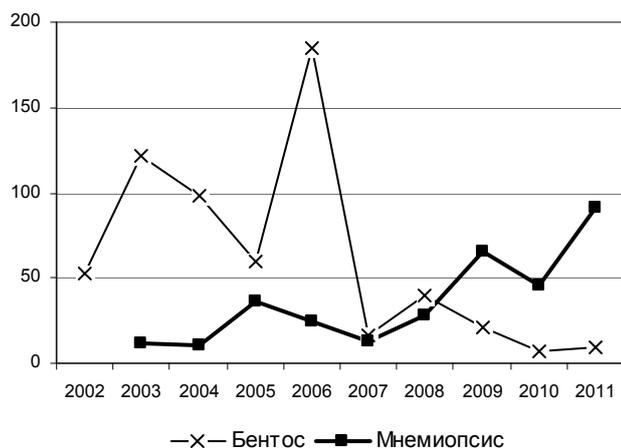


Рис. 3. Колебание численности (экз./м³) *Mnemiopsis leidyi* в Среднем и Южном Каспии по годам.



Южный Каспий



Средний Каспий

Рис. 4. Многолетние изменения биомассы зообентоса под воздействием динамики численности мнемиопсиса (бентос – г/м², мнемиопсис – экз./м³).

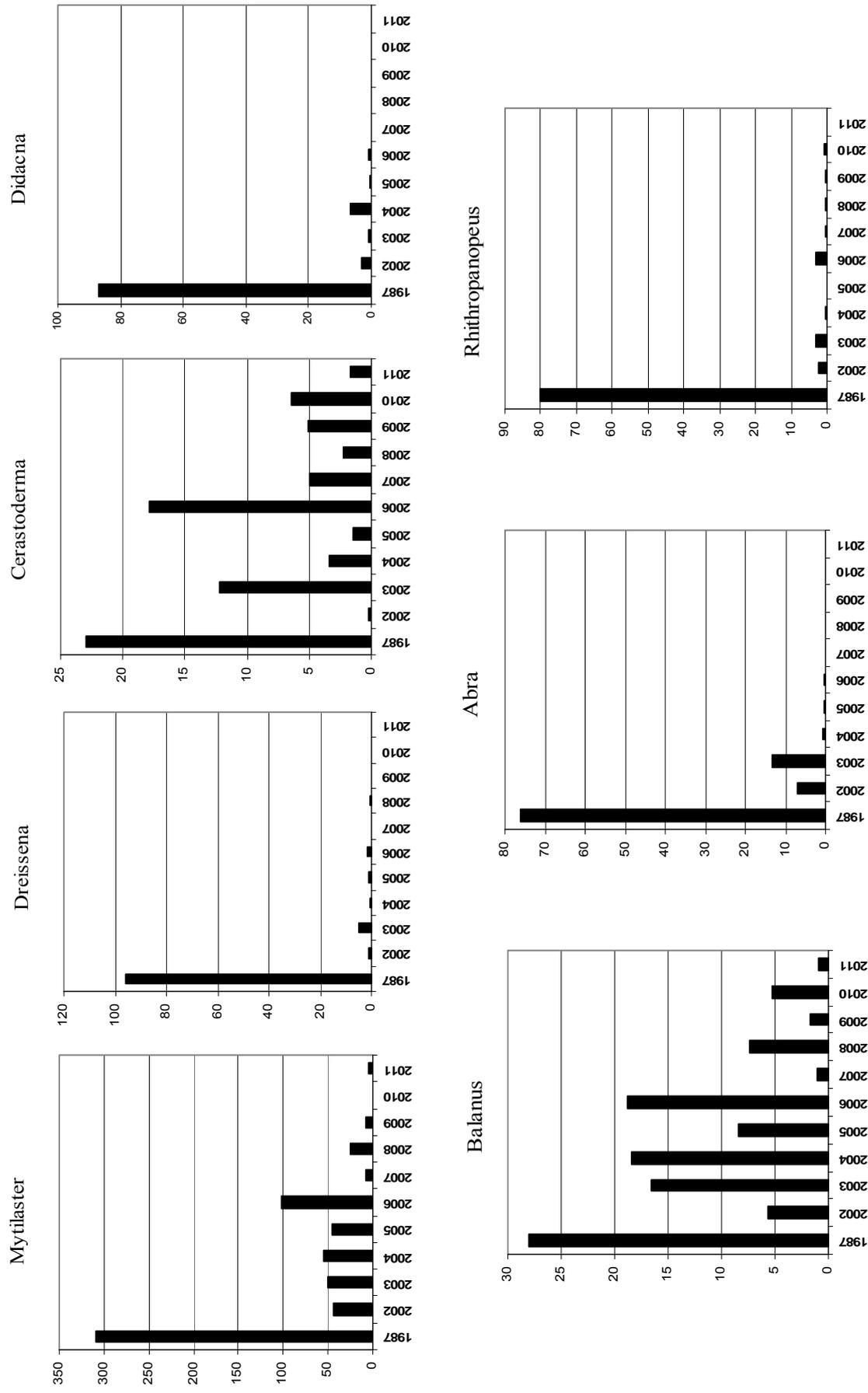


Рис. 5. Динамика биомассы донных организмов, имеющих пелагические личинки, в Южном Каспии (1987 г. – Карпинский И.Г., 2002–2011 – данные АзербНИИХ).

Развитие гребневика сопровождается воздействием не только на биоту моря, но также и на абиотические процессы: например, ускоряется круговорот биогенных веществ в водоёме. После вселения мнемипсиса в эвфотическом слое Среднего и Южного Каспия значительно снизилось содержание минеральных форм азота и фосфора: в 3–10 раз. На фоне пониженных концентраций биогенных элементов в фитопланктоне возросла роль мелкоклеточных водорослей и снизилось значение крупноклеточной *Rhizosolenia calcar-avis* в Среднем Каспии в 13.5 раз, в Южном Каспии – в 18.6 раз, доминанты планктонного сообщества в течение многих десятилетий в Каспийском море. С другой стороны в результате вселения гребневика существенно возросло видовое разнообразие фитопланктона в Среднем и, особенно в Южном Каспии [Ардабьева и др., 2005], связанное с отсутствием потребителей.

Массовое развитие мнемипсиса привело к экологическим изменениям и в донной среде. В результате отмирания больших количеств гребневика отмечается заиливание донной поверхности на больших пространствах моря [Камакин и др., 2006], что приводит к смене видового состава бентофауны, биоценоз организмов-фильтраторов (моллюски и усоногие раки) сменяется биоценозом червей и ракообразных [Zarbaliyeva, Akhundov, Najiyev 2011]. Имеются данные об изменении оптической плотности воды в море из-за массового развития мнемипсиса, не исключается, что ослабление реакции килек на свет связано с изменением оптики моря [Карпюк и др., 2006].

В ихтиофауне Прикуринского района моря в конце XX в. также были обнаружены вселенцы, ранее неизвестные в пределах найденного ареала.

Карась – *Carassius carassius* (Linnaeus) был завезён в рыбоводные хозяйства Азербайджана вместе с

посадочным материалом карповых пород рыб в начале 1980-х гг., а затем попал в р. Кура, где до тех пор отсутствовал [Казанчеев, 1981]. Являясь оседлой рыбой, он за короткий промежуток времени освоил ареал нижнего течения р. Кура и вошёл в промысел, в начале 2000-х гг. уловы карася колебались от 11.3 до 20.15 т. Однако в последние годы уловы упали до 4.3–5.4 т, что может быть связано с воздействием другого вселенца – трёхиглой колюшки.

Трёхиглая колюшка – *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus впервые была обнаружена в Дивичинском лимане в 1982 г. (западный берег Среднего Каспия) [Кулиев, 2003]. Будучи хищником, она может истреблять большое количество молодых промысловых видов рыб, нанося значительный урон нерестово-выростным хозяйствам и местной ихтиофауне. В декабре 2006 г. трёхиглая колюшка была обловлена волокушей в нижнем течении р. Кура в количестве 78 экз.: 43 экземпляра были вскрыты для определения пола, из них 53.5% были самцами, остальные – самки. Гонады самок находились в четвёртой стадии зрелости, количество икринок – от 528 до 1133 штук, заражённость полостными паразитами – круглыми червями – 100%. Пустые пищеварительные тракты имели 80% рыб. В других была переваренная рыбная пища. Трёхиглая колюшка быстро размножающаяся рыба, так в 1986 г. в Красноводском заливе был найден её единственный экземпляр, на следующий год её количество в улове составило около 500 экз. [Бердыев, 1987]. Анализ видового состава уловов волокуши в р. Кура в 2007 г. показал, что в уловах доминировала трёхиглая колюшка, составившая 37.9%.

Известно, что трёхиглая колюшка имеет локальные популяции, обнаруживающие значительную изменчивость [Потапова, 1972]. По одному из меристических признаков –

числу боковых пластинок на теле колюшки, выловленные рыбы, имевшие от 18 до 25 пластинок, относились к форме *semiararmatus*, у которой количество боковых пластинок колеблется от 9 до 27. Вселение трёхиглой колюшки в акваторию нижней Куры следует рассматривать как отрицательное явление, так как, питаясь икрой и личинками промысловых рыб [Никольский, 1971], она заметно воздействует на эффективность их нереста.

Таким образом, к существующим отрицательным факторам влияния на численность промысловых рыб р. Кура добавился ещё один, наносящий вред местной фауне, отрицательно воздействуя как на экосистему Куры, так и на рыбохозяйственную деятельность в Прикуринском районе Каспийского моря.

Выводы

Анализ многолетних материалов по динамике биологических параметров донных и пелагических сообществ Каспийского моря показывает, что при любых климатических и особенно антропогенных воздействиях в этих сообществах возникает тенденция постепенного вытеснения автохтонной фауны средиземноморскими вселенцами, поэтому необходимы меры по предотвращению попадания извне новых видов беспозвоночных с балластными водами, в обрастаниях судов и т. д.

Помня, что разнообразие жизненных форм должно считаться национальным и интернациональным сокровищем [Одум, 1975], необходимо предпринять природоохранные мероприятия для сохранения биоразнообразия местной каспийской фауны, которая создавалась в процессе многовековой эволюции.

Мониторинг фауны беспозвоночных в азербайджанском секторе Каспия, контроль за инвазивными видами проводится Азербайджанским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства в рамках Тегеранской

конвенции по защите морской среды Каспийского моря с целью выявления и принятия своевременных мер по защите, сохранению, восстановлению, а также устойчивому и рациональному использованию биологических ресурсов Каспийского моря.

Стабилизации в популяциях вселенцев не отмечено, о чём свидетельствуют незатухающие колебания биологических параметров.

Литература

Абдуллаева Н.М., Касимов А.М., Тимохина Н.В. Гидрохимическая и гидробиологическая характеристики западной части Южного Каспия // В сб.: Гидробиологические и ихтиологические исследования в Азербайджане / Под ред. Ф.Г. Касимова. Баку: Элм, 1983. С. 8–9.

Ардабьева А.Г., Татаринцева Е.А., Терлецкая О.В., Морозюк В.В. Фитопланктон Каспийского моря в 2004 г. // В сб.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2004 г. / Под ред. М.И. Карпока. Астрахань: КаспНИРХ, 2005. С. 100–120.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря / Под ред. Я.А. Бирштейна, Л.Г. Виноградова, Н.Н. Кондакова, М.С. Кун, Т.В. Астаховой, Н.Н. Романовой. М.: Пищевая пром-сть, 1968. 415 с.

Бердыев Б.Р. Интересная находка // Рыбное хозяйство. 1987. № 12. С. 54.

Броцкая В.А., Неценгевич М.Р. Распространение *Mytilaster lineatus* в Каспийском море // Зоол. журнал. 1941. Т. 20, вып.1. С. 79–99.

Джалилов А.Г. Веслоногие ракообразные Южного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1999. 21 с. (на азерб. языке).

Забержинская Э.Б. Кормовая база рыб Южного Каспия // В сб.: Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов. Краткие тезисы научн. докл. / Под ред. В.С. Гарицкого. Астрахань: ЦНИОРХ, 1986. С. 90–91.

- Зарбалиева Т.С. Закономерности питания молоди осетровых в Каспийском море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1975. С. 30.
- Зарбалиева Т.С. Значение акклиматизантов в питании осетровых Каспийского моря // В сб.: Итоги и перспективы акклиматизации рыб и б/п в водоёмах СССР. Тезисы докл. Всесоюз. конференции. М., 1980. С. 83–86.
- Зарбалиева Т.С. Материалы по питанию кутума у западного побережья Южного Каспия // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 2. С. 347–350.
- Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Гаджиев Р.В. Биология вселенца *Mnemiopsis leidyi* в экосистеме западного шельфа Среднего и Южного Каспия / Тр. Азербайджанского Национального комитета «Человек и биосфера» (МаВ, ЮНЕСКО). Экологическая цивилизация, устойчивое развитие, окружающая среда. Баку, 2010. Т. 6, С. 90–101.
- Зарбалиева Т.С., Гаджиев Р.В., Ахундов М.М., Гасанов Н.Г., Мурадова И.Т. Характеристика питания килек на акватории западного побережья Среднего и Южного Каспия в новых экологических условиях // В сб.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии / Под ред. М.И. Карпюка. Астрахань: КаспНИРХ, 2006. С. 157–164.
- Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала. // Рыбное хозяйство СССР. 1934. № 3. С. 38–40.
- Инструкция для сбора и первичной обработки бентоса. М.; Л.: Пищепромиздат, 1939. 27 с.
- Инструкция по сбору и обработке проб планктона. М.: ВНИРО, 1977. 72 с.
- Казанчеев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Лёгкая и пищевая пром-сть, 1981, 167 с.
- Камакин А.М., Досаев Ф.Г., Ушивцев В.Б., Чиженкова О.А. Подводные исследования на Каспии, их развитие и перспективы // Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне / Под ред. М.И. Карпюка. Астрахань: КаспНИРХ, 2006. С. 119–128.
- Карпинский М.Г. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. М.: ВНИРО, 2002. 283 с.
- Карпюк М.И., Катунин Д.Н., Абдусаматов А.С., Сокольский А.Ф., Камакин А.М., Воробьёв А.А., Усаева Ю.К., Абдулмеджидов А.А., Хайбулаев Г.А., Проскурина В.В., Лисицкая И.А., Шелкунов И.С., Артёмова А.В., Сорокина Н.С. Оценка влияния *Mnemiopsis leidyi* на биоту Каспийского моря и разработка мер по сокращению его численности // Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне. Астрахань, 2006. С. 38–51.
- Касимов А.М. Сравнительная характеристика бентоса средней и южной частей Каспийского моря // Тез. докл. научно-практич. конф «Рациональные основы ведения осетрового хозяйства». Волгоград, 1981. С. 106–107.
- Куделина Е.Н. Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменения в период падения уровня моря / Тр. ВНИРО. М., 1959. Т. 38, вып. 1. С. 204–240.
- Кулиев З.М. Новый вид рыб в Каспийском море // Материалы 1 съезда зоологов Азербайджана / Под ред. М.А. Мусаева. Баку: Элм., 2003. С. 367–369.
- Курашова Е.К., Абдуллаева Н.М. *Acartia clausi* (Calanoida, Acartiidae) в Каспийском море // Зоол. журнал. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 931–933.
- Курашова Е.К., Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л., Тарасова Л.И. Состояние зоопланктона в Каспийском море в период интенсивного развития гребневика *Mnemiopsis* sp. // В сб.:

- Рыбохозяйственные исследования на Каспии / Под ред. М.И. Карпюка. Астрахань: КаспНИРХ, 2002. С. 86–96.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Тип Моллюски // В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая пром-сть, 1968. С. 308–338.
- Махмудов А.М. О калорийности зообентоса Среднего и Южного Каспия // Гидробиологический журнал. 1966. № 2. С. 31–36.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Под ред. Е.В. Борущкого. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 470 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740с.
- Полянинова А.А., Ардабьева А.Г. и др. Оценка кормовой продуктивности и питания промысловых рыб в Каспийском море в 1999 г. // В сб.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии / Под ред. В.П. Иванова. Астрахань: КаспНИРХ, 2000. С. 80–93.
- Потапова Т.Л. Внутривидовая изменчивость трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 1 (72). С. 25–40.
- Рзаев З.А., Зарбалиева Т.С. Питание кутума *Rutilus frisii kutum* (Кам.) у западного побережья Среднего Каспия // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 6 (65). С. 1124–1126.
- Романова Н.Н. Распределение бентоса в Среднем и Южном Каспии // Зоол. журнал. 1960. Т. 39, вып. 6. С. 811–825.
- Романова Н.Н. Методические указания по изучению бентоса южных морей СССР. М.: ВНИРО, 1983. 13 с.
- Романова Н.Н. Характеристика видового состава бентоса Среднего и Южного Каспия // Каспийское море: Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука, 1985. С. 120–167.
- Романова Н.Н., Осадчих В.Ф. Современное состояние зообентоса Каспийского моря // В сб.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия / Под ред. Л.А. Зенкевича. М.: Наука, 1965. С. 138–165.
- Тарвердиева М.И. Роль акклиматизированных организмов в питании осетра и севрюги Каспийского моря в 1962 г. // В сб.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия / Под ред. Л.А. Зенкевича. М.: Наука, 1965. С. 234–256.
- Тиненкова Д.Х., Баранова Е.Л. Состояние зоопланктона Среднего и Южного Каспия в современных условиях // В сб.: Биологические ресурсы Каспийского моря / Под ред. Ю.Н. Новоселецкой. Тезисы докладов 1-й Междунар. конференции. Астрахань, 1992. С. 422–424.
- Ткачёв Г.В. Состояние кормовой базы бентосоядных рыб Южного Каспия летом 1966 г. // Тр. ЦНИОРХ. М., 1972. Т. 4. С. 123–129.
- Фондеркина Т.С. Характеристика бентоса Среднего Каспия, август 1990–1991 // Биологические ресурсы Каспийского моря. Тез. докл. 1-й Междунар. конф. Астрахань, 1992. С. 444–445.
- Шорыгин А.А., Карпевич А.Ф. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоёма. Крымиздат, 1948. 107с.
- Эпштейн Б.М. Донная фауна и питание молоди промысловых рыб Куринско-Каспийского района моря / Тр. АзербНИРЛ. М., 1964. Т. 4, вып. 1. С. 99–166.
- Эпштейн Б.М. Краб в Среднем и Южном Каспии / Тр. ЦНИОРХ. М., 1971. Т. 3. С. 345–354.
- Яблонская Е.А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море // В сб.: Акклиматизация nereis в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. С. 285–351.

- Kideys A.E., Kuliyeв Z., Cafarov F., Zarbaliyeva T. Monitoring *Mnemiopsis* in the Caspian water of Azerbaijan. Baku, 2001. 13 p.
- Kideys A.E., Shiganova T.A. Methodology for the *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea / Caspian Environment Programme (CEP). Baku, 2001.
- Zaitsev Y., Ozturk B. Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Istanbul, 2001. P. 113–117.
- Zarbaliyeva T.S., Akhundov M.M., Hadjiyev R.V. Stable Biocenosis of Benthos at the West Coast of South Caspian Sea Region and Area of its Distribution // Proceedings of the «Man and Biosphere» (MaB, UNESCO) Azerbaijan National Committee. Baku, 2011. V. 7. P. 127–144.
- Zarbaliyeva T.S., Akhundov M.M., Hadjiyev R.V. Invading species in the zooplankton community of the Middle and Southern Caspian // Proceedings of the «Man and Biosphere» (MaB, UNESCO) Azerbaijan National Committee. Baku, 2012. V. 8. P. 135–142.

INFLUENCE OF INVASIVE SPECIES ON THE CASPIAN SEA ABORIGINAL FAUNA IN AZERBAIJAN COASTAL WATERS

© 2016 Zarbaliyeva T.S.^{2*}, Akhundov M.M.², Kasimov A.M.¹,
Nadirov S.N.², Huseynova G.G.²

¹ Ministry of Ecology and Natural Resources of Republic of Azerbaijan,
Department for Reproduction and Protection of Aquatic Bioresources, 50, H.Aliyev ave, Baku

² Azerbaijan Fisheries Research Institute, 16, Demirchizadeh str., Baku

E-mail: * zarbaliyeva_t@yahoo.com

The results of influence of Mediterranean invaders on aboriginal fauna of the Caspian Sea are shown. The materials about the changes, which are taking place in pelagic and seabed ecosystems, and also in the ichthyofauna of the Middle and Southern Caspian Sea, regarding their quantity and specific composition are presented.

Key words: invaders, influence, zooplankton, zoobenthos, ichthyofauna, biological control.

КОЛОНИАЛЬНАЯ АСЦИДИЯ *DIDEMNUM VEXILLUM* КОТТ, 2002 – ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2016 Звягинцев А.Ю.^{1*}, Санамян К.Э.^{2**}, Туранов С.В.^{1,4***},
Картавцев Ю.Ф.^{1,3}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук

² Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии наук

³ Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690059

⁴ Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, 690087

E-mail: * ayzvyagin@gmail.com, ** ascidiacea@sanamyan.com, *** strucoal@mail.ru

Поступила в редакцию 02.08.2014

В ноябре 2013 г. в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря) в обрастании экспериментальной установки по выращиванию тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* обнаружены массовые поселения колониальной асцидии, ранее не встреченной в зал. Петра Великого. Таксономическая идентификация колониальных асцидий представляет собой большую сложность, и часто морфологические и генетические методы определения видов не дают желаемого результата. Использование в данной работе молекулярно-филогенетических методов указывает на принадлежность последовательностей нуклеотидов, полученных от трёх колоний асцидий из зал. Восток, к инвазионному виду *Didemnum vexillum* Kott, 2002. Этот вид известен как инвазионный на мидиевых и устричных плантациях в разных районах Мирового океана в разные годы.

Ключевые слова: асцидия, *Didemnum vexillum*, биоинвазия, чужеродный вид, залив Восток, филогенетический анализ, гаплотипы, COI.

Введение

Антропогенное расселение видов (биологические инвазии) происходит со времён неолита вследствие снятия географических и экологических барьеров, сдерживающих естественное распространение. В ноябре 2013 г. в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря) в обрастании экспериментальной установки по выращиванию тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* обнаружены массовые поселения колониальной асцидии семейства Didemnidae. Таксономическая идентификация дидемнид представляет собой большую сложность в методологическом отношении (очень мелкие зоиды, у которых не всегда

можно исследовать необходимые для определения признаки). В плане систематики, род *Didemnum* объединяет более 200 валидных видов, различия между которыми не всегда чёткие.

Собранные в зал. Восток колонии представляли собой мясистые мягкие массы неправильной формы с дольчатыми выростами бежевого цвета. Мелкие зоиды расположены в поверхностном слое туники, где они образуют плотно организованные небольшие системы овальной или неправильной формы. Зоиды в исследованных колониях были стерильны (не содержали гонад, которые служат важнейшим признаком для определения дидемнид). Однако



Рис. 1. Внешний вид колониальной асцидии *Didemnum vexillum* Kott, 2002 в обрастании установок для культивирования мидии в зал. Восток Японского моря.

колонии подобной формы имеют очень немногие виды дидемнид, одним из которых является *Didemnum vexillum* Kott, 2002 (рис. 1). В колониях также были найдены личинки; их строение соответствует строению личинок названного вида. Этот вид в последние годы известен как инвазионный вид на мидиевых и устричных плантациях в разных районах Мирового океана. История его изучения весьма интересна. Впервые большая вспышка численности и рост биомассы колониальной дидемниды, предварительно определённой как *D. lutarium*, были зафиксированы в августе 2000 г. в Массачусетсе [см. Lambert, 2009]. Затем, в 2001 г. подобная вспышка тогда ещё неизвестной дидемниды была зафиксирована в Новой Зеландии, в гавани Whangamata. Внезапность появления, скорость роста и размеры колоний, которые быстро обрастали доступный субстрат, были настолько впечатляющими, что вид получил английское название Whangamata Monster. С самого начала было сделано предположение, что вид является вселенцем в Новую Зеландию. В 2002 г. он был формально описан Kott [2002] как новый под названием *Didemnum vexillum*. Kott [2002] не считала этот вид

инородным вселенцем в Новую Зеландию, так как не было никаких свидетельств, подтверждающих этот факт, а мелководная фауна дидемнид этого региона плохо известна. Подобные вспышки численности и морфологически сходные колонии были зафиксированы и во многих других регионах (включая Европу, США, Британскую Колумбию, Японию). Впоследствии Lambert [2009] опубликовала большой обзор, где показала, что во всех подобных случаях под разными названиями фигурировал один и тот же вид – *D. vexillum*. Это было показано как на морфологическом, так и на генетическом уровнях. Lambert [2009] считает, что, скорее всего, вид происходит из вод Японии, откуда он и был распространён в другие регионы мира.

Целью настоящей работы было уточнение с помощью молекулярно-генетического анализа видовой принадлежности обнаруженной авторами асцидии.

Материал и методы

Образцы ткани колониальной асцидии были собраны из трёх точек на установках марикультуры в акватории зал. Восток (табл. 1) и зафиксированы

Таблица 1. Информация о материале, задействованном в настоящей работе

№	Видовое название	Номер образца / гаплотипа	Номер доступа в Genbank (NCBI)	Номер гаплотипа в настоящей работе / филогенетический кластер	Место сбора образца	Источник
1	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_736	EU419401	Нар 1/B	Ise Bay, Japan 1 (34°54'N, 136°36'E)	Stefaniak et al., 2009
2	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_715	EU419402	Нар 1/B	Coast Guard floats, Newcastle, NH 1 (43°04.3'N, 70°42.6'W)	Stefaniak et al., 2009
3	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_694	EU419403	Нар 1/B	Floats, Concarneau, France 1 (47°52.2'N, 3°54.9'W)	Stefaniak et al., 2009
4	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_742	EU419405	Нар 1/B	Mussel lines, South Island, New Zealand 1 (41°16.1'S, 174°0.2'E)	Stefaniak et al., 2009
5	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_689	EU419409	Нар 1/B	Floats, Le Havre, France 1 (49°29.3'N, 0°5.6'E)	Stefaniak et al., 2009
6	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_714	EU419410	Нар 1/B	Sandwich tide pool, MA 2 (41°46.4'N, 70°29.4'W)	Stefaniak et al., 2009
7	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_716	EU419411	Нар 1/B	Coast Guard floats, Newcastle, NH 2 (43°04.3'N, 70°42.6'W)	Stefaniak et al., 2009
8	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_731	EU419414	Нар 1/B	Spuds Marina floats, Bodega Bay, CA 1 (38°19.8'N, 123°03.5'W)	Stefaniak et al., 2009
9	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_697	EU419415	Нар 1/B	The Netherlands 1 (51°44.4'N, 3°49.9'E)	Stefaniak et al., 2009
10	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_698	EU419416	Нар 1/B	Malahide Harbor floats, Dublin, Ireland 1 (53°26'N, 6°9'W)	Stefaniak et al., 2009
11	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_700	EU419417	Нар 1/B	Georges Bank 6 (41°59.3'N, 67°20.9'W)	Stefaniak et al., 2009
12	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_718	EU419418	Нар 1/B	Ocean Pt., Boothbay, ME 1 (43°48.9'N, 69°35.8'W)	Stefaniak et al., 2009
13	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_723	EU419419	Нар 1/B	Taylor Shellfish lines, Dabob Bay, WA 1 (47°49.1'N, 122°49.5'W)	Stefaniak et al., 2009
14	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_724	EU419420	Нар 1/B	Taylor Shellfish lines, Dabob Bay, WA 1 (47°49.1'N, 122°49.5'W)	Stefaniak et al., 2009
15	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_743	EU419421	Нар 1/B	Pilings, South Island, New Zealand 2 (41°16'S, 174°00'E)	Stefaniak et al., 2009
16	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_732	EU419422	Нар 2/B	Spuds Marina floats, Bodega Bay, CA 2 (38°19.8'N, 123°03.5'W)	Stefaniak et al., 2009
17	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_692	EU419423	Нар 3/B	Floats, Brest, France 1 (48°23.4'N, 4°25.5'W)	Stefaniak et al., 2009
18	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_693	EU419424	Нар 3/B	Floats, Brest, France 1 (48°23.4'N, 4°25.5'W)	Stefaniak et al., 2009
19	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_695	EU419425	Нар 1/B	Floats, Concarneau, France 2 (47°52.2'N, 3°54.9'W)	Stefaniak et al., 2009
20	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_690	EU419426	Нар 4/B	Floats, Le Havre, France 2 (49°29.3'N, 0°5.6'E)	Stefaniak et al., 2009
21	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_691	EU419427	Нар 4/B	Subtidal, Le Havre, France 3 (49°29.3'N, 0°5.6'E)	Stefaniak et al., 2009
22	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_744	EU419428	Нар 1/B	Pilings, Port Shakespeare, New Zealand 3 (41°16'S, 174°00'E)	Stefaniak et al., 2009
23	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_745	EU419429	Нар 2/B	Steel Mariner hull, New Zealand 4 (41°16.4'S, 174°00.4'E)	Stefaniak et al., 2009
24	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_696	EU419430	Нар 1/B	Floats, Perros-Guirec, France 1 (48°48.3'N, 3°26.5'W)	Stefaniak et al., 2009
25	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_730	EU419431	Нар 1/B	Cass Marina floats, Sausalito, CA 3 (37°51.8'N, 122°29.1'W)	Stefaniak et al., 2009

26	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_737	EU419434	Hap 3/B	Otsuchi Bay, Marine Lab, Japan 2 (39°21.2'N, 141°55.1'W)	Stefaniak et al., 2009
27	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_738	EU419435	Hap 3/B	Otsuchi Bay, Marine Lab, Japan 2 (39°21.2'N, 141°55.1'W)	Stefaniak et al., 2009
28	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_720	EU419436	Hap 4/B	Des Moines Marina, WA 1 (47°23.8'N, 122°19.8'W)	Stefaniak et al., 2009
29	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_725	EU419439	Hap 1/B	Taylor Shellfish lines, Totten Inlet, WA 1	Stefaniak et al., 2009
30	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_734	EU419441	Hap 3/B	Oyster farm, Cortes Island, BC, Canada 2 (49°12'N, 125°52'W)	Stefaniak et al., 2009
31	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_702	EU419442	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
32	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_703	EU419443	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
33	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_704	EU419444	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
34	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_705	EU419445	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
35	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_706	EU419446	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
36	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_707	EU419447	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
37	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_710	EU419449	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 1 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
38	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_699	EU419450	Hap 2/B	Georges Bank 5 (41°55.4'N, 67°17.6'W)	Stefaniak et al., 2009
39	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_719	EU419451	Hap 1/B	Marry Island, Damariscotta River, ME 1 (43°57.5'N, 69°34.6'W)	Stefaniak et al., 2009
40	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_717	EU419452	Hap 1/B	Mass. Maritime Academy floats 1 (41°44.9'N, 70°37.6'W)	Stefaniak et al., 2009
41	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_711	EU419453	Hap 1/B	Bushy Rock, Groton, CT 10 (41°18.9'N, 72°03.2'W)	Stefaniak et al., 2009
42	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_712	EU419454	Hap 1/B	Latimer Ledge, CT 1 (41°18.2'N, 71°54.6'W)	Stefaniak et al., 2009
43	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_713	EU419455	Hap 1/B	Latimer Ledge, CT 1 (41°18.2'N, 71°54.6'W)	Stefaniak et al., 2009
44	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_739	EU419457	Hap 4/B	Asamushi, Japan 1 (40°53.5'N, 140°51.6'E)	Stefaniak et al., 2009
45	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_740	EU419458	Hap 5/B	Asamushi, Japan 1 (40°53.5'N, 140°51.6'E)	Stefaniak et al., 2009
46	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH_UROCH_741	EU419459	Hap 6/B	Asamushi, Japan 1 (40°53.5'N, 140°51.6'E)	Stefaniak et al., 2009
47	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.763	EU742662	Hap 1/B	Transect 6, Appledore Island, ME 1 (42°59.4'N, 70°37.1'W)	Stefaniak et al., 2009
48	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.752	EU742664	Hap 2/B	Georges Bank DLWR 05008 sta. 508108 (41°57.7'N, 67°25.6'W)	Stefaniak et al., 2009
49	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.755	EU742666	Hap 3/B	Georges Bank 10 (41°55.5'N, 67°31.0'W)	Stefaniak et al., 2009
50	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.756	EU742667	Hap 1/B	Asamushi, Japan 4 (40°53.5'N, 140°51.6'E)	Stefaniak et al., 2009
51	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.757	EU742668	Hap 7/A	Misaki MBS dock, Japan 1 (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Stefaniak et al., 2009
52	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.758	EU742669	Hap 8/A	Misaki MBS dock, Japan 1 (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Stefaniak et al., 2009
53	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.759	EU742670	Hap 7/A	Misaki MBS dock, Japan 1 (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Stefaniak et al., 2009
54	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.760	EU742671	Hap 7/A	Misaki MBS dock, Japan 1 (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Stefaniak et al., 2009
55	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.761	EU742672	Hap 7/A	Misaki MBS dock, Japan 1 (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Stefaniak et al., 2009
56	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.762	EU742673	Hap 7/A	Misaki MBS dock, Japan 1 (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Stefaniak et al., 2009
57	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.767	EU742674	Hap 1/B	Millstone Powerplant quarry, Niantic, CT 4 (41°18.4'N, 72°09.9'W)	Stefaniak et al., 2009
58	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.765	EU742676	Hap 1/B	Wharf Piles, Port Nelson, New Zealand 1 (41°15.5'S, 173°16.6'E)	Stefaniak et al., 2009

59	<i>Didemnum vexillum</i>	RMNH.UROCH.766	EU742677	Hap 1/B	Picton, New Zealand A (41°17.1'S, 174°0.5'E)	Stefaniak et al., 2009
60	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_2	JF738057	Hap 4/B	Shizugawa Bay, Japan (38°38.4'N, 141°27.2'E)	Smith et al., 2012
61	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Ise Bay, Japan (34°29.0'N, 136°52.3'E)	Smith et al., 2012
62	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Shizugawa Bay, Japan (38°38.4'N, 141°27.2'E)	Smith et al., 2012
63	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Marlborough Sounds, NZ (41°08.4'S, 173°59.11'E)	Smith et al., 2012
64	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Wellington, NZ (41°17.0'S, 174°46.4'E)	Smith et al., 2012
65	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Nelson, NZ (41°15.2'S, 173°16.3'E)	Smith et al., 2012
66	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Whangamata Harbour, NZ (37°12.0'S, 175°52.4'E)	Smith et al., 2012
67	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_3	JF738058	Hap 1/B	Lyttelton, NZ (43°36.2'S, 172°43.0'E)	Smith et al., 2012
68	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_5	JF738059	Hap 3/B	Shizugawa Bay, Japan (38°38.4'N, 141°27.2'E)	Smith et al., 2012
69	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_5	JF738059	Hap 3/B	Marlborough Sounds, NZ (41°08.4'S, 173°59.11'E)	Smith et al., 2012
70	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_6	JF738060	Hap 3/B	Shizugawa Bay, Japan (38°38.4'N, 141°27.2'E)	Smith et al., 2012
71	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_9	JF738061	Hap 7/A	Sagami Bay, Japan (35°09.3'N, 139°36.4'W)	Smith et al., 2012
72	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_10	JF738062	Hap 8/A	Sagami Bay, Japan (35°09.3'N, 139°36.4'W)	Smith et al., 2012
73	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_11	JF738063	Hap 9/A	Izu Peninsula, Japan (34°39.6'N, 138°56.2'W)	Smith et al., 2012
74	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_12	JF738064	Hap 10/A	Izu Peninsula, Japan (34°39.6'N, 138°56.2'W)	Smith et al., 2012
75	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_13	JF738065	Hap 11/A	Ise Bay, Japan (34°29.0'N, 136°52.3'E)	Smith et al., 2012
76	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_14	JF738066	Hap 12/A	Sagami Bay, Japan (35°09.5'N, 139°36.7'W)	Smith et al., 2012
77	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_14	JF738066	Hap 12/A	Izu Peninsula, Japan (34°39.6'N, 138°56.2'W)	Smith et al., 2012
78	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_15	JF738067	Hap 13/A	Izu Peninsula, Japan (34°39.6'N, 138°56.2'W)	Smith et al., 2012
79	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_16	JF738068	Hap 14/A	Shizugawa Bay, Japan (38°38.4'N, 141°27.2'E)	Smith et al., 2012
80	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_17	JF738069	Hap 15/A	Ise Bay, Japan (34°29.0'N, 136°52.3'E)	Smith et al., 2012
81	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_1	JQ663509	Hap 16/B	Bigelow Lab, Boothbay harbor dock, ME 1 (43°50.4'N, 69°38.9'W)	Stefaniak et al., 2012
82	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_1	JQ663509	Hap 16/B	Darling Marine Lab dock, ME 10 (43°56.1'N, 69°34.9'W)	Stefaniak et al., 2012
83	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_7	JQ663510	Hap 5/B	Asamushi MRC rocks, Japan 6 (40°54.172'N, 140°51.318'E)	Stefaniak et al., 2012
84	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_8	JQ663511	Hap 6/B	Usujiri Fisheries Station, Japan 3 (41°56.155'N, 140°56.887'E)	Stefaniak et al., 2012
85	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_18	JQ663512	Hap 17/A	Asamushi MRC rocks, Japan 3 (40°54.172'N, 140°51.318'E)	Stefaniak et al., 2012
86	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_19	JQ663513	Hap 18/A	Asamushi MRC rocks, Japan 3 (40°54.172'N, 140°51.318'E)	Stefaniak et al., 2012
87	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_20	JQ663514	Hap 19/A	Misaki MBS float 2, Japan 3 (35°09.456'N, 139°36.728'E)	Stefaniak et al., 2012
88	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_21	JQ663515	Hap 8/A	Misaki Marine Lab dock, Japan 1 (35°09.456'N, 139°36.728'E)	Stefaniak et al., 2012
89	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_22	JQ663516	Hap 20/B	Usujiri Fisheries Station, Japan 2 (41°56.155'N, 140°56.887'E)	Stefaniak et al., 2012
90	<i>Didemnum vexillum</i>	haplotype_23	JQ663517	Hap 21/C	Usujiri Fisheries Station, Japan 8 (41°56.155'N, 140°56.887'E)	Stefaniak et al., 2012
91	<i>Didemnum vexillum</i>	DVII	KM036505	Hap 3/B	Японское море, залив Восток, бухта Тихая заводь (42°53.625'N, 132°43.701'E)	Оригинальные данные

92	<i>Didemnum vexillum</i>	DVI2	KM036506	Нар 3/В	Японское море, залив Восток, бухта Тихая заводь (42°53.625'N, 132°43.701'E)	Оригинальные данные
93	<i>Didemnum vexillum</i>	DVI3	KM036507	Нар 22/В	Японское море, залив Восток, бухта Тихая заводь (42°53.625'N, 132°43.701'E)	Оригинальные данные
94	<i>Didemnum</i> sp.	RMNH.UROCH.747	EU419407	-	Subtidal, Doubtful Sound, New Zealand (45°16.8'S, 169°00'E)	Stefaniak et al., 2009
95	<i>Didemnum</i> sp.	RMNH.UROCH.748	EU419408	-	Subtidal, Doubtful Sound, New Zealand (45°16.8'S, 169°00'E)	Stefaniak et al., 2009
96	<i>Didemnum albidum</i>	RMNH.UROCH.750	EU419432	-	Georges Bank, USA (42°07.1'N, 66°44.8'W)	Stefaniak et al., 2009
97	<i>Didemnum albidum</i>	RMNH.UROCH.751	EU419456	-	Georges Bank, USA (42°07.1'N, 66°44.8'W)	Stefaniak et al., 2009
98	<i>Didemnum psammathodes</i>	RMNH.UROCH.746	EU742661	-	Bocas del Toro, Panama (9°21'N, 82°12'W)	Stefaniak et al., 2009
99	<i>Didemnum psammathodes</i>	strain_sri1	JN624758	-	-	GeneBank, NCBI

Таблица 2. Значения дивергенции (K2P, %) между последовательностями нуклеотидов гена *Co-1* асцидий рода *Didemnum* в группах сравнения

Группа сравнения	Кластер А	Кластер В	Кластер С	<i>Didemnum albidum</i>	<i>Didemnum psammatode</i>
<i>D. vexillum</i> , кластер А	–				
<i>D. vexillum</i> , кластер В	4.31	–			
<i>D. vexillum</i> , кластер С	5.05	6.04	–		
<i>Didemnum albidum</i>	30.21	31.57	31.86	–	
<i>Didemnum psammatode</i>	10.47	11.28	11.61	32.35	–
<i>Didemnum sp.</i>	16.42	17.11	17.61	33.10	19.97

в 95%-м этиловом спирте. Тотальная ДНК была выделена из образцов посредством высокотемпературного щелочного лизиса [Montero-Pau et al., 2008]. Полимеразная цепная реакция (ПЦР) для амплификации фрагмента митохондриального гена *Co-1* была получена в реакционной смеси объемом 10 мкл. В её состав входили 6.4 мкл деионизированной H₂O, 0.5 мкл 10 мкМ смеси динуклеотидтрифосфатов (dNTPs), 1 мкл 10× ПЦР буфера (Evrogen), 0.4 мкл 50 мкМ MgCl₂, 0.3 мкл 10 мкМ раствора прямого и обратного праймеров, 0.1 мкл Taq полимеразы (Evrogen), а также 1 мкл раствора тотальной ДНК из образцов тканей асцидий. Последовательности праймеров (Tun_forward, Tun_reverse2), необходимых для получения участка гена *Co-1*, а также температурный алгоритм ПЦР заимствованы из работы Stefaniak et al. [2009]. Проверка качества полученных фрагментов была выполнена посредством электрофореза в 1%-м агарозном геле (Helicon) с последующей экспозицией в растворе бромидистого этидия и визуализацией под ультрафиолетовым светом.

Секвенирование ампликонов было выполнено с применением набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems Inc.) и праймеров, задействованных при ПЦР. Капиллярный электрофорез фрагментов был проведён на базе секвенатора ABI Prism DNA sequencer в ИБМ ДВО РАН. Сборку консенсусных последовательностей проводили в программе ChromasPro 1.34 [ChromasPro,

2015]. Выравнивание, верификация рамки считывания и филогенетический анализ осуществлены с привлечением опубликованных ранее по теме работы последовательностей в программном пакете MEGA 5 [Tamura et al., 2011]. Номера доступа последовательностей, места сбора с координатами оригинальных и заимствованных из генного банка образцов приведены в таблице 1.

Филогенетический анализ был проведён на основе гаплотипов, полученных из совокупного набора последовательностей в программе DNASP v5.1 [Librado, Rozas, 2009]. В качестве внешней группы в анализ были добавлены 3 близких вида асцидий: *D. psammatode*, *D. sp.* и *D. albidum* (табл. 1). Консенсусное филогенетическое дерево ближайшего соседства (рис. 2) было получено из объединённого набора последовательностей на основе 1000 реплик бутстрепа и коррекции генетических расстояний по двухпараметрической модели Кимуры [Kimura, 1980], которая также была использована для расчёта значений дивергенции между группами сравнения (табл. 2).

Результаты и обсуждение

Длина полученных после выравнивания последовательностей (536 п.о.) оказалась несколько меньше стандартной длины участков гена *Co-1*, применяемых для идентификации *D. vexillum* (586 п.о.). Уменьшение количества анализируемых сайтов ожидаемо привело к уменьшению

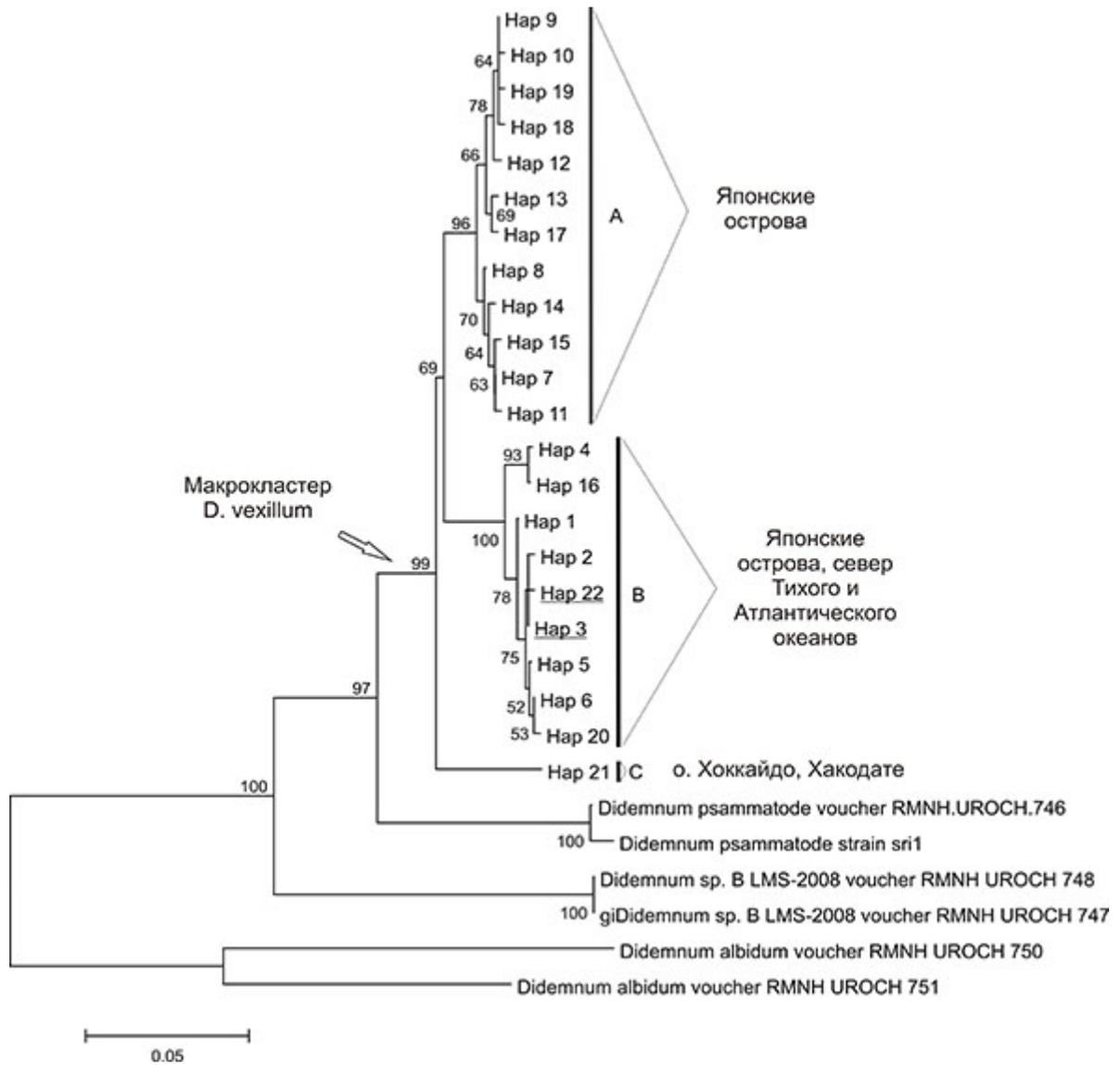


Рис. 2. Филогенетическое дерево ближайшего соседства представителей колониальных асцидий рода *Didemnum*, сконструированное на основе нуклеотидных последовательностей гена *Co-1*. Цифрами напротив узлов приведены оценки бутстреп-теста устойчивости топологии. В кластере В подчеркнуты названия гаплотипов, найденных при анализе оригинальной выборки. Слева внизу – масштаб для длин ветвей; указан в заменах нуклеотидов на позицию.

полиморфизма и, как следствие, количества гаплотипов. Согласно литературным данным, их количество при учёте всех накопленных к настоящему моменту последовательностей достигает 23. При этом максимальное нуклеотидное разнообразие и максимальное количество уникальных гаплотипов сконцентрировано в колониях асцидий из акватории Японских островов. Общее число гаплотипов, найденных нами, не превышает 22. Среди последовательностей,

полученных для образцов из изученной выборки в зал. Восток обнаружено 2 гаплотипа (табл. 1). Необходимо отметить, что в данной выборке нет уникальных гаплотипов *D. vexillum*, обычно выделяемых в пределах акваторий Японских островов.

Филогенетический анализ показывает (рис. 2), что гаплотипы *D. vexillum* выделяются в отдельный макрокластер, с подразделением на три самостоятельных кластера. Базальный (обозначен буквой С) представлен

уникальным гаплотипом из акватории близ Хакодате (юго-западная оконечность о. Хоккайдо). Кластер А содержит гаплотипы, в большинстве уникальные, также объединённые общей географической принадлежностью образцов – побережье Японских островов, как с тихоокеанской стороны, так и со стороны Японского моря. Кластер В объединяет географически наиболее широко распространённые гаплотипы, среди которых уникальными являются три: 16 (Бутбей Харбор), 20 (Хакодате) и 22 (залив Восток Японского моря). Оба гаплотипа из нашей выборки попадают в кластер В, показывая тем самым большую генетическую близость к широко распространённым гаплотипам *D. vexillum*.

Несмотря на сложную структуру внутривидовых отношений, вероятно, отражающую высокую изменчивость инвазионной колониальной асцидии, монофилетичность всех выявленных гаплотипов указывает на отношение их к одному таксону. Внутривидовая изменчивость, обусловленная дивергенцией по заменам нуклеотидов между группами А, В и С внутри макрокластера *D. vexillum* (4.31–6.04%), много меньше в сравнении со значениями дивергенции между последовательностями разных видов рода *Didemnum* (межвидовой диапазон составляет от 10.47 до 33.1%) (табл. 2). Всё это указывает на принадлежность последовательностей, полученных от трёх колоний асцидий из зал. Восток, к инвазионному виду *D. vexillum*. Таким образом, можно констатировать наличие на коллекторах марикультуры в зал. Восток Японского моря вида *D. vexillum*, однозначно идентифицированного при помощи молекулярно-генетического маркера – последовательности нуклеотидов гена *Co-1*.

Выделение трёх подкластеров в составе видового макрокластера *D. vexillum* – «классическая» структура внутривидовой филогении, выявляемой

на основе фрагмента митохондриального гена *Co-1* [Stefaniak et al., 2009; Smith et al., 2012; Stefaniak et al., 2012]. Данная особенность филогенетической структуры не является основанием к выделению новой таксономической группировки, но определяет отношения гаплотипов асцидии с разной способностью к расселению в новые биотопы. Так, предполагается, что кластер В (настоящей работы) состоит из наиболее приспособленных к инвазионности колоний [Smith et al., 2012]. В то же время анализ фрагментов ядерного генома не выявляет подобной подразделённости [Stefaniak et al., 2009, 2012], что оставляет открытым вопрос о молекулярных механизмах, способствующих успешному расселению и пластичности данной колониальной асцидии.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотруднику ИБМ ДВО РАН к. б. н. С.Л. Кондрашёву за предоставление материала – пробы колониальных асцидий с мидиевых установок в зал. Восток. Анализ ДНК-идентификации производился за счёт поддержки Дальневосточного Федерального Университета грантом РФ (соглашение № 14-50-00034). Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Федерального агентства научных организаций 15-И-6-012 по программе «Дальний Восток».

Литература

- ChromasPro version 1.7.7 Technelysium Pty Ltd, South Brisbane, Queensland, Australia. 2015 // (ChromasPro. <http://www.technelysium.com.au/chromas.html>). Проверено 29.03.2016.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // Journal of molecular evolution. 1980. V. 16. № 2. P. 111–120.
- Kott P. A complex didemnid ascidian from Whangamata, New Zealand // Journal of

- the Marine Biological Association of the UK. 2002. V. 82. № 4. P. 625–628.
- Lambert G. Adventures of a sea squirt sleuth: unraveling the identity of *Didemnum vexillum*, a global ascidian invader // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. № 1. P. 5–28.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
- Montero-Pau J., Gómez A., Muñoz J. Application of an inexpensive and high-throughput genomic DNA extraction method for the molecular ecology of zooplanktonic diapausing eggs // Limnology and Oceanography: Methods. 2008. V. 8. № 6. P. 218–222.
- Smith K.F., Stefaniak L., Saito Y., Gemmill C.E.C., Cary S.C., Fidler A. Increased inter-colony fusion rates are associated with reduced COI haplotype diversity in an invasive colonial ascidian *Didemnum vexillum* // PloS one. 2012. V. 7. № 1. P. e30473 // (<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0030473>). Проверено 29.03.2016.
- Stefaniak L., Lambert G., Gittenberger A., Zhang H., Lin S., Whitlatch R.B. Genetic conspecificity of worldwide populations of *Didemnum vexillum* Kott, 2002 // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. № 1. P. 29–44.
- Stefaniak L., Zhang H., Gittenberger A., Smith K., Holsinger K., Lin S., Whitlatch R.B. Determining the native region of the putatively invasive ascidian *Didemnum vexillum* Kott, 2002 // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2012. V. 422. P. 64–71.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. V. 28. № 10. P. 2731–2739.

**COLONIAL ASCIDIA
DIDEMNUM VEXILLUM KOTT, 2002
IS AN ALIEN SPECIES IN PETER
THE GREAT BAY (THE SEA OF JAPAN)**

© 2016 Zvyagintsev A.Yu.^{1*}, Sanamyan K.E.^{2**}, Turanov S.V.^{1,4***},
Kartavtsev Yu.F.^{1,3}

¹ Federal State Budgetary Establishment of Science, A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology of the Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences

² Kamchatka Affiliated Branch of the Federal State Budgetary Establishment of Science, the Pacific Ocean Institute of Geography of the Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences

³ Far-Eastern Federal University, Vladivostok, 690059

⁴ Far-Eastern State Technical Fishery University, Vladivostok, 690087

E-mail: * ayzvyagin@gmail.com, ** ascidiacea@sanamyan.com, *** strucoal@mail.ru

In November 2013 in Vostok Bay (Peter the Great Bay, the Sea of Japan), in the fouling of experimental installation of the *Mytilus trossulus* mussel culture, the mass settlements of colonial ascidia not previously observed in Peter the Great Bay were registered. The taxonomic identification of colonial ascidia is rather complicated, and frequently the morphological and genetic methods of the species determination don't give a clear result. The usage of molecular-phylogenetic methods allowed us to indicate the sequences of nucleotides obtained from 3 colonies of ascidia from the Vostok Bay as inherent to the invasive species *Didemnum vexillum* Kott, 2002. This species is known as an invader in aquaculture settlements of mussels and oysters in the various regions of the World Ocean in different years.

Key words: ascidia, *Didemnum vexillum*, bioinvasion, alien species, Vostok Bay, phylogenetic analysis, haplotypes, COI.

АНТОФИЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС ЧУЖЕРОДНОГО РАСТЕНИЯ НЕДОТРОГИ ЖЕЛЁЗКОНОСНОЙ *IMPATIENS GLANDULIFERA* ROYLE (MAGNOLIOPSIDA: BALSAMINACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ Г. ТОМСКА

© 2016 Конусова О.Л.*, Михайлова С.И., Прокопьев А.С.,
Акинина А.А., Островерхова Н.В.

Томский государственный университет, 634050, Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: * olga.konusova@mail.ru

Поступила в редакцию 02.10.2015

Недотрога желёзконосная *Impatiens glandulifera* Royle – агрессивное инвазионное растение гималайского происхождения, одним из факторов успеха которого во вторичном ареале служит высокая привлекательность для опылителей. В антофильном комплексе недотроги на территории г. Томска выявлено 38 видов насекомых, относящихся к отрядам Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera. Как по количеству видов (84% видового состава), так и по количеству экземпляров (99%) преобладают представители отряда Hymenoptera. Массовыми видами являются шмель полевой *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763), шмель садовый *B. hortorum* (Linnaeus, 1761), шмель дупловой *B. hypnorum* (Linnaeus, 1758), медоносная пчела *Apis mellifera* Linnaeus, 1758. Изучены некоторые особенности поведения насекомых на цветках недотроги. Исследована динамика обилия насекомых – посетителей недотроги различных экологических групп в многолетнем аспекте.

Ключевые слова: *Impatiens glandulifera* Royle, насекомые-опылители, экологические группы.

Введение

Инвазионные процессы в растительном покрове представляют собой существенную часть глобальных изменений биосферы. Недотрога желёзконосная *Impatiens glandulifera* Royle ныне широко известна как агрессивный чужеродный вид гималайского происхождения в умеренных областях Европы, в Азии, Северной Америке и Новой Зеландии [Виноградова и др., 2010]. К настоящему времени *I. glandulifera* зарегистрирована в 35 европейских странах, причём в 25 странах – уже как натурализовавшийся вид [Lambdon et al., 2008].

В ряде регионов это интенсивно размножающееся растение стало

серьёзной угрозой биоразнообразию сообществ высокотравья влажных местообитаний Центральной Европы [Миркин, Наумова, 2002]. В 1970-х гг. началась бурная экспансия недотроги в Средней России. На данный момент *I. glandulifera* широко распространена во всех областях Средней России [Виноградова и др., 2010]. Присутствие её отмечается в сильно фрагментированных лесных геосистемах [Гусев, 2012]. Вид включён в Чёрную книгу флоры Средней России; на Среднем Урале отнесён к группе агриофитов, то есть наиболее агрессивных заносных видов, расселяющихся по естественным местообитаниям [Третьякова, 2011]. На территории Сибири *I. glandulifera*

выращивается, вероятно, с 1960-х гг. Массовое одичание и выход за пределы культуры начались, по всей видимости, сравнительно недавно. К настоящему времени этот вид зарегистрирован вне культуры во многих областях юга Сибири – от Южного Зауралья до Прибайкалья и Забайкалья [Эбель, 2012; Эбель и др., 2014].

На территории Томской области это растение как эргазиофит (беглец из культуры) активно распространяется с 1980-х гг. и ныне встречается в пределах населённых пунктов [Михайлова и др., 2012; Конусова и др., 2014].

Изучение механизмов, обеспечивающих активность недотроги, а также мониторинг её расселения представляют собой важные вопросы не только для ботаников, но и для энтомологов. Одним из факторов успеха вида в новых местообитаниях является высокая продукция нектара и пыльцы, обеспечивающая привлекательность для опылителей [Миркин, 2001; Chittka, Schurkens, 2001]. Р. Stary и В. Tkalcu [1998] приводят для Центральной Европы список из девяти видов шмелей – посетителей недотроги, а G. Schmitz [1991] – список восьми видов насекомых различных отрядов. Исследования Р. Фельдмана в Центральной Европе [Feldmann, 1995] показали, что на недотроге доминирует шмель *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763) (77%), массовыми являются также виды *B. lucorum* (Linnaeus, 1761) (20%) и *B. pratorum* (Linnaeus, 1761). В ходе изучения репродуктивной биологии видов рода *Impatiens* на территории Западной Европы [Vervoort et al., 2011] было зарегистрировано 14 видов насекомых – посетителей недотроги желёзконосной из отрядов жесткокрылые (Coleoptera), кожистокрылые (Dermaptera), двукрылые (Diptera) и перепончатокрылые (Hymenoptera). При этом довольно высокой в комплексе посетителей *I. glandulifera* оказалась доля мух-журчалок (Diptera, Syrphidae). В качестве важнейших опылителей

отмечены *B. pascuorum* и *Apis mellifera* Linnaeus, 1758.

Изучение связей между насекомыми-опылителями и агрессивными чужеродными растениями представляет собой одну из актуальных задач современных экологических исследований [Lopezaraiza-Mikel et al., 2007; Bartomeus et al., 2010; Cawoy et al., 2012; Ugoletti et al., 2013].

Цель работы – установление видового состава и структуры комплекса антофильных насекомых недотроги желёзконосной на территории г. Томска.

Материал и методика

Характеристика недотроги желёзконосной и мест её произрастания на территории г. Томска

Impatiens glandulifera – однолетнее травянистое растение, требовательное к высокой влажности почвы. Цветки зигоморфные, с шпорцем-нектарником, протандричные. Опыление их облигатно перекрёстное, однако может иметь место опыление между цветками с одного и того же растения [Виноградова и др., 2010].

В условиях г. Томска представители вида проходят полный цикл развития от появления в конце апреля массовых всходов до образования семян в течение августа–сентября. Цветение начинается в первой или второй декаде июля и продолжается вплоть до гибели растений при наступлении устойчивых заморозков в конце сентября–начале октября. Несмотря на то, что репродуктивный потенциал растений остаётся не реализованным в полной мере, высокая семенная продуктивность и хорошее качество семян обеспечивают виду ежегодное семенное возобновление. Длительный почвенный банк семян у недотроги отсутствует, семена теряют всхожесть в течение года.

Важной характеристикой *I. glandulifera* является образование зарослей площадью 8–20 м². Одиночные

растения встречаются только на первых этапах колонизации территории. Структура зарослей и расположение цветков очень удобны для посещения насекомыми-опылителями. Высота растений колеблется от 2.0–2.7 м в центре заросли до 1.0–0.5 м на её периферии, что обеспечивает свободный доступ опылителей к цветкам. Кроме того, на растениях, находящихся в центре заросли, основная масса соцветий формируется только в пазухах верхних листьев. На одном растении одновременно распускается 20–40 цветков, а в заросли площадью 10 м² – около 400. Трубочатая форма венчика цветка обеспечивает относительно постоянный запас нектара.

Широкой экспансии данного вида в Томске способствует сложность рельефа территории, определяющая разнообразие почвенного и растительного покрова, наличие в пределах города пойм реки Томи и её притоков, включение в гидрологическую сеть озёр, болот, ручьёв и родников. Существенным фактором является присутствие больших площадей старой застройки с частными домами и палисадниками, которые до настоящего времени сохраняются не только на окраинах, но и в центральной части города. Здесь недотрога активно разрастается на участках с близким залеганием грунтовых вод на богатых гумусом почвах, образуя устойчивые сообщества вместе с такими видами, как *Acer negundo* L., *Urtica dioica* L., *Artemisia vulgaris* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Chenopodium album* L. Заросли недотроги встречаются также на газонах, пустырях и мусорных местах в районах средневысотной и высотной застройки. К массивам *I. glandulifera* в таких местообитаниях примыкают заросли лопуха войлочного *Arctium tomentosum* Mill., с примесью пустырника *Leonurus quinquelobatus* Gilib. и вьюнка *Calystegia sepium* (L.) R. Br.).

Сравнительно новым местообитанием недотроги стал парк на юго-западной окраине города (Лагерный сад), расположенный на правом высоком берегу Томи. В парке представлены как лесная, так и луговая растительность. Заросли *I. glandulifera* начали формироваться в 2009 г. после вырубki древесной и кустарниковой растительности на просеке под линией электропередач. На вырубке встречаются как сплошные массивы этого растения, так и различные варианты сообществ с его участием, в том числе образуемое аборигенными кустарниками (*Padus avium* Mill., *Viburnum opulus* L., *Caragana arborescens* Lam., *Salix* sp.).

В основу работы положен материал, собранный в 2012–2015 гг. на постоянных модельных участках в селитебной и рекреационной зонах г. Томска. Выбору участков предшествовало обследование местообитаний *I. glandulifera* и выявление крупных (не менее 10–20 м²), существующих на протяжении нескольких лет массивов растения.

Участок № 1 расположен в центральной части города в зоне малоэтажной деревянной застройки. Заросли недотроги располагаются на придомовых территориях, встречаются также отдельные группы, в том числе на обочинах автомобильных магистралей.

Участок № 2 находится в зоне средневысотной кирпичной с элементами малоэтажной деревянной застройки в юго-западной части города, где растение занимает захламлённый пустырь и образует отдельные островки у стен зданий.

Участок № 3 расположен на юго-западной окраине города, в парке Лагерный сад. Заросли недотроги находятся на просеке под ЛЭП, а также на обочинах грунтовой дороги.

Сбор материала

На каждом участке в массивах *I. glandulifera* было заложено по три площадки (2 м² каждая). Отлов

насекомых с цветков проводился, начиная со второй или третьей декады июля (начало массового цветения растения хотя бы на одной из площадок). В 2012–2014 гг. сборы проводились до конца сентября, в 2015 г. – во второй и третьей декадах июля. Использовался метод ручного сбора, а также с помощью пробирки, так как применение энтомологического сачка в зарослях недотроги неэффективно. Практиковался безвыборочный отлов насекомых в течение часа два раза в декаду в дни с благоприятными погодными условиями (отсутствие осадков, безветрие). Всего было собрано 1528 экземпляров имаго насекомых. Классы обилия видов выделялись по их долям в сборах: очень редкие – менее 0.5% сборов, редкие – 0.5–1.9%, обычные – 2–10%, массовые – более 10% [Сысолетина, 1970].

Отмечались некоторые особенности поведения насекомых на цветках недотроги (характер проникновения в цветок, цель посещения – сбор или индивидуальное потребление пыльцы и/или нектара, извлечение нектара из шпорца путём повреждения последнего). Для многочисленных видов оценивалась длительность пребывания на цветке.

Для установления экологической структуры антофильного комплекса *I. glandulifera* собранные насекомые были разделены на семь групп: длиннохоботковые шмели, другие (средне- и короткохоботковые) шмели, медоносная пчела, одиночные пчелы, складчатокрылые осы, мухи, другие насекомые.

Результаты и обсуждение

Отловленные на цветках недотроги насекомые отнесены к 19 родам, девяти семействам, четырём отрядам (табл. 1), зарегистрировано не менее 38 видов насекомых. Такая оценка связана с недостаточной разработанностью методов морфологической диагностики видов *Bombus lucorum*-комплекса. Совокупность отнесённых к нему экземпляров рассматривается в работе

как *Bombus lucorum* s.l., то есть включающая как номинативный таксон, так и *B. cryptarum* (Fabricius, 1775) [Williams et al., 2012; Бывальцев и др., 2015].

Исследования выявили достаточно высокое видовое разнообразие посетителей цветков недотроги желёзконосной как на застроенных территориях города, так и в парке. На участке в зоне деревянной застройки зарегистрировано не менее 25 видов – почти столько же, сколько в Лагерном саду (не менее 26). В зоне средневысотной застройки (участок 2) условия существования антофильных насекомых не столь разнообразны, как в районе участков 1 и 3. Здесь отмечено не менее 19 видов посетителей цветков недотроги.

Как по количеству видов (84% видового состава), так и по количеству экземпляров (99%) в собранной коллекции преобладали представители отряда перепончатокрылые. Насекомые из отряда двукрылые, в основном журчалки, постоянно присутствовали в зарослях, время от времени присаживались на листья и лепестки, но проникновение их в цветки регистрировалось редко. Представитель отряда полужесткокрылые (Hemiptera) – щитник обыкновенный *Carpocoris pudicus* Poda обследовал хоботком отверстие нектарника, погрузившись в цветок. Жуки семейства блестянки (Nitidulidae) были обнаружены на пыльниках, посещение ими недотроги связано с питанием пыльцой.

Очевидно, что семенное воспроизводство *I. glandulifera* на исследуемой территории обеспечивают насекомые отряда перепончатокрылые, представленного пятью семействами, 11 родами, не менее чем 32 видами. Массовыми видами являются шмель полевой *Bombus pascuorum*, шмель садовый *B. hortorum*, шмель дупловой, или городской *B. hypnorum*, а также медоносная пчела *Apis mellifera*. Обычны оса обыкновенная *Vespa vulgaris*, пчела литург *Lithurgus cornutus*, шмель родственник

Таблица 1. Видовой состав и относительное обилие насекомых – посетителей недотроги на ключевых участках в пределах г. Томска (2012–2015 гг.)

Семейство, вид	Участок						Всего на участках	
	1		2		3		Число экз.	%
	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%		
Отряд полужесткокрылые – Hemiptera								
Семейство Pentatomidae								
<i>Carpocoris pudicus</i> Poda, 1761	–	–	1	0.2	–	–	1	0.1
Отряд жесткокрылые – Coleoptera								
Семейство Nitidulidae								
<i>Meligetes</i> sp.	–	–	–	–	2	0.5	2	0.1
Отряд перепончатокрылые – Hymenoptera								
Семейство Vespidae								
<i>Vespula vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	13	2.1	20	4.3	17	3.9	50	3.3
<i>V. rufa</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
<i>Symmorphus mutinensis</i> Baldini, 1894	2	0.3	–	–	–	–	2	0.1
Семейство Halictidae								
<i>Evylaeus leucopus</i> (Kirby, 1802)					5	1.2	5	0.3
<i>E.</i> sp.	–	–	1	0.2	2	0.5	3	0.2
<i>Halictus</i> sp.	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
<i>Lasioglossum zonulum</i> (Smith, 1848)	1	0.2	–	–	–	–	1	0.1
Семейство Andrenidae								
<i>Andrena</i> sp.	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
Семейство Megachilidae								
<i>Lithurgus cornutus</i> Fabricius, 1787	25	4.0	3	0.7	2	0.5	30	2.0
<i>Anthidium septemspinum</i> Lepeletier, 1841	1	0.2	2	0.4	1	0.2	4	0.3
<i>Coelioxys alata</i> Forster, 1853	1	0.2	2	0.4	–	–	3	0.2
<i>Megachile bombycina</i> Pallas, 1771	1	0.2	–	–	–	–	1	0.1
<i>M. ligniseca</i> (Kirby, 1802)	5	0.8	–	–	–	–	5	0.3
<i>M. willoughbiella</i> (Kirby, 1802)	2	0.3	3	0.6	1	0.2	6	0.4
Семейство Apidae								
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	106	16.9	73	15.6	22	5.1	201	13.2
<i>Anthophora furcata</i> (Panzer, 1798)	2	0.3	2	0.4	3	0.7	7	0.5
<i>Bombus bohemicus</i> Seidl, 1838	0	0	1	0.2	1	0.2	2	0.1

<i>B. consobrinus</i> Dachlbom, 1832	5	0.8	24	5.1	33	7.6	62	4.1
<i>B. distinguendus</i> Morawitz, 1869	3	0.5	8	1.7	4	0.9	15	1.0
<i>B. hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	35	5.6	63	13.5	142	32.8	240	15.7
<i>B. humilis</i> Illiger, 1806	1	0.2	–	–	–	–	1	0.1
<i>B. hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	74	11.8	60	12.9	36	8.3	170	11.1
<i>B. lucorum</i> -комплекс	36	5.8	43	9.2	12	2.8	91	6.0
<i>B. pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	275	43.9	129	27.6	112	25.9	516	33.8
<i>B. patagiatus</i> Nylander, 1848	1	0.2	–	–	–	–	1	0.1
<i>B. pseudobaicalensis</i> Vogt, 1911	1	0.2	–	–	–	–	1	0.1
<i>B. rupestris</i> (Fabricius, 1793)	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
<i>B. schrencki</i> Morawitz, 1881	30	4.8	30	6.4	20	4.6	80	5.2
<i>B. sichelii</i> Radoszkowski, 1860	4	0.6	1	0.2	0	0	5	0.3
<i>B. sporadicus</i> Nylander, 1848	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
<i>B. subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	2	0.3	–	–	–	–	2	0.1
<i>B. veteranus</i> (Fabricius, 1793)	1	0.2	–	–	11	3.3	12	0.8
Отряд двукрылые – Diptera								
Семейство Syrphidae								
<i>Melanostoma</i> sp.	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
<i>Syritta pipiens</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	–	1	0.2	1	0.1
<i>Syrphus vitripennis</i> Meigen, 1822	–	–	1	0.2	1	0.2	2	0.1
Семейство Calliphoridae								
<i>Lucilia sericata</i> (Meigen, 1826)	1	0.2	–	–	–	–	1	0.1
Итого экземпляров	628	100	467	100	433	100	1528	100

Примечание: при оценке относительного обилия виды *B. lucorum*-комплекса рассматриваются в качестве сборного таксона.

B. consobrinus, шмель Шренка *B. schrencki*, представители *B. lucorum*-комплекса. Остальные виды редкие и очень редкие. Шмели встречаются на цветках недотроги с первых дней цветения, но сроки завершения лета шмелей и окончания цветения *I. glandulifera* не совпадают. В 2012 и 2013 гг. шмели прекратили прилетать

на недотрогу в первой декаде сентября, в 2014 г. – во второй декаде. Относительное обилие шмелей максимально в первой и второй декадах августа, далее, по мере распада колоний, численность их падает (рис. 1). В сентябре на недотроге встречаются молодые репродуктивные особи, питающиеся нектаром.

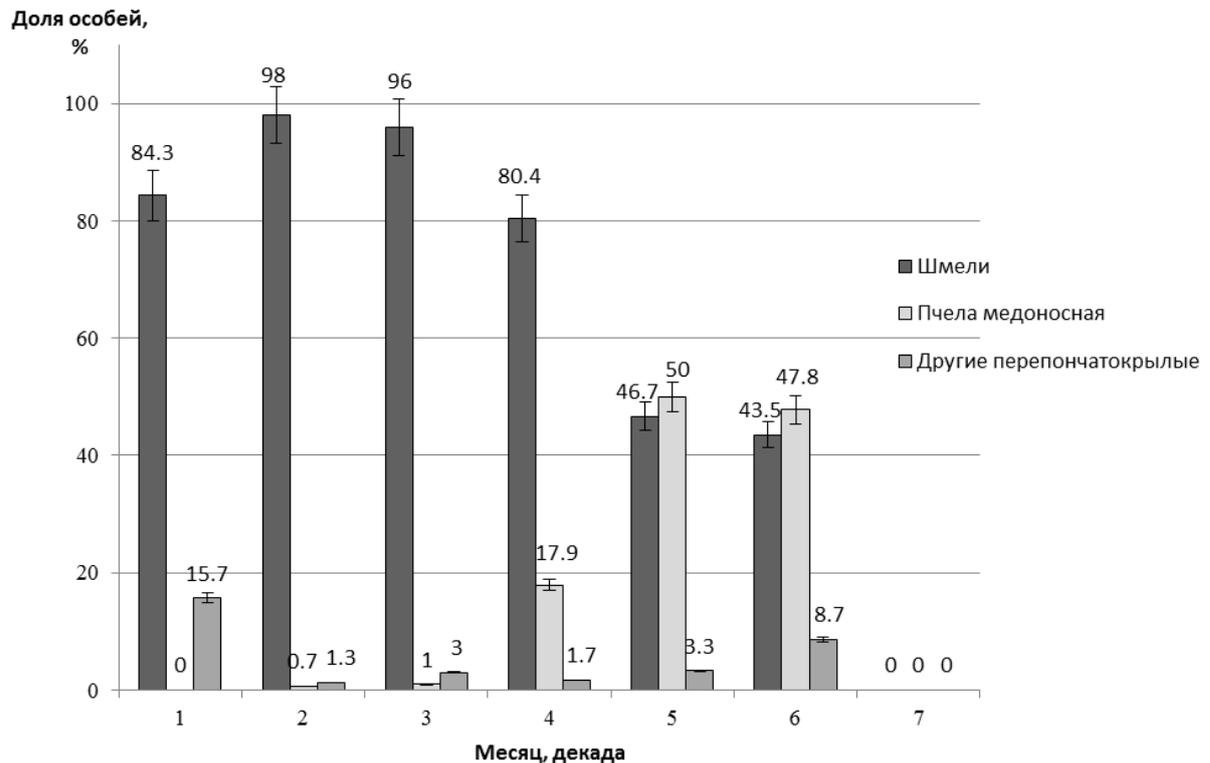


Рис. 1. Изменение доли особей групп перепончатокрылых – посетителей недотроги на территории г. Томска в течение периода цветения, 2014 г.

Примечание: 1 – июль, III декада; 2 – август, I декада; 3 – август, II декада; 4 – август, III декада; 5 – сентябрь, I декада; 6 – сентябрь, II декада; 7 – сентябрь, III декада.

Шмели, по мнению некоторых авторов, посещают цветки *I. glandulifera* исключительно ради нектара [Vervoor et al., 2011]. Нами ранее было показано, что в июле–августе на территории г. Томска рабочие особи шмелей используют пыльцу недотроги для формирования обножки и, следовательно, выкармливания личинок [Конусова и др., 2014]. По нашим наблюдениям, шмели после сбора нектара иногда задерживаются на нижних лепестках цветка для снятия пыльцы с поверхности тела.

Репродуктивный потенциал недотроги остаётся высоким и после окончания массового лёта шмелей, что, вероятно, связано с постепенным замещением их как опылителей медоносной пчелой. Этот вид отличается от других насекомых-опылителей особенностями стратегии фуражировки (в частности, переключение всей семьи на сбор нектара и пыльцы с самого

перспективного в данный момент вида растений). Кроме того, численность медоносных пчёл зависит от близости пасек. Рабочие особи *Apis mellifera* регистрировалась на цветках недотроги начиная с первой декады августа вплоть до гибели растений от заморозков. По-видимому, на цветки *I. glandulifera* прилетают в основном сборщицы нектара, так как экземпляры с пыльцевой обножкой в зарослях растения встречались единично. Интересно, что в период главного медосбора (июль) медоносная пчела на недотроге не отмечалась. Не исключено наличие конкуренции медоносных пчёл и шмелей за нектар этого растения.

Одиночные пчёлы как посетители недотроги наиболее представительны по обилию в июле. Самки пчёл-галиктид собирали с неё пыльцу для скармливания личинкам, размещаясь на поверхности пыльников. Пчёлы семейства Megachilidae, по нашим наблюдениям, посещали цветки

Таблица 2. Доля видов и особей насекомых различных экологических групп, зарегистрированных на цветках недотроги (2012–2015 гг.)

Экологическая группа	Участок 1		Участок 2		Участок 3	
	Доля видов, %	Доля особей, %	Доля видов, %	Доля особей, %	Доля видов, %	Доля особей, %
Длиннохоботковые шмели	24.0	55.5	26.2	54.4	19.3	71.7
Другие шмели	28.0	18.6	21.1	22.5	23.1	14.1
Пчела медоносная	4.0	16.9	5.3	15.6	3.8	5.1
Одиночные пчёлы	32.0	6.4	31.5	2.8	30.8	3.7
Складчатокрылые осы	8.0	2.4	5.3	4.3	7.7	4.2
Мухи	4.0	0.2	5.3	0.2	11.5	0.7
Другие насекомые	–	–	5.3	0.2	3.8	0.5
Всего видов и особей	25	628	19	467	26	433

I. glandulifera ради нектара. Осы посещали эти цветки для индивидуального питания нектаром в августе–сентябре.

Контактными участками тела опылителей недотроги служат дорсальные поверхности головы и груди, иногда брюшка. Пыльца откладывается на теле насекомых, которые имеют относительно крупные и средние размеры (длина тела 10–26 мм), и при посещении цветка с целью добычи нектара частично или полностью погружаются в него. Полоска пыльцы недотроги после посещения цветка, находившегося в тычиночной фазе, хорошо заметна на теле различных видов шмелей, медоносной пчелы, пчёл-мегахилид, осы обыкновенной.

Экспериментально доказана высокая эффективность опылительной деятельности на цветках *I. glandulifera* длиннохоботкового шмеля *B. pascuorum* [Nienhuis, Stout, 2009]. Можно ожидать, что весьма эффективными опылителями являются и другие длиннохоботковые шмели, затрачивающие на добычу нектара из каждого цветка минимальный промежуток времени и, соответственно, имеющие наибольшую скорость посещения цветков. К таким шмелям, кроме *B. pascuorum*, на территории г. Томска относятся

B. consobrinus, *B. distinguendus*, *B. hortorum*, *B. schrencki*, *B. subterraneus*. По нашим данным, крупные рабочие особи и самки шмеля *B. consobrinus*, погружающие в цветок голову и грудь, затрачивают на посещение цветка недотроги и извлечение нектара от одной до двух секунд. Самки шмелей комплекса *B. lucorum*, обладающие коротким хоботком, более глубоко уходят в цветок и затрачивают на ту же процедуру четыре-пять секунд. Отмечено прогрызание отверстий у основания цветка, где шмели более лёгким путём извлекают нектар. Медоносные пчёлы вынуждены проникать в цветок всем телом, посещение длится от 5 до 24 секунд. Иногда пчёлы покидают цветок кратчайшим путём – через боковой просвет между лепестками.

Доля особей длиннохоботковых шмелей – посетителей недотроги в среднем за годы исследований составила более 50%, причём наиболее высокой она была на участке 3 в парке Лагерный сад (табл. 2). В то же время, в парке доля особей медоносной пчелы, а также средне- и короткохоботковых шмелей ниже, чем на застроенных территориях (участки 1 и 2). По количеству видов как в селитебной, так и в рекреационной зоне лидировали одиночные пчёлы.

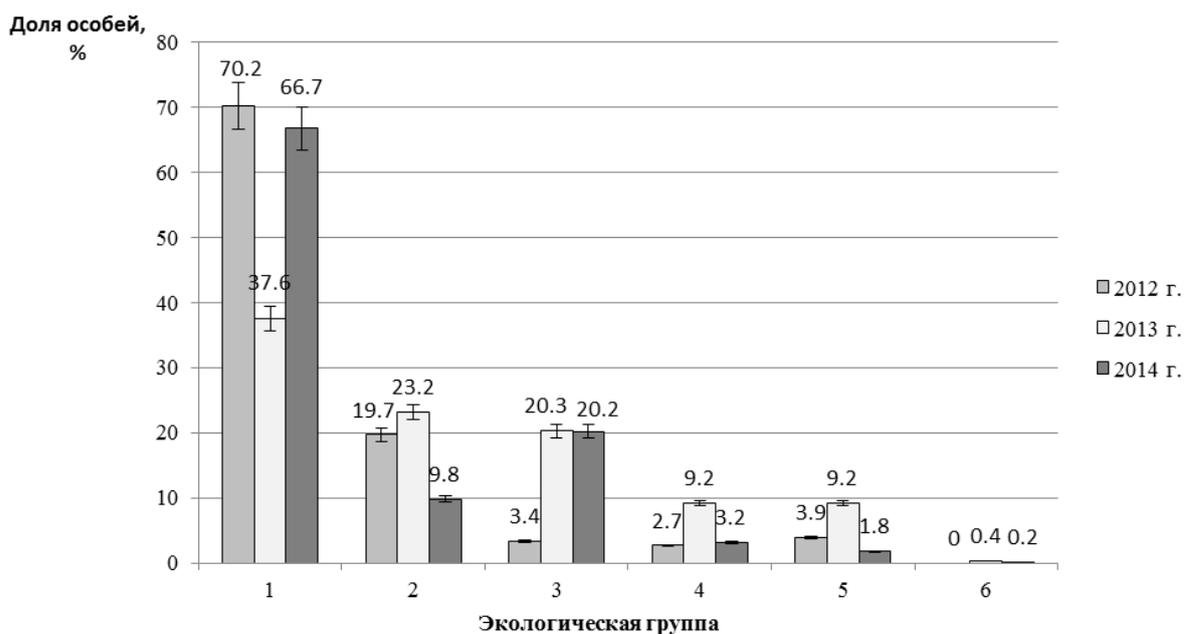


Рис. 2. Изменение доли особей насекомых – посетителей цветков недотроги различных экологических групп на территории г. Томска по годам.

Примечание: 1 – длиннохоботковые шмели; 2 – другие шмели; 3 – пчела медоносная; 4 – одиночные пчёлы; 5 – складчатокрылые осы; 6 – мухи и другие насекомые.

Видовой состав основных опылителей недотроги (массовых и обычных видов) не претерпевал изменений по годам, но варьировало соотношение показателей относительного обилия представителей различных экологических групп антофильного комплекса. Трёхлетние исследования, проводившиеся на протяжении всего периода цветения недотроги, показали, что доля длиннохоботковых шмелей может быть подвержена заметным колебаниям (рис. 2).

Так, наибольшей долей особей эта группа опылителей была представлена в 2012 г., а наименьшей – в 2013, что связано со снижением численности её массового представителя – шмеля полевого *B. pascuorum*. Вероятно, отрицательное влияние на развитие семей данного вида, сооружающего наземные гнёзда в траве и на кочках, оказали неблагоприятные погодные явления мая-июня (заморозки, длительный период низких положительных температур). В 2013 г., по сравнению с предыдущим годом, возросла доля медоносной пчелы, одиночных пчёл и ос. Уже в 2014 г. участие длиннохоботковых шмелей

восстановилось практически до прежнего уровня, при этом уменьшения доли медоносных пчёл, как важнейших опылителей недотроги в осенний период, не произошло.

Заключение

В черте г. Томска наблюдается регулярное самовозобновление популяций *Impatiens glandulifera*, свидетельствующее, ввиду отсутствия длительного почвенного семенного банка у этого растения, о ежегодном формировании полноценных семян. Успешная реализация репродуктивного потенциала вида во многом определяется консортивными связями с насекомыми-опылителями. В антофильном комплексе недотроги на территории г. Томска выявлено 38 видов насекомых, относящихся к отрядам Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera. По числу видов (84% видового состава) и экземпляров (99%) преобладают представители отряда Hymenoptera. Массовыми видами являются шмель полевой *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763), шмель садовый *B. hortorum* (Linnaeus, 1761), шмель дупловой *B. hypnorum*

(Linnaeus, 1758), медоносная пчела *Apis mellifera* Linnaeus, 1758.

I. glandulifera на исследуемой территории обладает разнообразным и достаточно устойчивым комплексом опылителей, что может стать одним из факторов его дальнейшего распространения и внедрения в естественные и близкие к естественным фитоценозы, особенно при фрагментации прилегающих к городу лесных массивов.

Учитывая высокий средообразующий потенциал *I. glandulifera*, в дальнейшем планируется расширение исследований эколого-биологических особенностей данного вида на территории г. Томска и в районах Томской области с целью объективной оценки возможных последствий его внедрения в естественные сообщества и воздействия на окружающую среду.

Данное научное исследование (№ проекта 8.1.66.2015) выполнено при поддержке Программы «Научный фонд ТГУ им. Д.И. Менделеева» в 2015 г.

Литература

- Бывальцев А.М., Белова К.А., Купянская А.М., Прощалькин М.Ю. Разнообразие и обилие шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) в степях Хакасии // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2015. Вып. XXVI. С. 264–275.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М., 2010. 512 с.
- Гусев А.П. Растительные инвазии и индикация экологического состояния ландшафта // Вестник Тюменского государственного университета. 2012. № 12. С. 181–188.
- Конусова О.Л., Михайлова С.И., Прокопьев А.С., Акинина А.А., Литвинов А.А. Шмели (Hymenoptera: Apidae, *Bombini*) – посетители недотроги желёзконосной *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) на территории г. Томска // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. №2 (26). С. 90–107.
- Миркин Б.М. Европейские шмели предпочитают гималайских красавиц // Вестник АН Респ. Башкортостан. 2001. № 4. С. 86.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентизация растительности в призме идей современной экологии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Михайлова С.И., Конусова О.Л., Кривошеин Э.И. Биологические особенности и опылители *Impatiens glandulifera* Royle в условиях города Томска // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований. 2012. С. 143–145.
- Сысолетина Л.Г. Фауна шмелей тайги Среднего Поволжья // Учёные записки Чувашского госпединститута. 1970. Вып. XXXI. С. 118–129.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–68.
- Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2012. 568 с.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терехина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюллетень Главного Ботанического сада, 2014. № 1. С. 52–62.

- Bartomeus I., Vilà M., Steffan-Dewenter I. Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination // *Journal of Ecology*. 2010. Vol. 98. P. 440–450.
- Cawoy V., Jonard M., Mayer C., Jacquemart A.-L. Do abundance and proximity of the alien *Impatiens glandulifera* affect pollination and reproductive success of two sympatric co-flowering native species? // *Journal of Pollination Ecology*. 2012. 10 (17). P. 130–139.
- Chittka L., Schurkens S. Successful invasion of a floral market. // *Nature*. 2001. № 411. P. 653.
- Feldmann R. Das Drusige Springkraut (*Impatiens glandulifera*) als Trachtpflanze für Hummeln // *Natur und Heimat*. 1995. Vol. 55. № 4. P. 161.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D.B., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*, 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Lopezaraiza-Mikel M.E., Hayes R.B., Whalley M.R., Memmott J. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10. 2007. P. 539–550.
- Nienhuis C., Stout J. Effectiveness of native bumblebees as pollinators of the alien invasive plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) in Ireland // *Journal of Pollination Ecology*. 2009. Vol. 1. P. 1–11.
- Stary P., Tkalcu B. Bumble-bees (Hym., Bombidae) associated with the expansive touch-me-not, *Impatiens glandulifera* in wetland biocorridors // *Anz. Schadlingsk., Pflanzenschutz, Umweltschutz*. 1998. Vol. 71. P. 85–87.
- Schmitz G. Nutzung der Neophyten *Impatiens glandulifera* Royle und *I. parviflora* D. C. durch phytophage Insekten im Raum Bonn *Entomol. Nachr. Und. Ber.* 1991. Vol. 35. №4. P. 260–264.
- Ugoletti P., Reidy D., Jones M.B., Stout J.C. Do native bees have the potential to promote interspecific pollination in introduced *Impatiens* species? // *Journal of Pollination Ecology*. 2013. 11(1). P. 1–8.
- Vervoor A., Cawoy V., Jacquemart A.-L. Comparative reproductive biology in co-occurring invasive and native *impatiens* species // *International Journal of Plant Sciences*. 2011. Vol. 172(3). P. 366–377.
- Williams P.H., Brown M.J.F., Carolan J.C., An J., Goulson D., A. Aytekin M., Best L.R., Byvaltsev A.M., Cederberg B., Dawson R., Huang J., Ito M., Monfared A., Raina R.H., Schmid-Hempel P., Sheffield C.S., Šima P., Xie Z. Unveiling cryptic species of the bumblebee subgenus *Bombus* s. str. worldwide with COI barcodes (Hymenoptera: Apidae) // *Systematics and Biodiversity*. 2012. 10(1). P. 21–56.

**ANTHOPHILOUS COMPLEX OF ALIEN PLANT
IMPATIENS GLANDULIFERA ROYLE
(MAGNOLIOPSIDA: BALSAMINACEAE)
IN THE CITY OF TOMSK**

© 2016 Konusova O.L.*, Mikhailova S.I., Prokopyev A.S.,
Akinina A.A., Ostroverkhova N.V.

Tomsk State University, 36, Lenina Avenue, Tomsk, 634050
E-mail: *olga.konusova@mail.ru

Impatiens glandulifera Royle is an aggressive invasive plant of Himalayan origin, one of the success factors of which is the high attractiveness to pollinators in the secondary range. In anthophilous *Impatiens* complex in the city of Tomsk 38 species of insects referring to the orders of Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera and Diptera were found. According to the number of species (84% of the species composition), as well as to the number of individuals (99%), representatives of the order of Hymenoptera were dominated. Bumblebees *Bombus pascuorum* (Scopoli), *B. hortorum* (L.), *B. hypnorum* (L.), honeybee *Apis mellifera* L. were mass species. Some behavior peculiarities of insects on the flowers of *Impatiens* were studied. The dynamics of abundance of insects – visitors of *Impatiens* of various ecological groups was studied in seasonal and perennial aspects.

Key words: *Impatiens glandulifera* Royle, pollinating insects, ecological groups.

РОЛЬ ИНВАЗИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ДОМОВОЙ МЫШИ *MUS MUSCULUS* НЕКОТОРЫХ ТЕРРИТОРИЙ РОССИИ И БЛИЖНЕГО ЗАРУБЕЖЬЯ

© 2016 Мальцев А.Н.^{1*}, Стахеев В.В.^{2**}, Котенкова Е.В.¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071

² Институт аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, 344006

E-mail: * aleks.maltcev@gmail.com, ** stvaleriy@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.05.2014

Исследована роль инвазий в формировании филогеографической структуры синантропного вида домовая мышь *Mus musculus*, проанализированы предполагаемые пути расселения по некоторым территориям России и ближнего зарубежья. По данным полиморфизма контрольного региона (Д-петля) мтДНК проведена оценка генетической изменчивости подвидов и популяций *M. musculus*. Полученные данные свидетельствуют о существовании трёх филогенетических линий, обитающих на территории России и ближнего зарубежья: первую составляют домовые мыши из зоны гибридизации в Закавказье и *M. t. musculus* из г. Москвы; вторая включает домовых мышей юга европейской части России и юга Западной Сибири; в третью вошли популяции *M. t. musculus* из Восточной Европы. Инвазии оказали влияние на неоднородность филогеографической структуры *M. musculus*. Ни один из анализируемых нами подвидов (*M. t. musculus*, *M. t. wagneri*, *M. t. gansuensis*) не образовал единой филогруппы. Вероятно, это обусловлено гибридизацией между разными парapatрическими таксонами домовых мышей, как на видовом, так и внутривидовом уровнях.

Ключевые слова: инвазии, домовая мышь, *M. musculus*, филогеографическая структура, мтДНК.

Введение

Домовые мыши надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* являются наиболее широко распространёнными и вездесущими инвазионными млекопитающими после человека [Lowe et al., 2000; Khlyap et al., 2010; Khlyap, Warshavskiy, 2010]. Это обусловлено переходом к синантропному образу жизни, который позволил стремительно заселить большие пространства. По мнению ряда авторов [Tchernov, 1984, 1991 a, b, 1993; Auffray et al., 1990; Cucchi et al., 2005; Kotenkova, Maltsev, 2012], неолитическая революция – то есть рождение нового образа жизни человека, основанного на сельском хозяйстве и земледелии, является

ключевым фактором в эволюции домовая мыши. Однако к настоящему времени многие аспекты взаимосвязи развития сельского хозяйства в истории человека с динамикой формирования синантропии и инвазий этого вида остаются недостаточно изученными [Cucchi, Vigne, 2006; Cucchi et al., 2012].

В последние два десятилетия широкое распространение получила такая область исследований как филогеография, основанная на принципах и процессах, охватывающих географическое распределение генеалогических линий как внутри одного, так и среди близкородственных видов [Avisé, 2000]. Использование филогеографического подхода позволяет дополнить пробелы в истории

расселения таксонов *M. musculus* s. l. Наиболее изученным является *M. domesticus* [Gündüz et al., 2005; Rajabi-Maham et al., 2008; Bonhomme et al., 2011; Jones et al., 2011], синантропный вид, широко расселившийся по земному шару с человеком. Его ареал охватывает Западную Европу, часть Африки, Австралию, Северную и Южную Америку, юго-западную и западную части Азии и многие острова. Несколько хуже исследован *M. castaneus* [Rajabi-Maham et al., 2012; Jing et al., 2014], распространённый в Юго-Восточной Азии. Населяющий Восточную Европу и большую часть Азии *Mus musculus* изучен не столь детально. Филогеографической структуре и расселению с использованием генетических, в том числе и молекулярно-генетических методов, посвящены лишь отдельные работы [Prager et al., 1996; Yonekawa et al., 2003; Macholán et al., 2012; Suzuki et al., 2013], а европейская часть ареала в пределах России практически не исследована. В некоторых публикациях рассмотрена подвидовая структура этого политипического вида, в состав которого входят несколько достаточно хорошо диагностируемых по морфологическим и цитогенетическим признакам подвидов [Лавренченко, 1994а; Якименко и др., 2003; Коробицина, Якименко, 2004]. Авторы выделяют до 5 разных внутривидовых генетических форм *M. musculus* предположительно подвидового статуса [Коробицина, Якименко, 2004; Спиридонова и др., 2004, 2008 а, б, 2011]. Из них на территории России обитают: *M. m. musculus*, *M. m. gansuensis*, *M. m. wagneri*, которые были объектами нашего исследования. Показано, что гибридизация форм разного таксономического статуса (видов, подвидов) имела существенное значение в эволюционной судьбе синантропных таксонов в результате непреднамеренных инвазий с человеком [Mezhzherin et al., 1998; Котенкова, 2000, 2002; Якименко и др., 2003;

Фрисман, 2008; Спиридонова и др., 2011; Спиридонова, 2014].

В Закавказье находится обширная зона естественной гибридизации *musculus-domesticus* [Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990; Mezhzherin, Kotenkova, 1992; Межжерин и др., 1994; Mezhzherin et al., 1998], сформировавшаяся, по всей видимости, как при расселении предковых форм *M. musculus* и *M. domesticus*, так и в более поздний период в результате непреднамеренных инвазий этих видов при завозе людьми [Милишников, 2004; Милишников и др., 2004; Cucchi et al., 2013].

Задачи исследования состояли в анализе путей расселения синантропного вида *M. musculus* по некоторым территориям России и ближнего зарубежья. Кроме того, мы попытались рассмотреть роль инвазий в формировании филогеографической структуры *M. musculus*, а также проанализировать генетическую изменчивость популяций и подвидов, входящих в состав исследуемого вида.

Материал и методика

Материалом для генетического анализа были 72 особи домашних мышей, отловленных с помощью живоловок в 9 регионах России, Молдовы, Армении и Казахстана, также зверьки из «живой» коллекции, содержащиеся в виварии Научно-экспериментальной базы «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Помимо них в работе при построении филогенетического дерева использованы последовательности гомологичных участков контрольного региона Д-петли мтДНК *M. domesticus* из Европы из базы данных Genbank/NCBI. Координаты мест отлова и количество исследованных особей, представлены в таблице 1.

Выделение ДНК. Выделение тотальной ДНК осуществляли с использованием солевого метода [Aljanabi, Martinez, 1997] из фиксированных 95%-м спиртом тканей

Таблица 1. Места сбора материала и номера гаплотипов *M. musculus*, *M. domesticus*, включённые в генетический анализ

Номер популяции	Форма	N	Место отлова	Координаты	№№ гаплотипов	№ в Генбанке, автор
1	<i>M. m. musculus</i>	2	г. Санкт-Петербург	59°52' с.ш. 30°17' в.д.	371	KR866314
2	<i>M. m. musculus</i>	9	г. Москва	55°44' с.ш. 37°45' в.д.	48, 107, 108	KR866311-13
3	<i>M. m. musculus</i>	9	с. Тормосин, Цимлянские пески (Волгоградская обл.)	48°10' с.ш. 42°41' в.д.	87, 88, 89, 91, 92, 93, 94	KR866321-26
4	<i>M. m. musculus</i>	5	г. Кишинёв (Молдова)	47°8' с.ш. 28°51' в.д.	70, 72, 73, 74, 75	KR866316-20
5	<i>M. m. musculus</i>	11	г. Ишим (Тюменская область)	56°7' с.ш. 69°30' в.д.	12, 13, 14, 15, 18, 20	KR866338-42
6	<i>M. musculus</i> Ч <i>M. domesticus</i>	12	г. Ереван (Армения)	40°10' с.ш. 44°31' в.д.	103, 112, 120, 147, 233, 240, 304	KR866331-37
7	<i>M. m. wagneri</i> *	9	Окрестности г. Астрахани	46°20' с.ш. 48°0' в.д.	1, 2, 3, 8	KR866327-30
8	<i>M. m. wagneri</i>	1	г. Павлодар (Казахстан)	52°18' с.ш. 77°1' в.д.	012	KR866315
9	<i>M. m. gansuensis</i>	14	с. Нижний Цасучей (Забайкальский край)	50°30' с.ш. 115°7' в.д.	23, 25, 31, 32, 33	KR866343-47
10	<i>M. domesticus</i>	1	Тронхейм (Норвегия)	63°21' с.ш. 10°23' в.д.	2	U47431 [Prager et al., 1993]
11	<i>M. domesticus</i>	1	Восточный Гольштейн (Германия)	54°9' с.ш. 10°51' в.д.	3	U47432 [Prager et al., 1993]

*Отловлены недалеко от места первоописания подвида [Eversmann, 1848].

(хвост, сердце). Количество ДНК в образце определяли путём сравнения с ДНК фага лямбда известной концентрации методом горизонтального электрофореза в 0.8%-м агарозном геле в трис-ЭДТА-боратном буфере.

ПЦР, секвенирование и очистка мтДНК. Участок контрольного региона (Д-петля) мтДНК был амплифицирован в термоциклере

Genamp 9700 (Applied Biosystems) с использованием прямого Mtlloop3F: 5'-CACCACCAGCACCCAAAGCT-3' и обратного праймеров Mtlloop2R: 5'-AGCATTTTCAGTGCTTTGCT-3', локализованных в позициях 15 378 и 41 последовательности домовых мышей линии C57BL/6J [Bayona-Bafaluy et al., 2003]. Амплификацию проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей

1 мкл тотальной ДНК по 1 мкл 10 мМ каждого праймера, 0.2 мкл 100 мМ MgCl₂, 2 мкл 15 мМ 10 Ч Taq буфера (“СибЭнзим”, г. Новосибирск), 2 мкл 8 мМ смеси dNTPs, 0.2 ед. Taq-полимеразы (“СибЭнзим”, г. Новосибирск) и деонизированную воду. Амплификации состояли из начальных 5 мин денатурации (94°C), 35 циклов амплификации (94°C – 15 с, 55°C – 30 с, 72°C – 1 мин) и достройки цепей (72°C – 7 мин). Продукты амплификации очищали на колонках (#KR-011, Омникс, Россия).

Секвенирование проведено в лаборатории молекулярной систематики (Зоологический институт, г. Санкт-Петербург) на секвенаторе Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer с использованием набора BigDye (R) Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (согласно инструкциям производителя).

С использованием вышеперечисленных методологических подходов были определены первичные нуклеотидные последовательности контрольного региона мтДНК у 72 особей домашних мышей.

Анализ нуклеотидных последовательностей и филогенетические построения.

Выравнивание последовательностей производилось с помощью программы Bioedit v.7.0.5.3 [Hall, 1999]. Для множественного выравнивания последовательностей была использована программа CLASTAL W [Thompson et. al, 1994], интегрированная в пакет Bioedit.

Для реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами мтДНК было построено дерево с помощью Байесовского анализа в программе MrBayes версии 3.1.2 [Ronquist, Huelsenbeck, 2003] с использованием модели GTR (General Time и процедуры «gamma distributed rates across sites»). Для выбора подходящей модели нуклеотидных замен последовательности тестировали в программе JModeltest, v.0.1.1 [Posada, Crandall, 1998]. Программа MrBayes использует метод Monte Carlo, применяя сцепленные цепи

Маркова (MCMCMC). В программе использовали 6 цепей (пять «горячих» и одну «холодную»), 500 тысяч генераций и 20% от генерированных деревьев.

Параметры модели нуклеотидных замещений и длин ветвей были использованы для построения консенсусного филогенетического дерева и получения оценок апостериорной вероятности его ветвлений.

Количество полиморфных сайтов (S), нуклеотидное (π) и гаплотипическое разнообразие (h) рассчитывали в программе DNAsp, v.5.10 [Rozas et al., 2003]. Расчёт количества замен проводился с помощью программы Arlequin 3.5.1.2 [Excoffier et al., 2005].

Для учёта других генетических процессов в популяциях (обмен генов, горизонтальный перенос, рекомбинации и т. д.), также отображающих эволюционные отношения между последовательностями, были использованы филогенетические сети. Программа Splits Tree4 [Huson, Bryant, 2006] использована для построения split network, изображающую в недихотомической форме родство гаплотипов с некорректирующей Р дистанцией NeighborNet. Для построения медианной сети применялся алгоритм MJ (Median-Joining) (программа Network v.4.6.0.6) [Bandelt et al., 1999].

Степень дивергенции мтДНК оценивалась с помощью р-дистанции, которая соответствует среднему расстоянию от предкового гаплотипа по всем производным гаплотипам в программе MEGA 4, используя алгоритм K2P.

Результаты и обсуждение

Генетическое разнообразие.

В 72 последовательностях 978 пн контрольного региона (Д-петли) мтДНК идентифицировано 39 гаплотипов (табл. 2). Все гаплотипы были депонированы в GenBank/NCBI под соответствующими номерами (табл. 1). Количество сайтов без пробелов (делеций) составило 848.

Таблица 2. Молекулярно-генетическая изменчивость форм домовых мышей, основанная на анализе 978 пар оснований контрольного региона мтДНК популяций *M. musculus*

Место отлова	Форма	n	H	S	h	$\pi(*100)$	k	Замены			Инсерции + делеции (Indel)
								Всего	Транзиции	Трансверсии	
г. Москва	<i>M. m. musculus</i>	9	3	14	0.417±0.2	0.50±0.002	4.3	14	10	4	81
с. Тормосин, Цимлянские пески (Волгоградская область)	<i>M. m. musculus</i>	9	7	17	0.92±0.09	0.73±0.134	6.3	18	11	7	80
г. Кишинёв (Молдова)	<i>M. m. musculus</i>	5	5	16	1.0±0.126	0.98±0.196	9.0	17	8	9	81
г. Ишим (Тюменская область)	<i>M. m. musculus</i>	11	6	7	0.873±0.07	0.18±0.04	1.7	7	1	6	6
г. Ереван (Армения)	<i>M. musculus</i> Ч <i>M. domesticus</i>	12	7	11	0.773±0.13	0.28±0.09	2.4	11	2	9	2
Окрестности г. Астрахани	<i>M. m. wagneri</i>	9	4	13	0.58±0.18	0.396±0.16	3.4	13	10	3	5
с. Нижний Цасучей (Забайкальский край)	<i>M. m. gansuensis</i>	14	5	9	0.703±0.1	0.32±0.056	2.71	9	6	3	79
Все регионы	Все	69 ¹	37 ¹	87	0.94±0.003	0.82±0.04	6.96	89	48	41	334

Примечания: размер выборки (n), количество гаплотипов (H), количество вариабельных сайтов (S), гаплотипическая изменчивость (h), среднее количество нуклеотидных различий (k), нуклеотидная изменчивость (π)*.

¹ Три последовательности и два гаплотипа (г. Санкт-Петербург, г. Павлодар) не включены в таблицу, поскольку недостаточно данных для статистического анализа.

Всего обнаружено 87 полиморфных сайтов и два консервативных участка в позициях 371-679 и 681-732. Общее количество замен составило 89, из них 48 транзиций и 41 трансверсия при количестве 334 InDel (инсерции+делеции) (табл. 2). Следует отметить крупную делецию, встречающуюся в 65 образцах всех популяций, длиной 88 пн. В 7 образцах из 4 популяций (Цимлянские пески, г. Москва, г. Кишинёв, Забайкальский край), характеризующихся к тому же большим количеством вариабельных сайтов, идентифицирована вставка 89 пн. Среднее соотношение нуклеотидов в последовательностях составило: A = 0.344, T/U = 0.291, C = 0.255, G = 0.11 (табл. 2).

Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие. Максимальные значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия отмечены в популяциях *M. t. musculus* из Цимлянских песков и г. Кишинёва (табл. 2). Высокие значения этих характеристик, с одной стороны, могут означать, что популяции стабильны и в течение длительного времени поддерживают высокую численность, с другой, – что в их состав входят особи из нескольких ранее изолированных популяций [Avisé, 2000]. С нашей точки зрения, в данном случае больше подходит второе объяснение. Следующие факты свидетельствуют в пользу гибридного происхождения особей из данных популяций. Морфологические признаки домашних мышей этих выборок несколько отличаются от таковых, характерных для подвида *M. t. musculus*. У мышей из г. Кишинёва отмечены более тёмная окраска шерстного покрова и отсутствие выраженной границы или слабый переход в окраске спины и брюха, что характерно для другого синантропного таксона – *M. domesticus* [Межжерин, 1994]. Ранее было установлено, что у синантропных таксонов домашних мышей по морфологическим признакам возможна надёжная диагностика

гибридов [Kraft, 1984/1985; Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990; Mezhzherin, Kotenkova, 1992; Якименко и др., 2003; Коробицина, Якименко, 2004]. Кроме того, показано, что домовые мыши из Кишинёва были носителями двух разных групп t-гаплотипов: t^{w73} и t^{wPa-1} [Мазин и др., 1987]. Представители t^{w73} группы обнаружены лишь в генофонде *M. musculus* [Дёмин, Мазин, 1984, 1985]. Гаплотип t^{wPa-1} характерен для *M. domesticus*. Появление таких сложных t-гаплотипов требует присутствия в популяции носителей гаплотипов разных групп комплементации. Поскольку *M. musculus* отличается крайним однообразием T-комплекса [Мазин, 1988], такие условия могут возникать лишь на границах ареала и/или в районах, где идёт или шла раньше гибридизация с другими синантропными таксонами домашних мышей [Мазин и др., 1987]. Эти факты дают возможность предположить наличие в популяции г. Кишинёва генов *M. domesticus*, появившихся в результате случайных инвазий домашних мышей из Западной Европы и их ограниченной гибридизации с *M. musculus*. В выборке из Цимлянских песков несколько особей по морфологическим признакам были близки к подвиду *M. t. wagneri*. Представители подвида *M. t. wagneri* в отличие от *M. t. musculus* характеризуются более коротким хвостом, палево-бурой окраской спины, коричнево-рыжими боками и белым брюхом [Огнёв, Гептнер, 1929; Marshall, 1998]. Следует учитывать и тот факт, что домовые мыши из Цимлянских песков (с. Тормосин) отловлены в районе, где проходит предполагаемая граница ареалов между подвидами *M. t. musculus* и *M. t. wagneri*. Помимо высоких значений гаплотипического и нуклеотидного разнообразия у домашних мышей Цимлянских песков и г. Кишинёва отмечены и самые высокие значения вариабельных сайтов и количества замен из всех

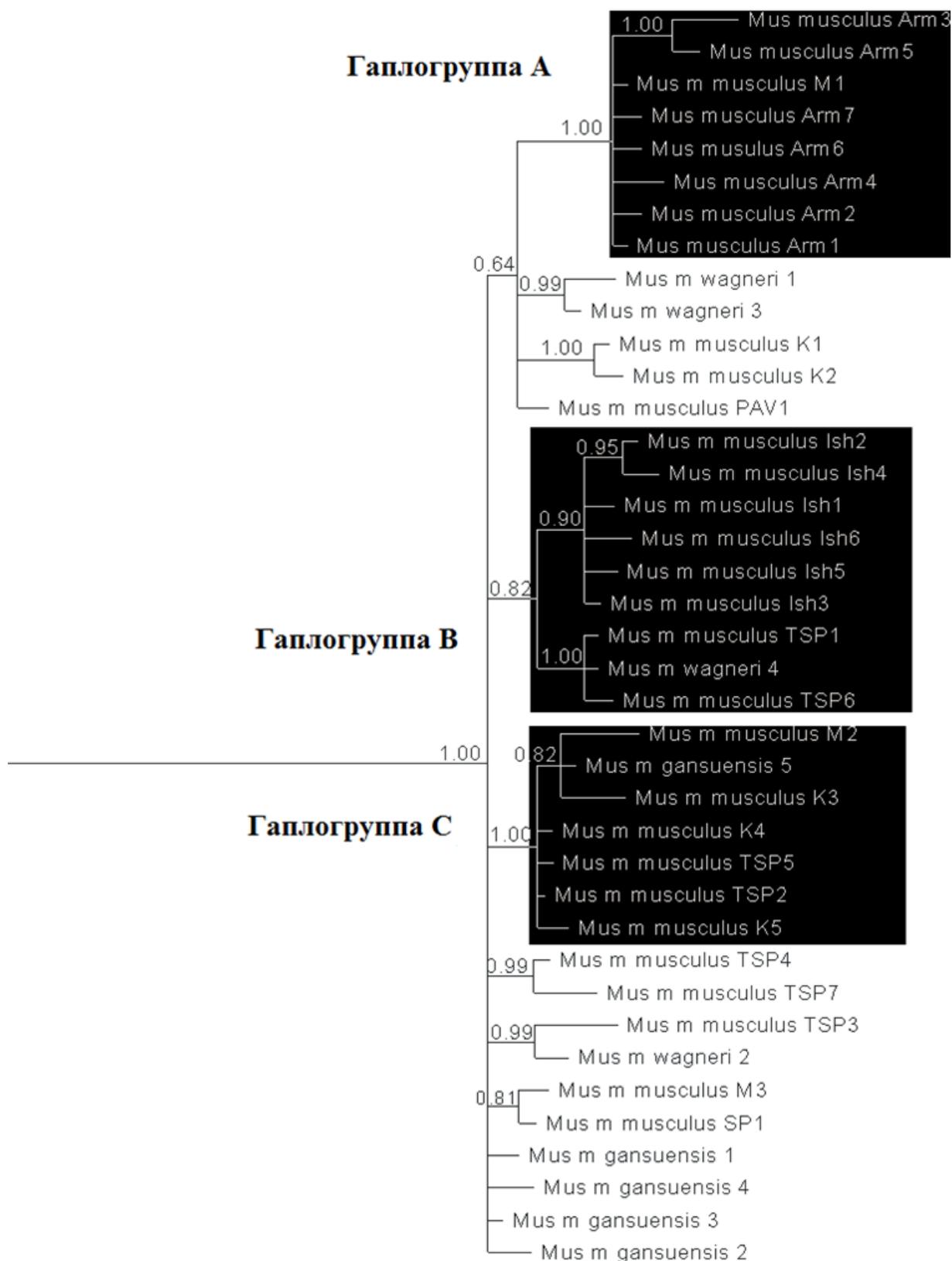
исследованных выборок, что вместе с другими показателями может свидетельствовать в пользу их высокой генетической изменчивости. Иная картина наблюдается в выборках домовых мышей *M. t. musculus* (г. Ишим), *M. t. gansuensis* (Южное Забайкалье) и выборке из зоны гибридизации (Закавказье, Армения). Во всех было зарегистрировано высокое генное разнообразие (H) и низкая нуклеотидная изменчивость (π). Что касается выборки из г. Еревана (то есть из центра обширной зоны гибридизации Закавказья), то следует отметить, что ранее по данным аллозимной изменчивости было показано высокое генное разнообразие закавказских популяций [Межжерин и др., 1994; Mezhzherin et al., 1998] и присутствие в них аллелей, характерных для *M. musculus* и *M. domesticus*. Впоследствии в популяциях домовых мышей Закавказья были найдены предковые аллели, которые ранее выявлены в популяциях из предполагаемого центра происхождения синантропных домовых мышей (Северная Индия) [Милишников, 2004; Милишников и др., 2004]. Возможно, выявленное нами высокое генное разнообразие в выборке домовых мышей из г. Еревана связано с гибридизацией предковых и ныне живущих форм домовых мышей, завезённых в этот регион людьми.

В остальных популяциях (*M. t. wagneri*, окрестности г. Астрахани, и *M. t. musculus*, г. Москва) генное разнообразие и нуклеотидная изменчивость характеризовались средними значениями.

Анализ структуры филогенетических деревьев и сетей. На байесовском дереве (рис. 1) все гаплотипы отделяются от внешней группы (*M. domesticus*) с высокой поддержкой (100%), что свидетельствует о наличии у них мтДНК *M. musculus* и о генетическом единстве разных форм *M. musculus*. На филогенетическом дереве (рис. 1) выделяются три гаплогруппы (А, В и С).

Гаплогруппа А, объединяющая все исследованные гаплотипы из Армении (г. Ереван) и один гаплотип из г. Москвы, имеет наибольшую длину ветвей и вероятностную поддержку (1.00) (рис. 1). По-видимому, совместная кластеризация выборок из популяций г. Москвы и Закавказья не случайна. Несмотря на несомненное гибридное происхождение домовых мышей из Армении [Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990, 2004; Mezhzherin, Kotenkova, 1992], которые несут гены как минимум двух таксонов (*M. musculus* и *M. domesticus*), домовые мыши из г. Еревана обладают мтДНК *M. musculus*. В более ранних исследованиях на основании анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК домовых мышей [Prager et al., 1996, 1998; Orth et al., 2002] выявлено присутствие в популяциях Грузии мт-гаплотипов как *domesticus*, так и *musculus*-типов. По другим данным [Boissinot, Boursot, 1997], гаплотипы из Грузии и Армении близки или идентичны таковым *M. musculus* из Центральной России (г. Москва) и Прибалтики (Латвия, г. Рига), что согласуется с нашими приведёнными выше данными. Это подтверждает и р-дистанция нуклеотидных различий домовых мышей из Армении от *M. t. musculus* (г. Москва), составляющая 0.3%. Принимая во внимание наследование мтДНК по материнской линии [Avice et al., 1987], мы выдвинули гипотезы, объясняющие данный феномен. Первая из них касается истории расселения домовых мышей по территории Евразии в соответствии с гипотетической моделью, предложенной французскими исследователями [Boursot et al., 1996; Guénet, Bonhomme, 2003], вторая учитывает данные отечественных авторов по анализу зоны гибридизации Закавказья [Котенкова, 2002; Милишников, 2004; Милишников и др., 2004].

Итак, заселение Закавказья уже дивергировавшими от *M. domesticus* и *M. castaneus* представителями



- *Mus domesticus* U47432

— *Mus domesticus* U47431 gb

0.1

Рис. 1. Байесовское консенсусное дерево для 39 гаплотипов мтДНК (Д-петля) *M. musculus* [Мальцев, Баженов, 2013]. Последовательности *M. domesticus* взяты из Генбанка в качестве внешней группы. Условные обозначения гаплотипов: Arm – г. Ереван; Ish – г. Ишим; К – г. Кишинёв; М – г. Москва; PAV – г. Павлодар; TSP – Цимлянские пески; SP – г. Санкт-Петербург.

M. musculus возможно происходило с юга-востока Прикаспийской низменности [Boursot et al., 1996; Guénet, Bonhomme, 2003]. Здесь расселяющаяся линия *M. musculus* разделилась. Одна группа мышей двинулась на северо-запад Восточной Европы, другая, обогнув Каспийское море, достигла Кавказа и проникла на территорию Закавказья вдоль побережья. Этот сценарий может объяснять филогенетическое родство домовых мышей из Закавказья и Центра Европейской части России, а также Восточной Европы, и, таким образом, полученные нами данные – попадание гаплотипов выборки мышей из г. Еревана и г. Москвы в одну филогруппу.

По-видимому, домовые мыши *M. musculus*, проникшие в Закавказье и принимавшие участие в формировании зоны гибридизации, отделились от той же предковой ветви, что и заселившие Восточную Европу.

Возможно и другое объяснение полученных результатов. Как уже отмечалось выше, ранее в закавказских популяциях были обнаружены предковые аллели, характерные для домовых мышей, расселяющихся из предполагаемого центра происхождения синантропных таксонов надвида *Mus musculus* s. l. [Милишников, 2004; Милишников и др., 2004]. Высказано предположение, что в Закавказье могла заселиться недифференцированная форма домовых мышей [Котенкова, 2002; Милишников и др., 2004], и лишь позже туда проникли дивергировавшие *M. musculus* и *M. domesticus*, которые скрещивались как друг с другом, так и с предковой формой, образовав сложную по генетической структуре обширную зону гибридизации. Таким образом, домовые мыши Закавказья и г. Москвы могли сохранить предковые аллели и мтДНК *M. musculus*, что и привело к их выделению в единую филогруппу. Напомним, что заселение домовыми мышами территории Закавказья шло не только с севера, но и с юга. С Ближнего

Востока двигалась линия *M. domesticus*, причём она разделилась: одна группа распространялась по Средиземноморью, другая проникла в Закавказье. Ряд палеонтологических находок показывает, что *M. domesticus* колонизировала данный регион около 5–6 тысяч лет назад в период неолита [Cucchi et al., 2013]. Заселение Закавказья разными формами мышей с юга и севера оказало существенное влияние на формирование генетической структуры обширной зоны гибридизации в Закавказье [Котенкова, 2002; Милишников, 2004; Милишников и др., 2004].

Ранее показано, что в узкой европейской зоне гибридизации скрещивания происходят направленно: самец *domesticus* – самка *musculus*, а не наоборот [Vanlerberghe et al., 1986, 1988]. Если гибридизация в Закавказье шла по этому же сценарию, то, учитывая передачу мтДНК по материнской линии, этим может быть обусловлено наследование мтДНК *M. musculus* в Закавказских популяциях синантропных домовых мышей. В проведённых нами экспериментальных скрещиваниях между представителями домовых мышей из г. Еревана и г. Москвы была обнаружена асимметрия, выраженная в редукции семенников и пониженной фертильности гибридов F₁, полученных от скрещивания самок из гибридной популяции Закавказья и самцов *M. m. musculus* из г. Москвы [Мальцев, 2010; Maltcev, 2011].

Гаплогруппа В состоит из двух подгрупп, одна из которых содержит только гаплотипы *M. m. musculus* из г. Ишима (Западная Сибирь), другая имеет неоднородный состав и включает один гаплотип *M. m. wagneri* и два *M. m. musculus* (с. Тормосин, Волгоградская область) (рис. 1). Филогенетическая близость разных групп домовых мышей в данной гаплогруппе может быть связана как с гибридизацией разных форм, так и с особенностями их расселения по территории Восточной Европы и Сибири. Так, основателями

населения домовых мышей г. Ишима могли стать зверьки, привезённые из некоторых территорий современной Волгоградской области. Объединение гаплотипа *M. t. wagneri* с двумя гаплотипами *M. t. musculus* из с. Тормосин может быть обусловлено гибридизацией двух этих подвидов, а филогенетическое родство с гаплотипами *M. t. musculus* из г. Ишима со случайными инвазиями домовых мышей *M. t. musculus* из Волгоградской области в Западную Сибирь.

Гаплогруппа С выделяется на филогенетическом дереве с высокой поддержкой (рис. 1). Она объединяет гаплотипы из разных популяций *M. t. musculus*, обитающих в Восточной Европе (г. Кишинёв, г. Москва, Волгоградская область), а также гаплотип *M. t. gansuensis*. Попадание гаплотипа *gansuensis* в данную группу может быть связано с гибридизацией подвидов *M. t. musculus* и *M. t. gansuensis*, о чём неоднократно сообщалось ранее [Спиридонова и др., 2008б, 2011]. Представители *M. t. musculus* могли проникнуть в Южное Забайкалье с севера Забайкальского региона. Филогенетическая близость гаплотипа *gansuensis* может объясняться проникновением домовых мышей из европейской части России в регион обитания *M. t. gansuensis*. Перемещение синантропных домовых мышей на большие расстояния вместе с человеком отмечено многими исследователями, как на основании прямых наблюдений [Кучерук, 1994], так и генетических исследований [Спиридонова и др., 2008 а, б, 2011]. Так, ранее в популяции *M. t. musculus*, обитающей в Кабардино-Балкарии, обнаружили домовую мышь с RAPD-маркером, характерным для *M. t. gansuensis* [Спиридонова и др., 2008б]. Объединение гаплотипов, принадлежащих популяциям *M. t. musculus* из разных частей Восточной Европы: г. Кишинёв, г. Москва, Волгоградская область, можно объяснить расселением исходно

одной группы домовых мышей по территории обширного региона.

Объединение гаплотипов мышей из азиатской и европейской частей России в разные филогруппы в наших исследованиях согласуется с результатами одной из последних работ, посвящённых истории расселения домовых мышей *M. musculus* в северной Евразии [Suzuki et al., 2013]. В этой работе, также основанной на изучении полиморфизма мтДНК (цитохрома *b*, контрольного региона), было показано существование разных филогенетических линий на территории Восточной Европы и Азии, что может характеризовать разные пути заселения этих регионов домовыми мышами. По данным авторов, территория азиатской части России заселялась, скорее всего, одной группой домовых мышей.

Гаплотипы подвидов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* не образовали единых филогрупп на филогенетическом дереве и чаще располагались среди гаплотипов, относящихся к разным популяциям *M. t. musculus*. На байесовском дереве большинство гаплотипов *gansuensis* выделились как уникальные и расположились в базальной его части, за исключением одного, который присоединился к гаплотипам *M. t. musculus* из Восточной Европы (рис. 1). Ранее была показана широкая гибридизация *M. t. gansuensis* с другими таксонами домовых мышей в Прибайкалье и Приморье [Якименко и др., 2003; Спиридонова и др., 2008а, 2011]. Генетическая дивергенция по р-дистанции гаплотипов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* от *M. t. musculus* (г. Москва) была сходной – 1.0%.

Филогенетические сети, построенные с помощью разных методов (рис. 2, 3), также демонстрируют разделение гаплотипов на три группы, в значительной степени сходные по составу входящих в них гаплотипов с филогруппами байесовского дерева. На медианной сети (рис. 2) прослеживаются дихотомические связи между группами

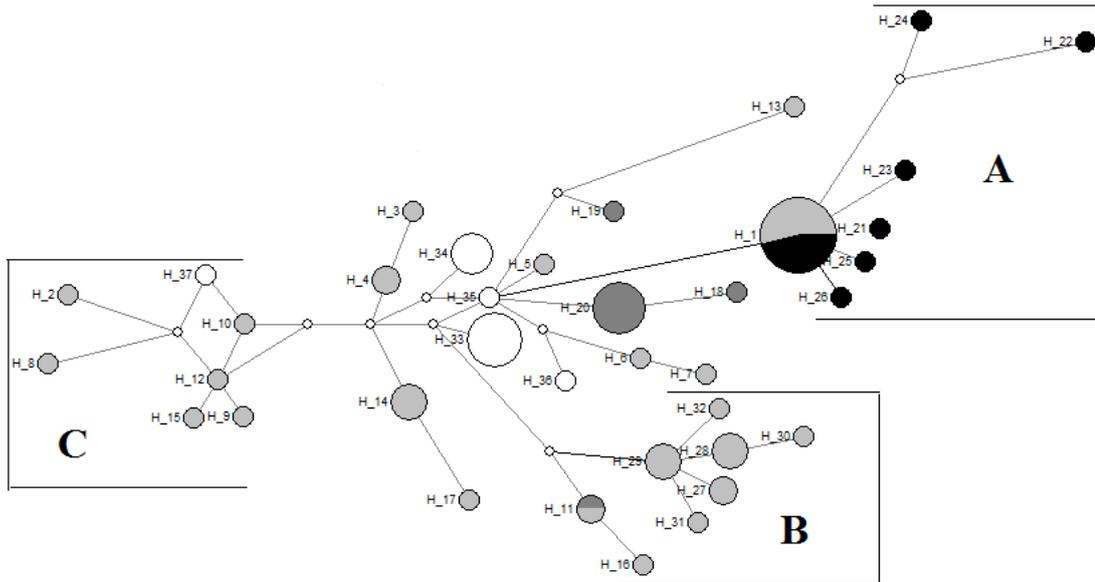


Рис. 2. Медианная сеть (Median-Joining), построенная в результате анализа 72 последовательностей мтДНК (Д-петля) *M. musculus*. (Размер кружков на рисунке прямо пропорционален числу входящих в них последовательностей.)

● – *M. musculus* x *M. domesticus* (г. Ереван).

● – *M. t. musculus*. Н_1, 2, 3, 8 (г. Москва); Н_27–32 (г. Ишим); Н_11–17 (с. Тормосин); Н_6, 7, 9, 10 (г. Кишинёв); Н_4 (г. Санкт-Петербург); Н_5 (г. Павлодар).

● – *M. t. wagneri* (окрестности г. Астрахани).

○ – *M. t. gansuensis* (с. Н. Цасучей).

○ – точки ветвления медианных векторов.

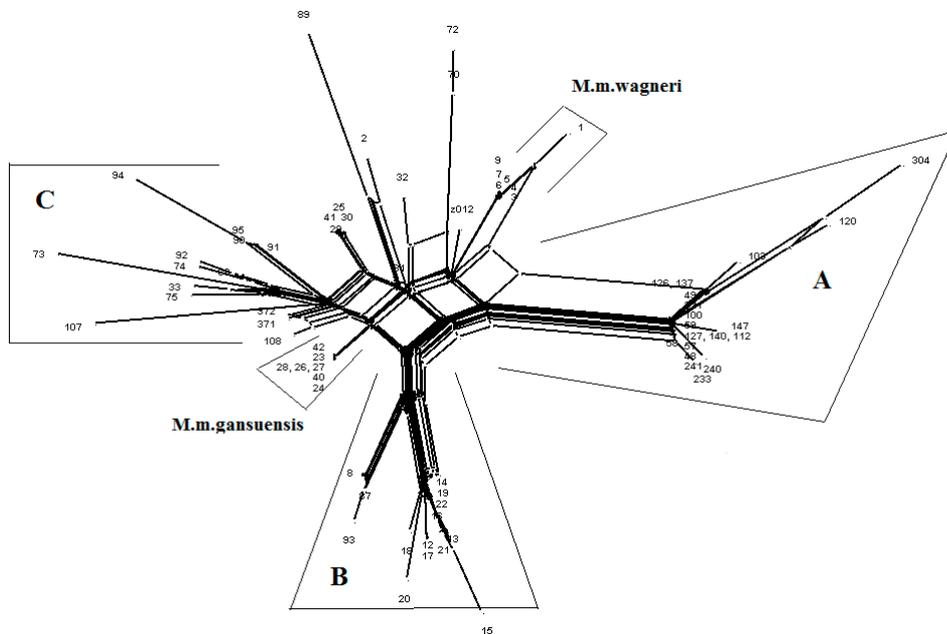


Рис. 3. Филогенетическая сеть NeighbourNet для 72 последовательностей мтДНК (Д-петля) *M. musculus*.

Номера последовательностей: 1–9 *M. t. wagneri*; 12–22 *M. t. musculus* г. Ишим; 23–33, 40–42 *M. t. gansuensis*; 48, 49, 57–59, 107, 108, 140, 321 *M. t. musculus* г. Москва; 70, 72–76 *M. t. musculus* г. Кишинев; 87–95 *M. t. musculus* Волгоградская область; 100, 103, 112, 120, 126, 127, 137, 147, 233, 240, 241, 304 *M. t. musculus* Ч *M. t. domesticus*; 371–372 *M. t. musculus* г. Санкт-Петербург; z012 *M. t. musculus* г. Павлодар.

А и В и параллельные линии, что, вероятно, указывает на возникновение мутаций в идентичных нуклеотидных позициях.

Группа С включает особей из разных популяций и характеризуется альтернативными связями, которые могли возникнуть в результате параллельных и повторных мутаций. Так, в центре группы С (рис. 2) виден ромб, куда входят три гаплотипа из трёх разных популяций. Возможно, в последовательностях этих линий параллельно и повторно происходили одинаковые мутации в аналогичных позициях. Группы последовательностей А, В и С (рис. 2) полностью повторяют топологию ветвления гаплотипов гаплогрупп на филогенетическом дереве (рис. 1). Как и на нём, выделение группы А выражено наиболее отчётливо. Это видно и на филогенетической сети split network, построенной с помощью метода NeighborNet (рис. 3). Данная сеть имеет звездообразную структуру, разделённую на три ствола. Первый ствол образует группу А, последовательности в которой соединяют параллельные линии. Это указывает на то, что в данной группе, объединяющей две популяции (Закавказье, г. Москва) независимо в каждой из них могли происходить сходные мутации, приведшие к дивергенции этой группы. Группа В также образует единый ствол, но имеющий бифуркацию в середине на две ветви. В каждую из ветвей входят гаплотипы из разных популяций *M. t. musculus* с юга европейской части России (окрестности г. Астрахани, с. Тормосин) и Западной Сибири (г. Ишим). По-видимому, ранее данные популяции составляли единую группу, которая разделилась на две линии в процессе расселения и географической изоляции.

Группа С образует ствол, от которого отходят разнонаправленные линии, включающие последовательности нескольких популяций *M. musculus*

(г. Кишинёв, г. Москва, г. Санкт-Петербург, Волгоградская область, Забайкалье). Структура линий этой группы на сети может свидетельствовать о том, что последовательности происходят от нескольких популяций, то есть о её гибридном происхождении. На это указывают и высокие значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия популяций, входящих в состав этой группы (табл. 2). Кроме того, как уже указывалось выше, данные морфологического анализа показывают, что все особи из г. Кишинёва, г. Санкт-Петербурга, Цимлянских песков отличались по морфологическим признакам от типичных *M. musculus*. В двух первых точках были обнаружены морфологические особенности, характерные как для *M. musculus*, так и *M. domesticus*.

Относительно подвидов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* следует отметить, что в отличие от топологии филогрупп байесовского дерева, в сети split network *wagneri* и *gansuensis* образуют небольшие ветви (рис. 3), отделённые от всех последовательностей, но недостаточное количество данных не позволяет выделить эти подвиды в отдельные группы.

Заключение

Эволюционную историю ныне синантропных таксонов домашних мышей можно разделить на два периода [Kotenkova, Maltzev, 2012]. Первый из них начался после дифференциации этих таксонов, последовавшей за их расселением из центра возникновения в Северной Индии [Boursot et al., 1996] и продолжался до становления синантропного образа жизни. Второй тесно связан с историей человека, поскольку представители *M. musculus* и *M. domesticus*, благодаря уникальному набору экологических, физиологических и этологических адаптаций, стали настоящими синантропными видами, то есть смогли не только обитать в постройках человека, но и расселяться

с ним по всей территории земного шара [Котенкова, Мунтяну, 2007]. Именно это привело к существенному значению непреднамеренных инвазий в эволюционной судьбе этих грызунов. Начало второго периода, по всей видимости, связано с натуфийской культурой, которая характеризуется резким скачком в истории человечества, а именно, переходом от жизни в пещерах к постройке настоящих жилищ, к раннему земледелию и скотоводству. Примерный возраст этой культуры – 10 тысяч лет до н.э. [Auffray et al., 1988; Лавренченко, 1994б].

С помощью филогеографического подхода, использованного в данной работе, показано существование трёх филогенетических групп *M. musculus*, населяющих территорию России и ближнего зарубежья. Первую из них составляют домовые мыши из зоны гибридизации Закавказья. Они характеризуются наибольшей генетической дивергенцией от других гаплогрупп по данным р-дистанции, высоким генным разнообразием и относительно большим количеством трансверсий. Полученные нами данные подтверждают заселение Закавказья линией *M. musculus* (или её предковой формой), родственной домовым мышам Восточной Европы. Во вторую филогенетическую линию, разделённую на две подгруппы, входят домовые мыши, обитающие в Цимлянских песках и на юге Западной Сибири (г. Ишим). Третья группа образована представителями популяций *M. t. musculus*, распространёнными в разных частях Восточной Европы: по нашим данным, от г. Кишинёва на западе до Дона на востоке и до г. Санкт-Петербурга на севере. Сузуки с соавторами [Suzuki et al., 2013] выделяют несколько филогенетических линий *Mus musculus* (Mus-1a, b, c, Mus-2). Для сравнения наших данных с результатами этих авторов мы построили байесовское дерево, включив в него гаплотипы из Генбанка (GenBank\NCBI), депонированные

Сузуки с соавторами [Suzuki et al., 2013] для России и некоторых прилежащих территорий (дерево в данной работе не приводится). На этом дереве мыши из г. Ишима вошли в одну филогруппу с гаплотипами из городов Новосибирска, Иркутска, Комсомольска-на-Амуре из работы Сузуки с соавт. [Suzuki et al., 2013]. Это свидетельствует в пользу колонизации этой обширной части Сибири одной филогенетической линией домовых мышей, расселяющейся по Транссибирской и Байкало-Амурской железнодорожным магистралям. Образцы домовых мышей авторов [Suzuki et al., 2013] из городов Москвы, Астрахани и Кишинёва и наши из тех же точек относятся к разным филогруппам. Удивляет тот факт, что единственный гаплотип из г. Москвы и несколько гаплотипов из г. Томска принадлежат к мтДНК *M. domesticus* и попадают в одну из филогрупп этого вида. Это противоречит всем имеющимся данным, полученным разными методами [Межжерин, Котенкова, 1989; Mezherin, Kotenkova, 1992; Милишников, 1994], поскольку все исследованные до сих пор выборки из г. Москвы относились к *M. musculus*. Наши результаты существенно расширяют представления о филогеографии *M. musculus* на территории России и ближнего зарубежья по сравнению с другими исследованиями [Geraldès et al., 2008; Bonhomme et al., 2011; Macholán et al., 2012; Suzuki et al., 2013; Jing et al., 2014]. Филогеографическая структура *M. musculus* согласно нашим данным оказалась неоднородной. Это характерно и для других таксонов домовых мышей [Geraldès et al., 2008; Rajabi-Maham et al., 2008, 2012; Jones et al., 2011; Bonhomme et al., 2011; Macholán et al., 2012; Rajabi-Maham, Katouzian, 2013; Suzuki et al., 2013; Jing et al., 2014]. Так, ни один из анализируемых нами подвидов *M. musculus* не образовал единой филогруппы. Вероятно, это обусловлено гибридизацией, возникающей в

результате постоянных случайных инвазий домовых мышей разных таксонов, происходящих в результате их перемещений с людьми. В итоге представители одного таксона оказываются в пределах ареала другого, что приводит к их скрещиванию как на видовом, так и внутривидовом уровнях, что уже обсуждалось целым рядом авторов [Котенкова, 2000, 2002; Спиридонова, 2005; Спиридонова и др., 2008б, 2011]. Об этом свидетельствует высокая нуклеотидная и гаплотипическая изменчивость, а также морфологические особенности домовых мышей некоторых популяций. Наши данные подтверждают существенную роль инвазий в формировании генетической структуры популяций разных форм и зон гибридизации. Следствием широкомасштабной гибридизации может быть «дедифференциация» синантропных таксонов, на что указывал ряд отечественных авторов [Котенкова, 2000, 2002; Якименко и др., 2003; Kotenkova, 2004; Спиридонова и др., 2008б, 2011].

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта президента РФ № МК-3909.2015.4. Авторы выражают благодарность Абрамсон Н.И., Родченковой Е.Н., Костыгову А.Ю., Бодрову С.Ю., Петровой Т.В., за предоставленную возможность проведения исследований в лаборатории молекулярной систематики Зоологического института Российской Академии Наук, а также за помощь в проведении исследований.

Литература

Дёмин Ю.С., Мазин С.М. Обнаружение и анализ t-гаплотипов в городской популяции домовых мышей (*Mus musculus* L.) // Доклады АН СССР. 1984. Т. 277. № 6. С. 1476–1478.

Дёмин Ю.С., Мазин С.М. Обнаружение и анализ t-гаплотипов в генофонде домовых мышей (*Mus musculus*) на

территории Литвы // Доклады АН СССР. 1985. Т. 285. № 3. С. 704–705.

Коробицина К.В., Якименко Л.В. Роль и место *wagneri*-подобных форм домовых мышей (Rodentia, Muridae) в фауне России и сопредельных стран // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, вып. 8. С. 1081–1030.

Котенкова Е.В. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s. l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2000. 55 с.

Котенкова Е.В. Гибридизация синантропных видов домовых мышей и её роль в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 6. С. 580–593.

Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 525–539.

Кучерук В.В. Ареал домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 56–61.

Лавренченко Л.А. Анализ краниометрических признаков домовых мышей *Mus musculus sensu lato* (Rodentia, Muridae): многомерный подход // Зоологический журнал. 1994а. Т. 73, вып. 7, 8. С. 169–178.

Лавренченко Л.А. Палеонтология и зооархеология // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994б. С. 9–13.

- Мазин С.М. Распространение t-гаплотипов по ареалу домового мышья (*Mus musculus* s. str.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 21 с.
- Мазин С.М., Котенкова Е.В., Орлов В.Н. Обнаружение сложного t-гаплотипа в генофонде синантропной популяции *Mus musculus* Кишинёва // Доклады АН СССР. 1987. Т. 297. № 3. С. 715–717.
- Мальцев А.Н. Оценка фертильности самцов домашних мышей из зоны гибридизации в Закавказье // Материалы конференции «Целостность вида у млекопитающих. Изолирующие барьеры и гибридизация». М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 57.
- Мальцев А.Н., Баженов Ю.А. Филогеография домашней мыши *Mus musculus* на территории России и Ближнего Зарубежья и роль инвазий // Электронное периодическое издание ЮФУ «Живые и биокосные системы». 2013. № 5 // URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-5/article-11>. Проверено 15.12.2015 г.
- Межжерин С.В. Биохимическая систематика // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 27–36.
- Межжерин С.В., Котенкова Е.В. Генетическое маркирование подвидов домашних мышей фауны СССР // Доклады АН СССР. 1989. Т. 304. № 5. С. 1272–1275.
- Межжерин С. В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г. Гибридные зоны // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 37–50.
- Милишников А.Н. Внутривидовой генетический полиморфизм // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 116–140.
- Милишников А.Н. Разграничение древнего и эволюционно-нового полиморфизма в популяциях надвидового комплекса домашних мышей *Mus musculus sensu lato* // Доклады Академии наук. 2004. Т. 397. № 2. С. 281–285.
- Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Лебедев В.С. Происхождение домашних мышей Закавказья (надвидовой комплекс *Mus musculus*). Новый взгляд на пути их расселения и эволюцию // Генетика. 2004. Т. 40. № 9. 1234–1250.
- Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Рафиев А.Н., Орлов В.Н. Высокий уровень интрогрессии генов *Mus domesticus* в популяции мыши *Mus musculus* s. str. Закавказья // Доклады АН СССР. 1990. Т. 311. № 3. С. 764–768.
- Огнёв С.И., Гептнер В.Г. Род *Mus* // Млекопитающие Среднего Копет-Дага и прилегающей равнины / Труды научно-исследовательского института зоологии. М.: МГУ, 1929. Т. 3, вып. 1. С. 92–98.
- Спиридонова Л.Н. Молекулярно-генетические аспекты естественной гибридизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Биол.-почв. ин-т ДВО РАН. Владивосток, 2005. 23 с.
- Спиридонова Л.Н. Интрогрессия маркеров ядерной и митохондриальной ДНК *Mus musculus musculus* в аборигенные популяции мышей Средней Азии (*M. m. wagneri*) и юга Сибири (*M. m. gansuensis*) // Молекулярная биология. 2014. Т. 48. № 1. С. 89–98.
- Спиридонова Л.Н., Киселёв К.В., Коробицина К.В. Несогласованность распространения маркеров разных систем наследования (я-, мтДНК и хромосомы) в надвидовом комплексе *Mus musculus* как следствие обширной гибридизации в Приморье // Генетика. 2011. Т. 47. №1. С. 115–125.

- Спиридонова Л.Н., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. Генетическая дифференциация подвидов домового мыши *Mus musculus* и их таксономические взаимоотношения: данные RAPD-PCR анализа // Генетика. 2008а. Т. 44. № 6. С. 841–849.
- Спиридонова Л.Н., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. Генетическое разнообразие домового мыши *Mus musculus* и географическое распределение её подвидоспецифических RAPD-маркеров на территории России // Генетика. 2008б. Т. 44. № 5. С. 674–685.
- Спиридонова Л.Н., Челомина Г.Н., Мориваки К., Йонекава Х., Богданов А.С. Генетическое и таксономическое разнообразие домовых мышей азиатской части бывшего СССР // Генетика. 2004. Т. 40. №10. С. 1378–1388.
- Фрисман Л.В. Видообразование и систематика грызунов (Rodentia: Sciuridae, Cricetidae, Muridae) по данным аллозимного анализа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Биол.-почв. ин-т ДВО РАН. Владивосток, 2008. 35 с.
- Якименко Л.В., Коробицина К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилегающих стран // В сб.: Проблемы эволюции / Под ред. А.П. Крюкова, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 62–89.
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCR based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. V. 25. P. 4692–4693.
- Auffray J.-C., Tchernov E., Nevo E. Origine du commensalisme de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-a-vis de l'homme // Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, Sciences de la vie. 1988. V. 307. P. 517–522.
- Auffray J.-C., Vanlerberghe F., Britton-Davidian J. The house mouse progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach // Biological Journal of the Linnean Society. 1990. V. 41. Issue 1–3. P. 13–25.
- Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge. MA: Harvard University Press, 2000. 484 p.
- Avise J.C., Arnold J., Ball R. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annual Review of Ecology and Systematics. 1987. V. 18. P. 489–522.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology Evolution. 1999. V. 16. P. 37–48.
- Bayona-Bafaluy M.P., Acin-Perez R., Mullikin J.C., Park J.S., Moreno-Loshuertos R., Hu P., Perez-Martos A., Fernandez-Silva P., Bai Y., Enriquez A. Revisiting the mouse mitochondrial DNA sequence // Nucleic Acids Research. 2003. V. 31. P. 5349–5355.
- Boissinot S., Boursot P. Discordant phylogeographic patterns between the Y chromosome and mitochondrial DNA in the house mouse: selection on the Y chromosome? // Genetics. 1997. V. 146. P. 1019–1034.
- Bonhomme F., Orth A., Cucchi T., Rajabi-Maham H., Catalan J., Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization // Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences. 2011. V. 278. P. 1034–1043.
- Boursot P., Din W., Anand R., Darviche D., Dod B., Deimling von F., Talwar G.P., Bonhomme F. Origin and radiation of the house mouse: mitochondrial DNA phylogeny // Journal of Evolutionary Biology. 1996. V. 9. P. 391–415.
- Cucchi T., Auffray J.C., Vigne J.D. History of house mouse synanthropy and dispersal in the Near East and Europe: a zooarchaeological insight // In: Evolution of the House Mouse / Eds. M. Macholán,

- S.J.E. Baird, P. Munclinger, J. Pialek. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. P. 65–93.
- Cucchi T., Kovács E.Z., Berthon R., Orth A., Bonhomme F., Evin A., Siahsarvie R., Darvish J., Bakhshaliyev V., Marro A. On the trail of Neolithic mice and men towards Transcaucasia: zooarchaeological clues from Nakhchivan (Azerbaijan) // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2013. V. 108. P. 917–928.
- Cucchi T., Vigne J.D. Origin and diffusion of the house mouse in the Mediterranean // *Human Evolution*. 2006. V. 21. P. 95–106.
- Cucchi T., Vigne J.D., Auffray J.-C. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz and Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2005. V. 84. P. 429–445.
- Eversmann E. Einige Beiträge zur Mammalogie und Ornithologie des Russischen Reichs // *Bulletin of the Natural History Society of Moscow*. 1848. V. 1. P. 186–227.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin, version 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // *Evolutionary Bioinformatics Online*. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Geraldes A., Basset P., Gibson B., Smith K.L., Harr B., Yu H.-T., Bulatova N., Ziv Y., Nachman M.W. Inferring the history of speciation in house mice from autosomal, X-linked, Y-linked and mitochondrial genes // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. P. 5349–5363.
- Guénet J.-L., Bonhomme F. Wild mice: an ever-increasing contribution to a popular mammalian model // *Trends in Genetics*. 2003. V. 19. № 1. P. 24–31.
- Gündüz I., Rambau R.V., Tez C., Searle J.B. Mitochondrial DNA variation in the western house mouse (*Mus musculus domesticus*) close to its site of origin: studies in Turkey // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2005. V. 84. P. 473–485.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Research*. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // *Molecular biology and evolution*. 2006. V. 23. P. 254–267.
- Jing M., Yu H.-T., Bi X., Lai Y.-C., Jiang W., Huang L. Phylogeography of Chinese house mice (*Mus musculus musculus/castaneus*): distribution, routes of colonization and geographic regions of hybridization // *Molecular Ecology*. 2014. V. 23. P. 4387–4405.
- Jones E.P., Jyhannesdyttir F., Гьндүз I., Richards M.B., Searle J.B. The expansion of the house mouse into north-western Europe // *Journal of Zoology*. 2011. V. 283. P. 257–268.
- Khlyap L.A., Warshavskiy A.A. Synanthropic and agrophilic rodents as invasive alien mammals // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. V. 1, № 4. P. 301–312.
- Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavskiy A.A. Biological Invasions on Russian Territory: Mammals // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. V. 1, № 2. P. 127–140.
- Kotenkova E.V. Hybrid zones of house mice of genus *Mus* in Russia and neighboring countries: role of hybridization in evolution of commensal taxa // *Russian Journal of Theriology*. 2004. V. 3. № 1. P. 25–32.
- Kotenkova E.V., Maltsev A.N. The role of invasions in evolution of commensal taxa of *Mus musculus sensu lato* species group // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2012. V. 3. № 3. P. 230–234.
- Kraft R. Merkmale und Verbreitung der Hausmaus *Mus musculus musculus* L., 1758, und *Mus musculus domesticus* Ruty, 1772 (Rodentia, Muridae) in Bayern //

- Zeitschrift für Säugetierkunde. 1984/85. V. 32. P. 1–12.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species Database (Электронный документ) // Invasive Species Specialist Group (ISSG). 2000. // (<http://www.issg.org/database/species/search.asp?st=100ss>). Проверено 17.09.2010.
- Macholán M., Vyskočilová-Mrkvicová M., Bejček B., Šťastný K. Mitochondrial DNA sequence variation and evolution of Old World house mice (*Mus musculus*) // Folia Zoology. 2012. V. 61. P. 284–307.
- Maltcev A.N. Evaluation of fertility in males of the house mice from the Transcaucasian hybrid zone // 7th International Congress of Systematic and Evolutionary Biology «Biosystematics». Abstracts / Eds. T. Borsch, P. Giere, J. Hoffmann, R. Jahn, C. Lühne, B. Nordt, M. Ohl. Berlin: Published by Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahem, 2011. P. 239.
- Marshall J.T. Identification and scientific names of Eurasian house mice and their European allies, subgenus *Mus* (Rodentia: Muridae). Springfield: Virginia, 1998. 80 p.
- Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V. Biochemical systematics of house mice from the Central palearctic region // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. 1992. V. 30. P. 180–188.
- Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V., Mikhailenko A.G. The house mice, *Mus musculus* s. l., hybrid zone of Transcaucasus // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1998. V. 63. P. 154–168.
- Orth A.L., Auffray J.-C., Bonhomme F. Two deeply divergent mitochondrial clades in the wild mouse *Mus macedonicus* reveal multiple glacial refuges south of Caucasus // Heredity. 2002. V. 89. P. 353–357.
- Posada D., Crandall K.A. ModelTest: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. V. 14. P. 817–818.
- Prager E.M., Orrego C., Sage R.D. Genetic variation and phylogeography of central Asian and other house mice, including a major new mitochondrial lineage in Yemen // Genetics. 1998. V. 150. P. 835–861.
- Prager E.M., Sage R.D., Gyllensten U., Thomas W.K., Hubner R. Mitochondrial DNA sequence diversity and the colonization of Scandinavia by house mice from East Holstein // Biological Journal of Linnean Society. 1993. V. 50. P. 85–122.
- Prager E.M., Tichy H., Sage R.D. Mitochondrial DNA sequence variation in the eastern house mouse, *Mus musculus*: comparison with other house mice and report of a 75-bp tandem repeat // Genetics. 1996. V. 143. P. 427–446.
- Rajabi-Maham H., Katouzian A.-R. Evaluation of effectiveness of some mitochondrial genes in biosystematics and phylogeographic studies of house mouse (*Mus musculus*) subspecies // Progress in Biological Sciences. 2013. № 2. V. 3. P. 39–66.
- Rajabi-Maham H., Orth A., Bonhomme F. Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe // Molecular Ecology. 2008. V. 17. P. 627–641.
- Rajabi-Maham H., Orth A., Siahsarvie R., Boursot P., Darvish J., Bonhomme F. The south-eastern house mouse *Mus musculus castaneus* (Rodentia: Muridae) is a polytypic subspecies // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. V. 107. P. 295–306.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
- Rozas J., Sanchez-DeI, Barrio J.C., Messeguer X., Rozas R. Dnasp, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 2496–2497.
- Suzuki H., Nunome M., Kinoshita G., Aplin K.P., Vogel P., Kryukov A.P., Jin M.-L., Han S.-H., Maryanto I., Tsuchiya K.,

- Ikeda H., Shiroishi T., Yonekawa H., Moriwaki K. Evolutionary and dispersal history of Eurasian house mice *Mus musculus* clarified by more extensive geographic sampling of mitochondrial DNA // *Heredity*. 2013. V. 111. P. 375–390.
- Tchernov E. Commensal animals and human sedentism in the Middle East // *In Animals and Archaeology: 3. Early Herders and Their Flocks* / Eds. J. Clutton-Brock, G. Grigson. Oxford: British Archaeological Reports, 1984. P. 91–115.
- Tchernov E. Biological evidence for human sedentism in Southwest Asia during the Natufian // *The Natufian Culture in the Levant* / Eds. O. Bar-Yosef, F. Valla. Ann Arbor, MI: International Monographs in Prehistory, 1991a. P. 315–40.
- Tchernov E. Of mice and men: biological markers for long-term sedentism – a reply // *Paléorient*. 1991b. V. 17. P. 153–60.
- Tchernov E. From sedentism to domestication: a preliminary review for Southern Levant // *Skeletons in Her Cupboard: Festschrift for Juliet Clutton-Brock* / Eds. A.T. Clason, S. Payne, H.P. Uerpmann. Oxford: Oxbow Books, 1993. P. 189–233.
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // *Nucleic Acids Research*. 1994. V. 22. P. 4673–4680.
- Vanlerberghe F., Boursot P., Catalan J. Analyse génétique de la zone d'hybridation entre les deux sous-espèces de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus musculus* en Bulgarie // *Genome*. 1988. V. 30. P. 427–437.
- Vanlerberghe F., Dod B., Boursot P., Bellis M., Bonhomme F. Absence of Y chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus* // *Genetical Research*. 1986. V. 48. P. 191–197.
- Yonekawa H., Tsuda K., Tsuchiya K., Yakimenko L.V., Korobitsyna K.V., Chelomina G.N., Spiridonova L.N., Frisman L.V., Kryukov A.P., Moriwaki K. Genetic diversity, geographic distribution and evolutionary relationships of *Mus musculus* subspecies based on polymorphisms of mitochondrial DNA // *Problems of Evolution* / Eds. A.P. Krukov, L.V. Yakimenko. Vladivostok: Dalnauka, 2003. V. 5. P. 62–89.

ROLE OF INVASIONS IN FORMATION OF PHYLOGEOGRAPHY STRUCTURE OF HOUSE MICE *MUS MUSCULUS* IN SOME TERRITORIES OF RUSSIA AND ADJACENT TO RUSSIA TERRITORIES

© 2016 Maltsev A.N.^{1*}, Stakheev V.V.^{2**}, Kotenkova E.V.¹

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119071

² Institute of Arid Zones, the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Rostov-on-Don, 344006

E-mail: * aleks.maltcev@gmail.com, ** stvaleriy@yandex.ru

The role of invasions in formation of phylogeographic structure of commensal species, house mouse *Mus musculus*, was investigated. The expected paths of this species settling in Russia and adjacent to Russia territories were analyzed. Genetic variability was studied in subspecies and populations of *Mus musculus* according to the polymorphisms of the control region (D-loop) of mtDNA. The data obtained indicate the presence of three phylogenetic lines living in Russia and neighboring countries: the first line includes house mice from the zone of hybridization in Transcaucasia and *M. m. musculus* from Moscow; the second one includes house mice from the south of European part of Russia and Western Siberia; the third line consists of *M. m. musculus* populations from Eastern Europe. Invasions influenced the heterogeneity of phylogeographic structure of *M. musculus*. None of investigated subspecies (*M. m. musculus*, *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*) formed a single phylogroup. This is probably due to the hybridization between different parapatric taxa of house mice, both at the specific and intraspecific levels.

Key words: invasions, house mice, *M. musculus*, phylogeography structure, mtDNA.

ЗАРАЖЁННОСТЬ РЫБ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЧУЖЕРОДНЫМ ПАРАЗИТОМ *NICOLLA SKRJABINI* (IWANITZKY, 1928) (TREMATODA, OPESCOELIDAE)

© 2016 Минеева О.В.*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003

E-mail: * ksukala@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2015

На основании результатов исследований 2009–2014 гг. даётся анализ заражённости 6 видов рыб Саратовского водохранилища чужеродной трематодой *Nicolla skrjabini*, естественный ареал которой ограничен реками Азово-Черноморского и Балтийского бассейнов. Отмечена высокая встречаемость марит трематоды у бычка-кругляка и бычка-головача (Teleostei, Gobiidae), также вселенцев в водоём.

Ключевые слова: трематода, *Nicolla skrjabini*, чужеродный паразит, заражённость, Саратовское водохранилище.

Введение

Вселение новых видов в экологические системы – широко распространённый естественный процесс, происходивший во все геологические эпохи существования жизни [Полякова, 2008]. Однако благодаря глобализации хозяйственной деятельности человека он особенно интенсивно протекает в современный период. В последние десятилетия отмечено резкое возрастание темпов вселения в водные экосистемы всего мира чужеродных организмов (биологическая инвазия). Так, за последние 60 лет количество чужеродных видов, обнаруженных в Балтийском и Каспийском морях, превысило число регистраций таких видов в этих морях за весь предшествующий период наблюдений [Алимов и др., 2000].

В случае очевидно отрицательного воздействия (с точки зрения человека) видов-вселенцев на экосистему или хозяйственную деятельность можно говорить о так называемом

«биологическом загрязнении» экосистем, под которым понимается вселение и развитие популяций чужеродных видов организмов, преднамеренно или непреднамеренно занесённых человеком в природные экосистемы [Колонин и др., 1992; Efford et al., 1997; Биологические инвазии..., 2004]. Такое «биологическое загрязнение» сравнимо по своим последствиям с другими видами загрязнения, а в ряде случаев ущерб окружающей среде от видов-вселенцев значительно превышает отрицательные последствия всех других антропогенных факторов [Алимов и др., 2000].

Кроме того, в отличие от большинства загрязняющих веществ, которые в экосистемах обычно трансформируются в ходе процессов самоочищения и поддаются контролю со стороны человека, непредсказуемость и практическая неустранимость «биологического загрязнения» делает его специфической и весьма мощной формой антропогенного воздействия. Это явление приобрело глобальный

характер, а инвазии чужеродных организмов признаны одним из ведущих факторов трансформации природных экосистем [Биологические инвазии..., 2004].

Среди компонентов «биологического загрязнения» значительное место занимают паразитические виды. Вселение новых видов паразитов может происходить следующими путями: случайный занос вместе с акклиматизируемыми или интродуцируемыми хозяевами и саморасселение после устранения физических или экологических преград [Жохов, Пугачёва, 2001]. Появление неспецифических паразитов может стать причиной эпизоотий аборигенных видов, что неоднократно описывалось в литературе [Лутта, 1941; Molnar et al., 1994; Иванов, 2003; Бисерова, 2005; и др.].

Период изучения паразитов рыб Волги охватывает почти полтора века. В бассейне Волги до зарегулирования стока и превращения её в каскад водохранилищ было известно 267 видов паразитов [Богданова, Никольская, 1965]. В настоящее время зарегистрировано 635 видов паразитов рыб, из которых 402 относится к Metazoa [Жохов и др., 2014].

Список трематод рыб бассейна Волги включает 107 видов, из них 6 видов являются чужеродными (4 вида на фазе мариты и 2 вида на фазе метацеркарии) [Молодожникова, Жохов, 2007]. К настоящему времени у рыб Саратовского водохранилища зарегистрировано 3 вида трематод-вселенцев (*Nicolla skrjabini*, *Apophallus muehlingi* (mtc.) и *Rossicotrema donicum* (mtc.)) [Бурякина, 1995; Минеева, 2012, 2013; Евланов и др., 2013].

Целью настоящей работы является исследование заражённости рыб Саратовского водохранилища чужеродной трематодой *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928).

Естественный ареал *N. skrjabini* ограничен реками Азово-Черноморского и Балтийского бассейнов. Первым промежуточным

хозяином для паразита служит брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), вторым – рачки-гаммариды [Стенько, 1976]. Эта кишечная трематода обладает широким кругом дефинитивных хозяев (27 видов рыб) [Жохов и др., 2006; Молодожникова, Жохов, 2007].

Материал и методика

Материалом для работы послужили паразитологические исследования рыб, проведённые в районе Мордово-Кольцовского участка Саратовского водохранилища (53°10' с. ш. – 49°26' в. д.) (средний участок водохранилища). Географические координаты определяли при помощи GPS прибора марки Garmin GPS 72H.

В период 2009–2014 гг. методом полного гельминтологического вскрытия [Скрябин, 1928] исследовано 546 экз. взрослых рыб 6 видов (табл. 1).

Вскрытие рыб, сбор, фиксацию и камеральную обработку паразитов проводили по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985]. Для количественной характеристики заражённости животных использовались следующие показатели: экстенсивность инвазии (процентная доля заражённых особей в общем числе исследованных рыб), интенсивность инвазии (минимальное и максимальное число паразитов на одной особи рыб) и индекс обилия паразитов (средняя численность паразита у всех исследованных рыб, включая незаражённых). В случае недостаточной выборки (менее 15 экз.) при расчёте значений экстенсивности инвазии указывалось число заражённых особей среди общего количества вскрытых [Догель, 1933].

Результаты и их обсуждение

В Саратовском водохранилище чужеродная трематода *Nicolla skrjabini* впервые была отмечена в начале 1990-х гг. у обыкновенного ерша; заражёнными оказались 4 рыбы из 12 при средней численности паразитов 0.50 экз. [Бурякина, 1995].

Таблица 1. Количество исследованных рыб

Хозяин	Период исследования, гг.	Количество вскрытых рыб, экз.
Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i> Pallas, 1814	2009–2014	305
Бычок-головач <i>Neogobius iljini</i> Vasiljeva et Vasiljev, 1996	2009–2014	120
Сом обыкновенный <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	2012	4
Судак обыкновенный <i>Stizostedion lucioperca</i> Linnaeus, 1758	2012	32
Окунь речной <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	2012	41
Ёрш обыкновенный <i>Gymnocephalus cernuus</i> Linnaeus, 1758	2012–2014	44

До строительства Волго-Донского канала (1952 г.) этот вид в Волге не отмечался [Жохов, Пугачёва, 2001]. Появление *N. skrjabini* в Волжских водохранилищах стало возможным с проникновением через межбассейновый канал брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* (первый промежуточный хозяин трематоды), который мог быть перенесён с балластными водами судов или при транспортировке песка и гравия на открытых баржах при дноуглубительных работах [Тютин, Слынько, 2008; Яковлев и др., 2009].

Моллюски появились в дельте Волги в конце 1960-х гг. [Белявская, Вьюшкова, 1971], а в 1971 г. были уже многочисленными [Пирогов, 1972]. Однако трематода долгое время не регистрировалась в районе дельты и Нижней Волги. Впервые о появлении *N. skrjabini* в бассейне Волги сообщает Ю.С. Донцов [1979]. Он приводит её в списке паразитов рыб Волгоградского водохранилища, однако не указывает хозяина, у которого она обнаружена.

С середины 1990-х гг. на фоне повышения среднегодовых значений температуры наблюдается постепенное расселение литоглифа и ассоциированных с ним трематод вверх по Волге [Зинченко и др., 2007; Тютин, Слынько, 2008; Яковлев и др., 2009; Тютин и др., 2011]. В 1993–1996 гг. моллюск зарегистрирован в Саратовском водохранилище, где был

редким в зоне зарослевых мелководий [Попченко, 1997]. Примерно в это время (1990–1993 гг.) в водоеме обнаружена и трематода *N. skrjabini* [Бурякина, 1995]. В настоящее время *L. naticoides* (рис. 1) широко расселился по всей прибрежной зоне Саратовского водохранилища, его средневзвешенная биомасса достигает 3.6 г/м² (41% от общей биомассы «мягкого» бентоса) [Зинченко, Курина, 2011].

В ходе шестилетних исследований (2009–2014 гг.) фауны паразитов рыб Саратовского водохранилища трематода-вселенец *N. skrjabini* зарегистрирована нами для 6 видов рыб (табл. 2).

Заражение дефинитивных хозяев происходит через инвазированных бокоплавов, что обуславливает высокую заражённость именно рыб-бентофагов. В условиях Саратовского водохранилища основная роль в поддержании численности чужеродной трематоды (рис. 2) принадлежит бычку-кругляку и бычку-головачу (Gobiidae), также вселенцам в водоём.

Согласно литературным данным [Баянов, Клевакин, 2005; Никуленко, 2006; Семенов, 2009], гаммариды играют существенную роль в питании бычковых рыб Волжских водохранилищ. Наибольшие показатели заражённости паразитом отмечены у бычка-головача (табл. 2), что отражает высокий уровень потребления им этой группы бентосных организмов.



Рис. 1. *Lithoglyphus naticoides*. Типичная особь из Саратовского водохранилища [из: Антонов, 2008].

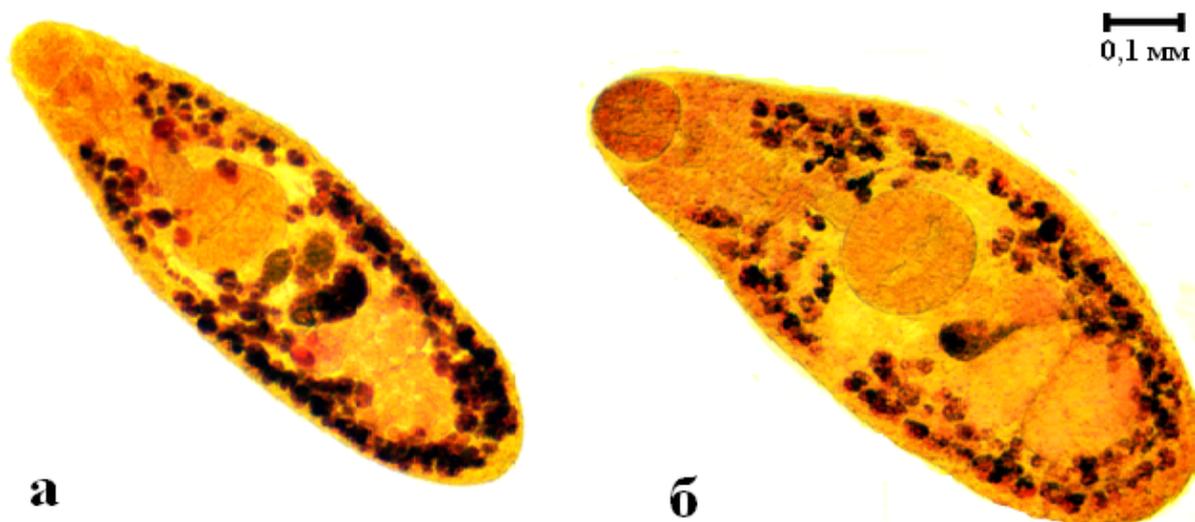


Рис. 2. Марита *Nicolla skrjabini*: а – трематода от бычка-головача; б – трематода от бычка-кругляка.

Таблица 2. Заражённость рыб Саратовского водохранилища трематодой *N. skrjabini*

Хозяин	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Бычок-кругляк	61.97	1–240	6.75
Бычок-головач	90.00	2–195	19.03
Сом	2(4)	13–30	10.75
Судак	3.13	1	0.03
Окунь	4.88	1–3	0.10
Ёрш	18.18	1–8	0.57

Встречаемость и средняя численность трематоды *N. skrjabini* у бычка-кругляка и бычка-головача Саратовского водохранилища в течение всего периода исследований

поддерживается на стабильно высоком уровне (табл. 3).

Существуют определённые межгодовые различия в заражённости 2 видов бычков исследуемой трематодой,

Таблица 3. Заражённость бычков Саратовского водохранилища трематодой *N. skrjabini* в отдельные годы

Год	Хозяин	Экстенсивность инвазии, %	Индекс обилия, экз.
2009	Бычок-кругляк, n = 35	51.43	1.54
	Бычок-головач, n = 8	7(8)	12.38
2010	Бычок-кругляк, n = 116	54.31	5.89
	Бычок-головач, n = 17	100.00	15.29
2011	Бычок-кругляк, n = 79	87.34	8.27
	Бычок-головач, n = 36	100.00	29.58
2012	Бычок-кругляк, n = 37	48.65	12.95
	Бычок-головач, n = 24	87.50	17.17
2013	Бычок-кругляк, n = 22	50.00	5.32
	Бычок-головач, n = 15	73.33	7.27
2014	Бычок-кругляк, n = 16	62.50	4.63
	Бычок-головач, n = 20	80.00	16.90

Примечание. n – количество вскрытых рыб, экз.

что может быть связано с изменением численности кормовых организмов, служащих промежуточными хозяевами в цикле развития паразита.

Типичным бентофагом является и обыкновенный ёрш [Иванова, 1981; Кияшко, 1982]. Разные виды бокоплавов представляют собой основные пищевые компоненты в рационе рыб (в весенне-летний период доля гаммарид в питании достигает 60.5% по массе и 59.6% по частоте встречаемости, осенью-зимой эти показатели значительно снижаются) [Семёнов, 2010]. Наши исследования выявили относительно невысокую заражённость ерша Саратовского водохранилища трематодой *N. skrjabini* (табл. 2); численность трематоды у этого хозяина за 20 лет практически не изменилась [Бурякина, 1995].

У судака и окуня мариты *N. skrjabini* встречаются редко, что подтверждается данными других авторов [Евланов и др., 2013; Рубанова, 2014].

У сома заражёнными оказались 2 особи из 4 вскрытых (табл. 2). М.В. Рубановой и Е.С. Рубановым [2015] при вскрытии 18 экз. сома из того же района водохранилища отмечено относительно высокое значение встречаемости трематоды (33%).

Таким образом, в настоящее время по сравнению с 1990-ми гг. [Бурякина, 1995] в Саратовском водохранилище отмечается значительное расширение

круга дефинитивных хозяев чужеродной трематоды *N. skrjabini*. Устойчивая натурализация паразита в водоёме связана с наличием всех участников его жизненного цикла и в достаточном количестве.

Так, моллюск-вселенец *L. naticoides*, первый промежуточный хозяин в цикле развития трематоды, широко расселился по всей прибрежной зоне Саратовского водохранилища. Его средневзвешенная биомасса достигает 3.6 г/м², максимальная биомасса 26.5 г/м² зарегистрирована на галечных биотопах и заиленных песках ниже г. Хвалынска (нижняя часть водохранилища) на глубине 2.0 м [Зинченко, Курина, 2011]. Недавние исследования показали, что литоглиф также освоил устьевые участки основных рек – притоков Саратовского водохранилища (Сок, Самара, Чапаевка, Безенчук) [Курина, 2014], что даёт возможность ожидать регистрацию трематоды в этих водоёмах.

Ракообразные сем. Gammaridae, выступающие в роли вторых промежуточных хозяев трематоды, значительно увеличили свою численность и биомассу в прибрежной зоне водохранилища в последние годы. Связано это с проникновением и последующей натурализацией в водоёме-реципиенте чужеродных рачков pp. *Dikerogammarus*,

Pontogammarus, *Chaetogammarus*, представителей понто-каспийского солоноватоводного комплекса. Эти виды, биомасса которых может достигать 40% от общей биомассы бентоса открытых мелководий водохранилища, обладают ярко выраженной сезонной динамикой численности [Зинченко, Курина, 2011].

Как было показано выше, основными дефинитивными хозяевами трематоды-вселенца *N. skrjabini* в Саратовском водохранилище являются бычок-кругляк и бычок-головач (табл. 2), также чужеродные виды рыб в водоёме. Это типичные понто-каспийские виды бычков, населяющие побережья Каспийского, Азовского, Чёрного морей, впадающие в них реки и водоёмы речных систем (эстуарии, водохранилища и др.) [Берг, 1949; Световидов, 1964]. Эти виды являются одними из наиболее успешных аутоакклиматизантов в Волжских водохранилищах, в том числе и Саратовском [Шашуловский, Ермолин, 2005; Рыбы севера..., 2007; Семёнов, 2011].

Бычок-кругляк был обнаружен в Саратовском водохранилище уже в первые годы его существования [Гавлена, 1970], бычок-головач зарегистрирован в водоёме в начале 1980-х гг. (1982 г.) [Козловская, 1997]. К настоящему времени эти виды создали самовоспроизводящиеся популяции (натурализовались), включились в пищевые цепи биоценоза водохранилища и продолжают наращивать численность, чему способствует их высокий адаптационный потенциал, экологическая пластичность и нередко агрессивная жизненная стратегия.

Роль бычков сем. *Gobiidae* как основных дефинитивных хозяев трематоды отмечена и в зарубежных публикациях. Так, в разных участках Дуная встречаемость марит *N. skrjabini* у бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) колеблется от 11 до 50%, у бычка-головача – от 43 до 83%,

у бычка-кругляка – от 14 до 71% [Ondračková et al., 2005, 2006; Molnar, 2006].

В настоящее время северная граница ареала чужеродной трематоды *N. skrjabini* проходит по Рыбинскому водохранилищу, в качестве дефинитивных хозяев выступают окунь и пресноводный трубконосый бычок *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) [Тютин и др., 2011, 2012]. Авторы отмечают, что полноценной натурализации гельминта и его первого промежуточного хозяина (моллюска *L. naticoides*) в водоёме ещё не произошло. Для быстрого роста численности *N. skrjabini* в верхневолжских водохранилищах достаточно увеличения плотности популяций байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* Stebb, ставшей промежуточным хозяином этого широкоспецифичного гельминта, или повышения темпов расселения понто-каспийских бычков (как основных дефинитивных хозяев) [Тютин и др., 2011].

Анализ литературных источников и собственных данных показывает, что в реализацию жизненного цикла трематоды *N. skrjabini* в водоёмах-реципиентах в качестве промежуточных и дефинитивных хозяев активно включаются чужеродные виды гидробионтов. Это позволяет использовать гельминта при полевых наблюдениях в качестве «биологического индикатора», указывающего на присутствие в экосистеме популяций всех видов животных, необходимых для развития паразита на разных этапах его жизненного цикла.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Особенности экологии и динамики чужеродных видов гидробионтов (зоопланктон, зообентос, рыбы, паразиты рыб) в водоёмах Средней и Нижней Волги» и «Влияние

чужеродных видов на динамику и функционирование биоразнообразия».

Литература

- Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // В кн.: Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 12–23.
- Антонов П.И. Биоинвазийные организмы в водоёмах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17. № 3 (25). С. 500–517.
- Баянов Н.Г., Клевакин А.А. Особенности питания рыб-вселенцев в Чебоксарском водохранилище // В сб.: Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. 2-го Междунар. симп. по изучению инвазийных видов. Рыбинск: Рыбинский Дом Печати, 2005. С. 137–138.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратовского отд. ГОСНИОРХ. Саратов, 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3. С. 929–1381.
- Биологические инвазии в водные и наземные экосистемы / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бисерова Л.И. Трематоды *Aporhallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПа РАН, 2005. 24 с.
- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Известия ГОСНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5–110.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Гавлена Ф.К. Каспийский бычок-кругляк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) – новый вид ихтиофауны Средней Волги // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. № 6. Л.: Наука, 1970. С. 44–46.
- Догель В.А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Ч. 1. Фаунистические исследования // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1933. Т. 62, вып. 3. С. 247–268.
- Донцов Ю.С. Влияние зарегулирования стока Волги на гельминтофауну рыб из водохранилищ Волжского каскада // В кн.: Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький: Изд-во Горьковского гос. пед. ин-та им. М.М. Горького, 1979. С. 13–40.
- Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухортова О.В., Попов А.И., Рубанова М.В., Шемонаев Е.В. Влияние чужеродных видов гидробионтов на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища // Известия СНИЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3 (7). С. 2277–2286.
- Жохов А.Е., Молодженникова Н.М., Пугачёва М.Н. Расселение трематод-вселенцев *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) и *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opencelidae) в Волге // Экология. 2006. № 5. С. 398–400.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 201–212.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Шершнева А.В., Молодженникова Н.М., Ларина С.Н. Разнообразие паразитов рыб бассейна Волги: проблемы изучения и оценки // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 2. С. 84–91.

- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. Оценка распределения инвазийных видов в составе бентоса водоёмов бассейна Средней и Нижней Волги (1980–2005 гг.) // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. междунар. научн. конф. Ростов на Дону: ЮНЦ РАН, 2007. С. 134–135.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов-вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 74–85.
- Иванов В.М. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИнПа РАН, 2003. 48 с.
- Иванова М.Н. Питание рыб в волжских водохранилищах // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. № 51. Л.: Наука, 1981. С. 48–53.
- Кияшко В.И. Экология и трофические связи ерша *Acerina cernua* L. Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1982. 24 с.
- Козловская С.И. Бычки в Саратовском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 3. С. 420.
- Колонин Г.В., Герасимов С.М., Морозов В.Н. Биологическое загрязнение // Экология. 1992. № 2. С. 89–94.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия СНЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Лутта А.С. Воспаление жабр у *Acipenser nudiiventris*, вызванное моногенетическим сосальщиком *Nitzscia sturionis* Abildg. // Зоол. журн. 1941. Т. 20. № 4–5. С. 520–527.
- Минеева О.В. Фауна паразитов бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) Саратовского водохранилища // Вестник ННГУ. 2012. № 2(3). С. 156–161.
- Минеева О.В. Фауна паразитов бычка-головача *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) Саратовского водохранилища // Вестник ННГУ. 2013. № 2(3). С. 133–137.
- Молодожникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (*Trematoda*) // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 1. С. 28–54.
- Никуленко Е.В. Особенности питания рыб вселенцев понто-каспийского комплекса (сем. *Gobiidae* Bonaparte, 1832) в водоёмах Средней и Нижней Волги: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. 131 с.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 6. С. 912–913.
- Полякова Т.Н. «Биологическое загрязнение» водных экосистем // В кн.: Водная среда: комплексный подход к изучению, охране и использованию. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 26–31.
- Попченко В.И. Биологическое разнообразие донных беспозвоночных зарослей Саратовского водохранилища // В сб.: Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья: Мат. конф., посвящ. 85-летию со дня рождения Н.А. Дзюбана / Под ред. В.И. Попченко, Е.А. Бычека. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 98–107.
- Рубанова М.В. Влияние чужеродной фауны на состав гельминтов судака и берша в Саратовском водохранилище // В сб.: Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды: Мат. XI Междунар. науч.-практ. конф. / Под ред. Р.С. Галиева, И.А. Рухленко. Тольятти: ВУиТ, 2014. С. 121–125.

- Рубанова М.В., Рубанов Е.С. Фауна гельминтов сома *Silurus glanis* L., 1758 Саратовского водохранилища // В сб.: Экологический сборник 5: Труды молодых учёных Поволжья. Мат. Междунар. науч. конф. / Под ред. С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой, С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, «Кассандра», 2015. С. 313–315.
- Рыбы севера Нижнего Поволжья. Кн. 1. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2007. 208 с.
- Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря. М.: Наука, 1964. 550 с.
- Семёнов Д.Ю. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Поволжск. экол. журн. 2009. № 2. С. 148–157.
- Семёнов Д.Ю. Биоэкологическая характеристика обыкновенного ерша (*Gymnocheilus cernuus* (Linnaeus, 1758)) Куйбышевского водохранилища // Вестник ННГУ. 2010. № 3(1). С. 117–125.
- Семёнов Д.Ю. Особенности популяционной структуры чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 151–159.
- Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Стенько Р.П. Жизненный цикл трематоды *Crowcrocaecum skryabini* (Iwanitzky, 1928) (Allocreadiata, Opencelidae) // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 1. С. 9–16.
- Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 4. С. 96–105.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Извекова Г.И. Влияние паразитов на структуру сообществ рыб в верхневолжских водохранилищах // В сб.: Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов: Мат. докл. I Всеросс. конф. с междунар. участием. М.: АКВАРОС, 2011. Т. 2. С. 784–788.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 23–30.
- Шашуловский В.А., Ермолин В.П. Состав ихтиофауны Волгоградского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 324–330.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. № 1. С. 50–65.
- Efford I.E., Garcia C.M., Williams J.D. Facing the challenges of invasive alien species in North America // Global biodiversity. 1997. V. 7(1). P. 25–30.
- Molnar K. Some remarks on parasitic infections of the invasive *Neogobius* spp. (Pisces) in the Hungarian reaches of the Danube River, with a description of *Goussia szekelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae) // J. Appl. Ichthyol. 2006. P. 1–6.
- Molnar K., Szekely Cs., Perenyi M. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoida) infection in eels of Lake Balaton, Hungary // Folia Parasitol. 1994. V. 41. P. 193–202.
- Ondračková M., Dávidová M., Pečínková M., Blažek R., Gelnar M., Valová Z., Černý J., Jurajda P. Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube // J. Appl. Ichthyol. 2005. № 21. P. 345–349.
- Ondračková M., Trichkova T., Jurajda P. Present and historical occurrence of metazoan parasites in *Neogobius kessleri* (Pisces: Gobiidae) in the Bulgarian section of the Danube River // Acta zool. bulg. 2006. 58(3). P. 401–408.

**PARASITIC INVASION OF ALIEN PARASITE
NICOLLA SKRJABINI (IWANITZKY, 1928)
(TREMATODA, OPECOELIDAE) INTO FISH
OF SARATOV RESERVOIR**

© 2016 Mineeva O.V.*

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti, 445003

E-mail: * ksukala@mail.ru

Infestation analyzes for trematoda *Nicolla skrjabini* based on research results made during 2009–2014 in 6 fish species of Saratov Reservoir is given. The natural range of parasite is restricted by the rivers of the Azov – Black Sea and Baltic basins. A high incidence of trematoda in the round goby and bighead goby (Teleostei, Gobiidae), and invasive fish species of the reservoir is registered.

Key words: trematoda, *Nicolla skrjabini*, alien parasite, infestation, Saratov Reservoir.

ВЫЯВЛЕНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ У ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЯЩЕРИЦ *DAREVSKIA ARMENIACA* (MEHELY), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ИЗ АРМЕНИИ НА УКРАИНУ

© 2016 Омельченко А.В.^{1*}, Гирнык А.Е.², Осипов Ф.А.^{2,3},
Петросян В.Г.¹, Вергун А.А.^{2,3**}, Рысков А.П.^{2***}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,
Москва 119071

² Институт биологии гена Российской академии наук, Москва 119334

³ Московский педагогический государственный университет, Москва 119991

E-mail: * omi@bk.ru, ** vermand@mail.ru, *** ryskov@mail.ru

Поступила в редакцию 06.08.2015

В статье приведены данные об аллельном и генотипическом разнообразии украинских и армянских популяций партеногенетической ящерицы *Darevskia armeniaca*. Индивидуальные генотипы исследуемых особей были установлены по сочетанию аллельных вариантов трёх микросателлитных локусов. Предполагается, что в интродуцированной украинской популяции после переселения возникло два новых генотипа. Предложены молекулярные механизмы возникновения этих новых генотипов. Приведены значения наблюдаемой гетерозиготности и генетических расстояний F_{st} для интродуцированной украинской популяции, её исходной армянской популяции и группы других армянских популяций.

Ключевые слова: инвазия, интродукция, Украина, Армения, популяции, ящерицы, партеногенез, *Darevskia*, микросателлиты, генетическое разнообразие, гетерозиготность, генетические расстояния, F-статистика Райта.

Введение

Изменение биологических и генотипических характеристик животных под воздействием новых условий существования представляет большой научный интерес, в частности, для понимания начальных этапов дивергенции и видообразования. В этом отношении особенно перспективно изучение земноводных и пресмыкающихся, которые имеют повышенную реакцию на многие факторы среды, относительно малоподвижны и привязаны к местам своего обитания. При этом преднамеренная интродукция животных с известным началом эксперимента позволяет соотнести во времени любые изменения, происходящие в популяции.

В таком эксперименте особый интерес представляют партеногенетические виды животных с клональным типом наследования.

В 1963 г. И.С. Даревский и Н.Н. Щербак, положили начало эксперименту по интродукции партеногенетического вида ящериц *Darevskia armeniaca* из Закавказья на Украину [Даревский, Щербак, 1967]. Исходная популяция *D. armeniaca* была представлена 126 половозрелыми самками, отловленными на Семёновском перевале в округе г. Степанована Северной Армении (49°56'10" с. ш. и 28°53'10" в. д., высота над уровнем моря 1450 м). Эти ящерицы были выпущены в каньоне р. Тетерев в 22 км выше г. Житомира

(41°01'15" с. ш. и 44°22'54" в. д., высота над уровнем моря 243 м). Выбор района выпуска ящериц определялся сходством скальных биотопов. В частности, в бассейне р. Тетерев был участок, который представлял подобие ущелья Кавказских гор. Интродукция прошла успешно, ареал украинской популяции увеличился к 1998 г. примерно в 10 раз, несмотря на гибель значительной части переселенцев в первую суровую зиму 1963–1964 гг. [Доценко, 2007].

Сравнение исходной и интродуцированной популяций, проведённое через 35 лет по 12 фенотипическим признакам, не выявило у них изменений, за исключением размера тела, который несколько увеличился у особей украинской популяции вследствие более прохладного климата [Доценко и др., 2008–2009]. Молекулярно-генетические методы, – RAPD и ДНК-фингерпринтинг, – также не обнаружили заметных различий между этими популяциями [Даревский и др., 1998]. В настоящей работе представлены данные по генотипированию ящериц *D. armeniaca* исходной популяции (Семёновский перевал, Армения) и переселённой на Украину популяции, для которого использовали три микросателлитных локуса (Du215, Du281 и Du323), а также данные по распределению выявленных генотипов в этих популяциях. Результаты свидетельствуют о наличии генотипических различий между исходной и интродуцированной популяциями *D. armeniaca*.

Материалы и методы

В работе использованы коллекционные образцы ДНК ящериц *D. armeniaca* (1 популяция из Украины 50°11'33.7"N, 28°19'04.3"E – 16 особей; популяция «Семёновский перевал» из Армении (родительская популяция для украинской популяции) 40°39'52.6"N, 44°53'24.4"E – 8 особей; 13 популяций из Армении: «Папанино» 40°42'27.7"N,

44°45'43.9"E – 4 особи; «Лчашен» 40°30'45.9"N, 44°54'3.2"E – 1 особь; «Тэж» 40°42'8.1"N, 44°36'30.8"E – 8 особей; «Кутчак» 40°31'49.8"N, 44°17'3.4"E – 7 особей; «Алаверды» 41°04'50.8"N, 44°39'27.1"E – 3 особи; «Степанаван» 41°03'21.8"N, 44°21'33.5"E – 9 особей; «Пушкинский перевал» 40°54'42.1"N, 44°25'55.6"E – 7 особей; «Медведь-гора» 40°58'45.8"N, 44°24'32.7"E – 12 особей; «Артик» 40°38'25.9"N, 43°54'14.4"E – 18 особей; «Лчап» 40°28'02.4"N, 45°03'43.5"E – 1 особь; «Такярлу» 40°37'20.2"N, 44°34'51.4"E – 21 особь; «Меградзор» 40°36'45.1"N, 44°36'23.5"E – 9 особей; «Сотк» 40°12'43.8"N, 45°52'42.6"E – 3 особи. Локализация популяций представлена на рисунке 1. Молекулярно-генетические методики исследования (выделение ДНК, подбор праймеров и условий ПЦР) соответствуют применяемым нами ранее [Мальшева и др., 2008]. Для генотипирования использовали аллели микросателлитных локусов Du215 (3 аллельных варианта), Du281 (4 аллельных варианта), Du323 (3 аллельных варианта). Все выявленные аллели секвенированы на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3100-Avant и депонированы в GenBank [Мальшева и др., 2008]. С помощью данных процедур установлена аллельная структура генотипа каждой особи. Данные по изменчивости этих аллельных вариантов представлены в таблице 1. Генетические параметры популяций (гетерозиготность и F_{st} значения) определяли с помощью Web-версии компьютерной программы POPTREEW (<http://www.med.kagawa-u.ac.jp/~genomelb/takezaki/poptreew/index.html>). Расчёты по описательной статистике (среднее арифметическое, дисперсии, размах, стандартные отклонения и ошибки) и дисперсионному анализу ANOVA выполнены с применением компьютерной программы STATISTICA 7.

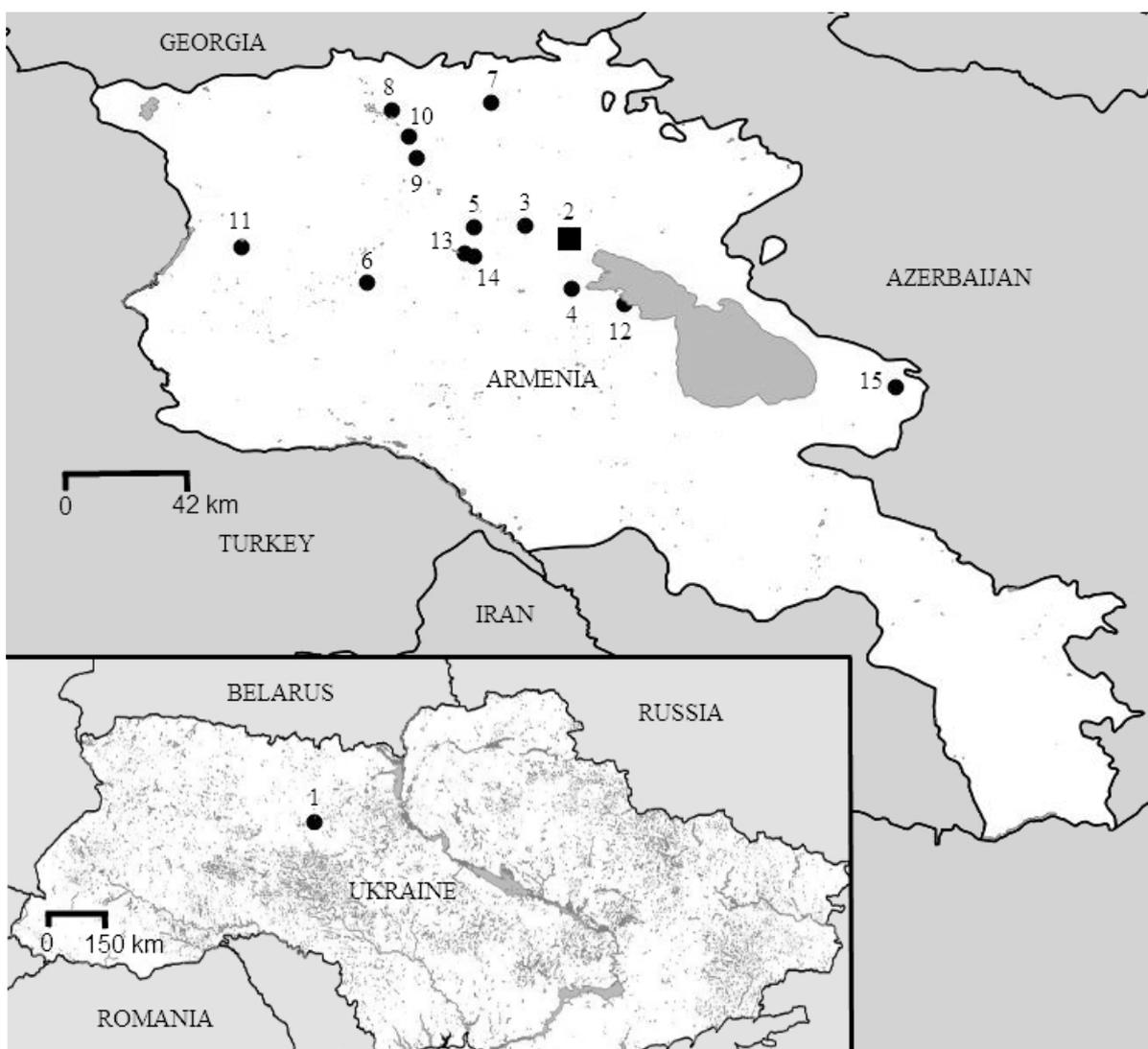


Рис. 1. Локализация популяций *D. armeniaca* на Украине и в Армении: 1 – украинская (перемещённая) популяция, 2 – популяция «Семёновский перевал» (исходная) (показана чёрным квадратом), 3 – популяция «Папанино», 4 – популяция «Лчашен», 5 – популяция «Тэж», 6 – популяция «Кутчак», 7 – популяция «Алаверды», 8 – популяция «Степанаван», 9 – популяция «Пушкинский перевал», 10 – популяция «Медведь-гора», 11 – популяция «Артик», 12 – популяция «Лчач», 13 – популяция «Такярлу», 14 – популяция «Меградзор», 15 – популяция «Сотк».

Результаты и обсуждение

Индивидуальные генотипы для всех исследуемых особей были установлены по сочетанию аллельных вариантов трёх микросателлитных локусов, представленных в таблице 1. Выявленные аллели различались по структуре микросателлитных кластеров и по однонуклеотидным вариациям в прилежащих к микросателлиту участках ДНК.

По нашему мнению, эти аллельные различия отражают гибридное происхождение партеногенетического

вида *D. armeniaca* в результате межвидовой гибридизации двуполовых родительских видов *D. valentini* (отцовский вид) и *D. mixta* (материнский вид) [Moritz et al., 1992], а также возможные мутации (прежде всего в микросателлитной ДНК), возникающие в ходе эволюционной истории партеновида.

В таблице 2 представлены данные о структуре генотипов *D. armeniaca* и их распределении в исследуемых популяциях. Всего у *D. armeniaca* выявлено 7 генотипов. В соответствии

Таблица 1. Аллельные варианты микросателлитных локусов Du215, Du281, Du323 партеногенетического вида *D. Arteniaca*

Аллель	Длина (п.о.)	Последовательность микросателлитного кластера	Фиксированные нуклеотидные замены на флангах*	Gene Bank ас. №
Du215(arm)1	236	5'(GAT)(GACA)(GATA) ₈ (GACA) ₅ (GATA)(GCAA) ₃ '	T (-58), G (-38), C (-19)	GU972533
Du215(arm)2	232	5'(GAT)(GACA)(GATA) ₇ (GACA) ₅ (GATA)(GCAA) ₃ '	T (-58), G (-38), C (-19)	GU972534
Du215(arm)3	192	5'(GAT)(GATA) ₅ 3'	A (-58), C (-38), C (-19)	GU972535
Du281(arm)1	229	5'(CA) ₂ ...(GGTA)(GATA) ₁₀ (GAT)(GATA)(GGTA) ₂ (GAT)(GATA) ₄ 3'	T (+15)	HM070259
Du281(arm)2	225	5'(CA) ₂ ...(GGTA)(GATA) ₉ (GAT)(GATA)(GGTA) ₂ (GAT)(GATA) ₄ 3'	T (+15)	HM070260
Du281(arm)3	187	5'(CA) ₂ ...(GATA) ₉ 3'	C (+15)	HM070261
Du281(arm)4	183	5'(CA) ₂ ...(GATA) ₈ 3'	C (+15)	HM070262
Du323(arm)1	215	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₁₁ (GAT)(GATA) ₂ (GA) ₄ 3'	C (-23), T (+39)	HM013992
Du323(arm)2	211	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₁₀ (GAT)(GATA) ₂ (GA) ₄ 3'	C (-23), T (+39)	HM013993
Du323(arm)3	184	5'(AC) ₅ ...(GATA)(GGT)(GATA) ₃ (GAT)(GATA)(GA) ₄ 3'	A (-23), C (+39)	HM013994

* Даны расстояния в н.п. до (-) и после (+) микросателлитного кластера. Данные представлены из [Малышева и др., 2008].

с изменчивостью аллельных вариантов, каждый из них характеризуется наличием нескольких микросателлитных кластеров с различным числом звеньев, мутациями внутри звеньев и устойчивыми нуклеотидными заменами во фланкирующих микросателлитных кластерах областей генома. Из таблицы 2 следует, что генотип № 1 является преобладающим в суммарной выборке *D. armeniaca*, а генотип № 2 является преобладающим в популяции «Семеновский перевал» и в украинской популяции. Причем, видимо, преобладание генотипа №2 на Украине наследуется от исходной популяции «Семёновский перевал». Вообще, популяция «Семёновский перевал» по набору генотипов сильно отличается от других армянских популяций – не только наличием уникального для Армении генотипа № 2, но и отсутствием генотипов № 5 и № 6. Генотип № 3, скорее всего, присутствует в популяции «Семёновский перевал», но он не был отобран в процессе отлова особей. Вывод о его наличии в популяции «Семёновский перевал» можно сделать на основании того, что этот генотип есть в украинской популяции и маловероятно его независимое появление на Украине, учитывая сложную комбинацию различных микросателлитных звеньев и нуклеотидных замен во фланкирующих областях локусов, составляющих этот генотип. Исходя из данных таблицы 2, украинская популяция демонстрирует выраженные процессы генетической дифференциации, заключающиеся в появлении новых генотипов и изменении соотношения генотипов, унаследованных от исходной армянской популяции. Так, на Украине появились отсутствующие в Армении генотипы № 4 и № 7, что, видимо, является отражением процесса, приводящего к возникновению мутантных аллелей *de novo*. В украинской популяции сильно уменьшилась доля мажорного генотипа за счёт увеличения доли вновь

возникших генотипов (№ 4 и № 7) и генотипов № 1 и № 3. Такое быстрое изменение соотношения уже существующих генотипов вызвано, по-нашему мнению, эффектом «горлышка бутылки», через который прошла украинская популяция после интродукции. Известно, что значительная часть из 129 переселённых ящериц погибла в первую зиму (1963–1964 гг.) после выпуска из-за отсутствия освоенных зимовальных убежищ [Доценко, 2007]. В следующем 1964 г. на месте выпуска было обнаружено лишь 6 переселенцев, а в 1965 г. было отмечено 6 взрослых особей и две молодые, рождения текущего года. И только на четвёртый год было зарегистрировано 33 взрослых, в том числе, 6 молодых ящериц. Последующие наблюдения ящериц интродуцированной популяции, проведённые сотрудниками зоологического музея НАН Украины, показали, что переселенцы заселили весь скальный участок на берегу р. Тетерев и прилегающие территории [Доценко, 2007; Доценко и др., 2008–2009]. Вся площадь их распространения достигла 3–4 тыс. м². При этом отмечена значительная неравномерность в распространении ящериц на разных участках в зависимости от степени инсоляции. В целом, плотность этой популяции превышала таковую на Кавказе. На сегодня общая численность *D. armeniaca* на Украине составляет несколько десятков тысяч особей. Таким образом, выявленные нами изменения в генотипической (клональной) структуре интродуцентов, по-видимому, связаны со специфическими условиями развития этой популяции, в частности, с погодными факторами, особенностями зимовки и различными факторами воздействия человека.

Мутации, затрагивающие число микросателлитных звеньев у аллелей исследуемых локусов, нуклеотидный состав звена и нуклеотидные замены во фланкирующих микросателлитных

Таблица 2. Аллельная структура и распределение генотипов в исходной («Семёновский перевал», Армения), перемещённой (Украина) популяциях и в группе других армянских популяций ящеров *D. Arteniaca*

№ п/п	Аллельная структура генотипа	Число особей			Суммарная выборка из группы других армянских популяций (%)
		Перемещённая на Украину популяция (%)	Исходная популяция «Семёновский перевал» (%)		
1	Du215(arm)2+Du215(arm)3+Du281(arm)2+Du281(arm)4+Du323(arm)2+Du323(arm)3	3 (18.75%)	1 (12.5%)	93 (90.29%)	
2	Du215(arm)2+Du215(arm)3+Du281(arm)2+Du281(arm)3+Du323(arm)2+Du323(arm)3	8 (50%)	7 (87.5%)	0	
3	Du215(arm)2+Du215(arm)3+Du281(arm)2+Du281(arm)4+Du323(arm)1+Du323(arm)3	1 (6.25%)	0	7 (6.8%)	
4	Du215(arm)1+Du215(arm)3+Du281(arm)2+Du281(arm)3+Du323(arm)2+Du323(arm)3	3 (18.75%)	0	0	
5	Du215(arm)2+Du215(arm)3+Du281(arm)1+Du281(arm)4+Du323(arm)2+Du323(arm)3	0	0	2 (1.94%)	
6	Du215(arm)1+Du215(arm)3+Du281(arm)2+Du281(arm)4+Du323(arm)2+Du323(arm)3	0	0	1 (0.97%)	
7	Du215(arm)2+Du215(arm)3+Du281(arm)2+Du281(arm)3+Du323(arm)1+Du323(arm)3	1 (6.25%)	0	0	

кластеры областях, по-видимому, имеют различную скорость, время возникновения и молекулярные механизмы происхождения. Так, в нашей предыдущей работе, на примере другого партеногенетического вида рода *Darevskia* – *Darevskia dahli* [Vergun et al., 2014], было установлено, что устойчивые сочетания единичных нуклеотидных замен во фланкирующих микросателлитных кластерах областей соответствуют по времени своего возникновения времени гибридизации исходных в филогенетическом отношении родительских двуполовых видов и устойчиво наследуются в популяциях дочерних видов, образуя гаплотипы, число которых равно числу актов гибридизации родительских видов. Относительно *D. armeniaca*, на основании использования указанных трёх маркерных локусов, можно утверждать, что все особи, как в Армении, так и на Украине принадлежат к одному и тому же гаплотипу и не имеют мутаций в нуклеотидном составе микросателлитных звеньев, отличных от наследуемых аллелей по «отцовской» и «материнской» линиям (табл. 1). Все вариации в генотипах затрагивают лишь число (GATA) звеньев в одних и тех же кластерах для «материнской» и «отцовской» линии наследования, соответственно. Это обстоятельство делает применяемый нами набор локусов удобным для реконструкции процессов происхождения генотипов в исследуемых популяциях. На рисунке 2 представлены филогенетические сети происхождения генотипов в случае гипотезы одновременного закрепления в популяциях возникших мутаций (рис. 2А) и последовательного их закрепления (рис. 2Б). Видно, что нами в качестве исходного генотипа был выбран генотип № 1. Это объясняется следующими соображениями: 1) генотип № 1 является мажорным и самым распространённым в генофонде вида *D. armeniaca*; 2) при выборе генотипа № 1 в качестве исходного,

направления всех мутаций ведут к увеличению ровно на одно GATA звено для каждого микросателлитного кластера во всех генотипах. Это соответствует принципу минимальной эволюции и также термодинамическим критериям молекулярной эволюции микросателлитов, рассмотренных нами в работе [Омельченко, Корчагин, 2009], в которой показано, что микросателлитные кластеры сходного строения имеют сходные направления мутаций, ведущих либо к увеличению, либо к уменьшению числа микросателлитных звеньев, в зависимости от локального минимума энергии Гиббса аллеля.

Из рисунка 2 также следует, что для указанных генотипов возможны различные пути эволюции. В случае принятия гипотезы о том, что мутации в различных локусах происходят одновременно и одновременно закрепляются в популяциях (см. рис. 2А), следует указать, что каждый генотип произошёл из генотипа № 1 путём увеличения микросателлитного кластера на одно GATA звено, кроме генотипов № 4 и № 7, которые образовались в результате двух одновременных однозвеньевых мутаций. По этой модели украинская популяция демонстрирует скорости мутаций в одних и тех же локусах, значительно превышающие скорости мутаций в армянских популяциях. По другой модели, согласно которой мутации в одних и тех же локусах и в одних и тех же микросателлитах происходят с одинаковой скоростью, независимо от популяционной принадлежности особи, следует принять тот факт, что мутации закреплялись в популяциях последовательно (см. рис. 2Б). Кроме того, данное утверждение согласуется с «пошаговой мутационной моделью» (Stepwise mutation (SM) model) микросателлитной изменчивости, в рамках которой мутации в микросателлитах последовательно изменяют микросателлит, уменьшая или увеличивая его только на одно звено

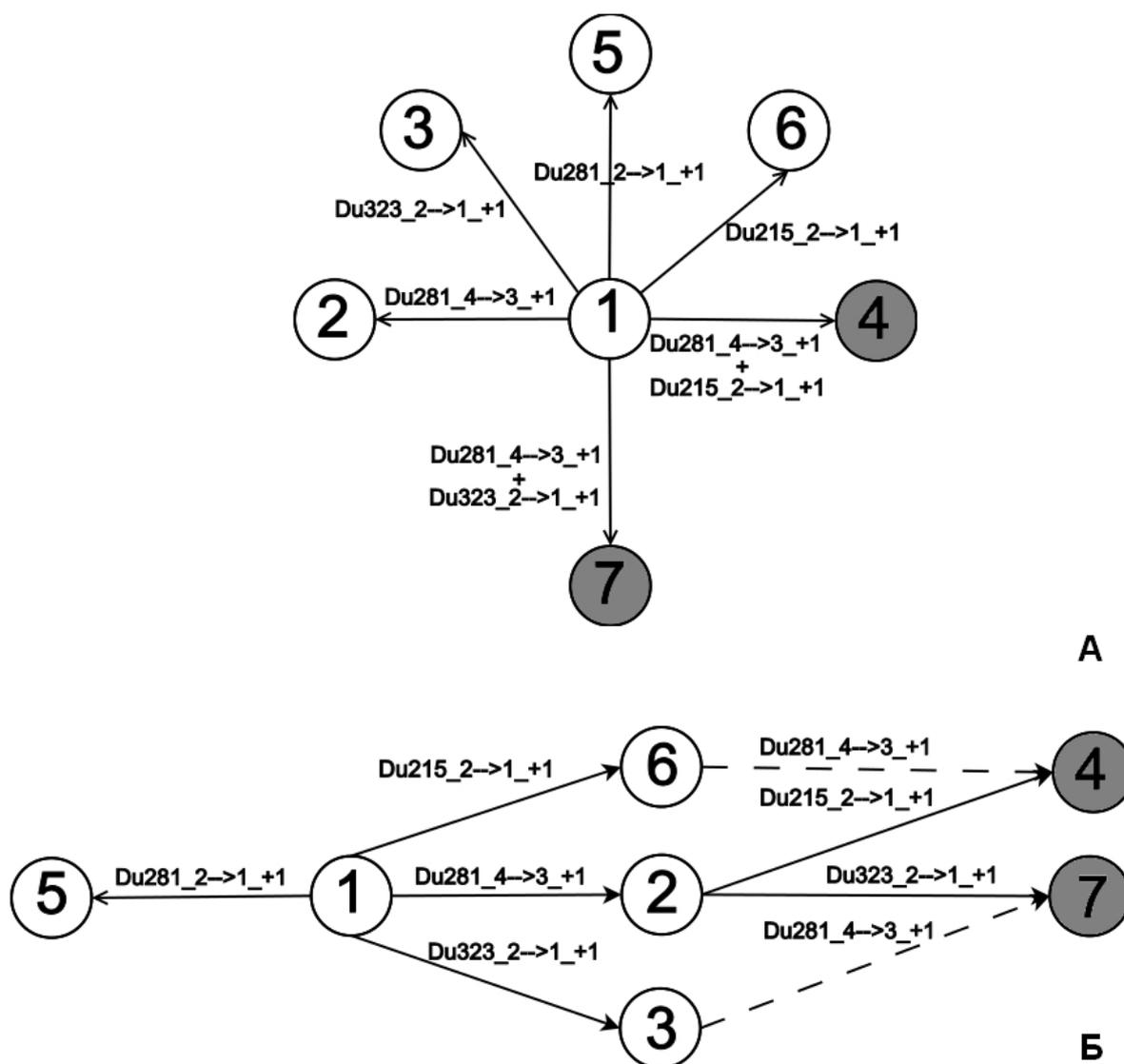


Рис. 2. Филогенетические сети происхождения генотипов в случае гипотезы одновременного закрепления в популяциях возникших мутаций (А) и последовательного их закрепления (Б). Серым фоном закрашены генотипы, возникшие в популяции, интродуцированной на Украину. Пунктирной линией показаны наименее вероятные мутации (см. объяснение в тексте). Подписи над стрелками описывают мутации следующим образом: Локус_Номер исходного аллеля→Номер мутантного аллеля_(+)увеличение/(-)уменьшение GATA-кластера на n звеньев.

за один акт мутации [Oliveira et al., 2006; Badaeva et al., 2008]. В этом случае становятся понятны пути происхождения генотипов № 4 и № 7 в украинской популяции, при которых оба этих генотипа произошли из генотипа № 2. Пути происхождения генотипа № 4 от генотипа № 6 и генотипа № 7 от генотипа № 3 считаются маловероятными, так как генотипы № 3 и № 4 не обнаружены в популяции «Семёновский перевал», при этом генотип № 2 является самым

часто встречаемым как в украинской популяции, так и в популяции «Семёновский перевал». Главный вывод из этой модели состоит в том, что, зная время появления генотипа № 2 на Украине (интродукция 1963 г.), и время обнаружения генотипов № 4 и № 7 в украинской популяции (отлов ящериц в 2001 г.), можно определить верхнюю временную границу мутирования и закрепления этой однозвеньевой микросателлитной мутации в популяции, равную 38 годам.

Рассмотренные нами мутационные процессы привели к тому, что в интродуцированной украинской популяции разнообразие генотипов (5 генотипов) превзошло таковое не только в исходной популяции «Семёновский перевал» (2 генотипа), но и генотипическое разнообразие всего вида на территории Армении (4 генотипа). На уровне аллельного разнообразия это явление подтверждается наблюдаемой гетерозиготностью ($H_{наб.}$) популяций: для украинской популяции $H_{наб.} = 0.575$ ($SE = 0.011$), для популяции «Семёновский перевал» $H_{наб.} = 0.518$ ($SE = 0.018$), для суммарной выборки из других популяций Армении $H_{наб.} = 0.515$ ($SE = 0.010$). С учётом стандартных ошибок можно утверждать, что по такому внутривидовому показателю генетического разнообразия как гетерозиготность исходная для интродукции популяция «Семёновский перевал» равна всем другим армянским популяциям. Это даёт нам основание полагать, что, если бы интродукции подверглась любая другая популяция из Армении, то украинская популяция также бы демонстрировала увеличение внутривидового генетического разнообразия, как на уровне аллелей, так и на уровне генотипов. Таким образом, можно предположить, что высокий уровень аллельного и генотипического разнообразия *D. armeniaca* на Украине достигнут не за счёт того, что исходная популяция была изначально более генетически разнообразна, а по другим причинам.

Следует отметить, что интродукция вида может сопровождаться как уменьшением генетического разнообразия, так и увеличением этого показателя, а, кроме того, гетерозиготность интродуцированной популяции относительно исходной может не измениться. Уменьшение гетерозиготности мы можем наблюдать на примере популяций домового воробья *Passer domesticus*, где значения $H_{наб.}$ для исходных популяций

варьируют от 0.77 до 0.89, а значения для инвазивных популяций – от 0.59 до 0.81 [Schrey et al., 2011]. Значительное уменьшение уровня гетерозиготности в интродуцированных популяциях наблюдается у четырёх видов рыб рода *Neogobius*, обитающих в Понто-Каспийском водном бассейне [Ondrackova et al., 2012]. При этом, значения F_{st} между исходными и инвазивными популяциями варьируют в широком диапазоне от 0.053 до 0.591. Для партеновидов известны случаи, когда успешная инвазия возможна из исходной популяции с низким генотипическим разнообразием и сохранением в интродуцированной популяции низкого уровня генотипического разнообразия, как это показано на примере популяций новозеландской улитки *Potamopyrgus antipodarum* в США [Dybdahl, Drown, 2011]. Тенденция сохранения уровня гетерозиготности в исходной и интродуцированной популяции наблюдается и в случае инвазии обыкновенной скальной ящерицы *Podarcis muralis* из Восточной Франции в Германию [Schulte et al., 2012]. Также одинаковые уровни гетерозиготности наблюдаются в исходных (США – в среднем $H_{наб.} = 0.656$) и интродуцированных (Швеция, Дания, Германия, Великобритания и Франция – в среднем $H_{наб.} = 0.644$) популяциях морских моллюсков *Crepidula fornicata* [Riquet et al., 2013]. На ряду с вышеописанными случаями есть примеры, где интродуцированные популяции демонстрируют высокий уровень гетерозиготности, как в популяциях двух видов крабов – *Hemigrapsus sanguineus* и *Hemigrapsus takanoi*, у которых уровень наблюдаемой гетерозиготности доходит до 0.935 и до 0.781 соответственно [Poux et al., 2015]. Впрочем, как отмечают авторы приведённых работ, повышение уровня гетерозиготности происходит в тех популяциях, где наблюдается гибридизация популяций-вселенцев с уже присутствующими там

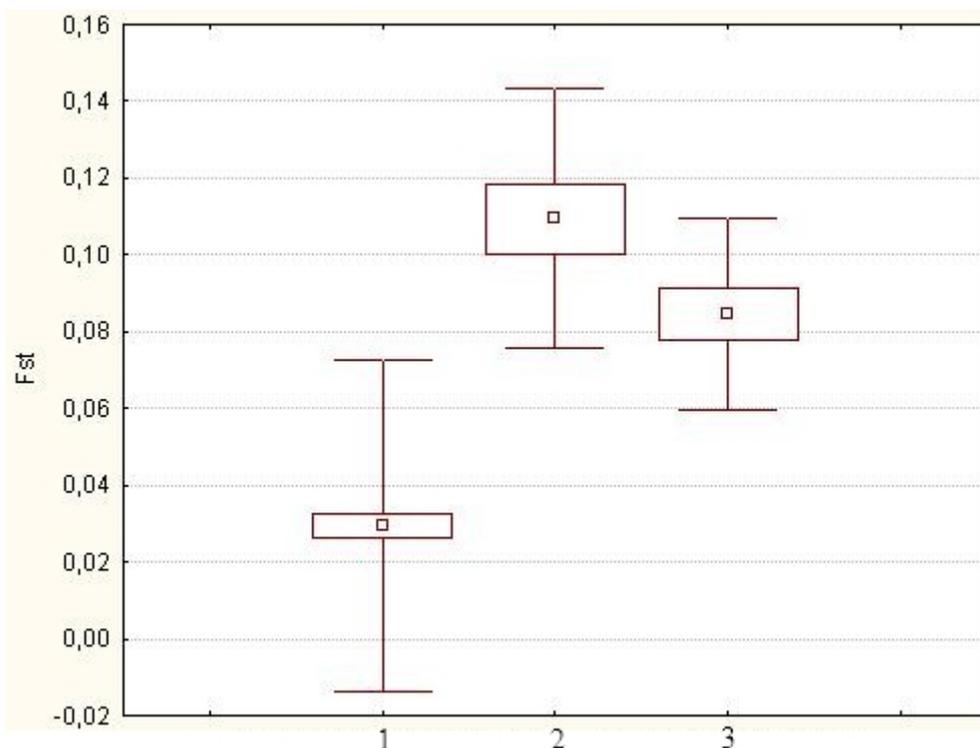


Рис. 3. Результаты дисперсионного анализа значений F_{st} изучаемых групп популяций на основании сравнения с популяциями Армении. Квадратами показаны средние значения F_{st} , прямоугольниками – диапазон стандартных ошибок, прямыми линиями – диапазон стандартных отклонений. 1 – суммарная выборка из популяций Армении, 2 – выборка из исходной популяции «Семёновский перевал», 3 – выборка из интродуцированной на Украину популяции.

популяциями этого вида – в случае обыкновенной скальной ящерицы *Podarcis muralis* это явление установлено экспериментально [Schulte et al., 2012].

Однако, при том что по внутрипопуляционным генетическим параметрам (гетерозиготности) популяция «Семёновский перевал» не отличается от других популяций Армении, по такому межпопуляционному параметру как F_{st} эта популяция сильно отличается от группы армянских популяций. На рисунке 3 представлен график значений F_{st} для всех изучаемых нами популяций, демонстрирующих генетические расстояния между ними и популяциями Армении. В случае группы армянских популяций значение F_{st} на рисунке 3 показывает межпопуляционные генетические расстояния внутри группы. Также из этого рисунка видно, что популяция «Семёновский перевал»

($F_{st} = 0.109$, $SE = 0.009$) имеет наибольшее значение F_{st} . Следует отметить, что все три группы популяций статистически значимо отличаются друг от друга по этому параметру: $F(2, 207) = 33.218$ ($p = 0.00000$). Конкретизация этих различий с помощью апостериорного критерия Тьюки показывает, что они обусловлены в основном межпопуляционными отличиями группы армянских популяций от популяции «Семёновский перевал» ($p = 0.000022$) и украинской популяции ($p = 0.000026$), при этом значения F_{st} популяции «Семёновский перевал» от украинской популяции статистически не значимы ($p = 0.252953$). Данные различия соответствуют значению $F_{st} = 0.01$, что существенно меньше, чем среднее значение F_{st} между исходной и интродуцированными популяциями обыкновенной скальной ящерицы *Podarcis muralis* равное 0.275 [Schulte et

al., 2012]. Эти различия можно объяснить, во-первых, тем, что обыкновенная скальная ящерица – двуполовая рептилия и, во-вторых, более ранним, чем на Украине, временем начала инвазии. Таким образом, можно заключить, что изначально F_{st} популяции «Семёновский перевал» сильно отличалось от F_{st} между популяциями Армении ($F_{st} = 0.029$, $SE = 0.010$), при том, что уровень внутривидовой изменчивости у неё соответствовал таковому у популяций Армении. После интродукции на Украину, мутационная активность по изучаемым локусам увеличилась, при этом в популяции закреплялись те мутации, которые уменьшают межпопуляционные генетические дистанции ($F_{st} = 0.084$, $SE = 0.006$) с армянскими популяциями, за счёт мутаций, аналогичных мутациям в армянских популяциях. Данное предположение соответствует гипотезе k-аллелей микросателлитной изменчивости, согласно которой скорость и направления мутаций в микросателлитных кластерах приводят к тому, что в популяции со временем начинают преобладать аллели с определённым, «наиболее выгодным» числом микросателлитных звеньев [Oliveira et al., 2006].

В случае млекопитающих, на примере популяций чёрной крысы *Rattus rattus* интродуцированные популяции имеют схожие значения расстояний F_{st} в диапазоне от 0.132 до 0.228 – в зависимости от географических расстояний между популяциями по пути инвазии [Konesny et al., 2013].

Заключение

В работе показано, что за прошедшее после вселения на Украину ящериц *D. armeniaca* время (38 лет) мутационные изменения в микросателлитных локусах геномов этих ящериц затронули только лишь по одному звену микросателлитных кластеров и не касались их фланкирующих участков генома. Далее,

можно отметить, что на аллельную структуру интродуцированной популяции сильное влияние оказали особенности аллельной структуры исходной армянской популяции. При этом перемещённая популяция за время существования в новых условиях увеличила своё аллельное и генотипическое разнообразие. Однако, общее направление закрепляемых в украинской популяции мутаций соответствует общему направлению закрепляемых мутаций в армянских популяциях *D. armeniaca*, что может указывать на преобладающее влияние молекулярных внутригеномных процессов в микросателлитных локусах над воздействием экологических факторов среды, по крайней мере на изучаемом отрезке времени.

Следует подчеркнуть, что, хотя эксперимент по интродукции партеногенетических ящериц *D. armeniaca* на Украину представляется опасным с точки зрения возможных экологических последствий, он создал базис для проведения важных популяционных и генетических исследований, изучения закономерностей формирования генетического и клонального разнообразия у животных под влиянием новых условий обитания.

Авторы благодарны профессору Ф.Д. Даниеляну и его сотрудникам за помощь в получении биологических образцов, которые были использованы для создания коллекции ДНК ящериц рода *Darevskia*.

Работа частично финансировалась грантами программ Президиума РАН «Молекулярная и клеточная биология», «Живая природа» и грантами Президента РФ по поддержке молодых учёных (№ МК-2349.2014.4 и № МК-6509.2015.4) и РФФИ офи_м №15-29-02550.

Литература

Даревский И.С., Кан Н.Г., Рябинина Н.Л., Мартиросян И.А., Токарская О.Н., Гречко В.В., Щербак Н.Н., Даниелян Ф.Д., Рысков А.П. Биологические

- и молекулярно-генетические характеристики партеногенетического вида ящериц *Lacerta armeniaca* (Mehely), интродуцированного из Армении на Украину // Доклады академии наук. 1998. Т. 363. № 6. С. 846–848.
- Даревский И.С., Щербак Н.Н. Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине // Природа. 1967. № 3. С. 93–94.
- Доценко И.Б. Состояние экспериментальной популяции кавказских скальных ящериц рода *Darevskia* в Житомирской области Украины // Науковий вісник Ужгородського університету. 2007. Серія Біологія. Вип. 21. С. 14–19.
- Доценко И.Б., Песков В.Н., Миропольская М.В. Сравнительный анализ внешней морфологии скальных ящериц рода *Darevskia*, обитающих ныне на территории Украины и их видовая принадлежность // Збірник праць Зоологічного музею. 2008–2009. № 40. С. 129–140.
- Малышева Д.Н., Вергун А.А., Мартиросян И.А., Токарская О.Н., Рысков А.П. Молекулярно-генетическая характеристика аллельных вариантов микросателлитных локусов партеногенетических кавказских скальных ящериц *Darevskia armeniaca* (Lacertidae) // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. 2008. № 4. С. 30–36.
- Омельченко А.В., Корчагин В.И. Термодинамическая характеристика ди-, три- и тетра-нуклеотидных микросателлитных локусов у партеногенетических ящериц *Darevskia unisexualis* // Генетика. 2009. Т. 45. № 8. С. 1143–1147.
- Badaeva T.N., Malysheva D.N., Korchagin V.I., Ryskov A.P. Genetic Variation and De Novo Mutations in the Parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia unisexualis* // PLoS ONE. 2008. V. 3 (7): e2730. doi:10.1371/journal.pone.0002730.
- Dybdahl M.F., Drown D.M. The absence of genotypic diversity in a successful parthenogenetic invader // Biol. Invasions. 2011. V. 13. P. 1663–1672.
- Konecny A., Estoup A., Duplantier J.M., Bryja J., Ba K., Galan M., Tatar C., Cosson J.F. Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa // Molecular Ecology. 2013. V. 22 (2). P. 286–300.
- Moritz C., Uzzel T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I.S., Kupriyanova L., Danielyan F. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (Lacerta: Lacertidae) // Genetica. 1992. V. 87 (1). P. 53–62.
- Oliveira E.J., Padua J.G., Zucchi M.I., Vencovsky R., Vieira M.L.C. Origin, evolution and genome distribution of microsatellites // Genetics and Molecular Biology. 2006. V. 29 (2). P. 294–307.
- Ondrackova M., Simkova A., Civanova K., Vyskocilova M., Jurajda P. Parasite diversity and microsatellite variability in native and introduced populations of four *Neogobius species* (Gobiidae) // Parasitology. 2012. V. 139 (11). P. 1493–1505.
- Poux C., Gothland M., Holl A.C., Spilmont N., Arnaud J.F. Highly polymorphic microsatellite markers in two species, the invasive shore crabs *Hemigrapsus sanguineus* and *Hemigrapsus takanoi* (Decapoda, Varunidae) // Conservation Genetics Resources. 2015. V. 7 (2). P. 569–572.
- Riquet F., Daguin-Thiebaut C., Ballenghien M., Bierne N., Viard F. Contrasting patterns of genome-wide polymorphism in the native and invasive range of the marine mollusc *Crepidula fornicata* // Molecular Ecology. 2013. V. 22 (4). P. 1003–1018.
- Schrey A.W., Grispo M., Awad M., Cook M.B., McCoy E.D., Mushinsky H.R., Albayrak T., Bensch S., Burke T., Butler L.K., Dor R., Fokidis H.B., Jensen H., Imboma T., Kessler-Rios M.M., Marzal

- A., Stewart I.R.K., Westerdahl H., Westneat D.F., Zehindjiev P., Martin L.B. Broad-scale latitudinal patterns of genetic diversity among native European and introduced house sparrow (*Passer domesticus*) populations // *Molecular Ecology*. 2011. V. 20 (6). P. 1133–1143.
- Schulte U., Veith M., Hochkirch A. Rapid genetic assimilation of native wall lizard populations (*Podarcis muralis*) through extensive hybridization with introduced lineages // *Molecular Ecology*. 2012. V. 21. P. 4313–4326.
- Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., et al. Clonal Diversity and Clone Formation in the Parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia dahlia*. // *PLoS ONE*. 2014. V. 9 (3). e91674. doi:10.1371/journal.pone.0091674.

DETECTION OF GENOTYPIC CHANGES IN THE PARTHENOGENETIC LIZARDS OF *DAREVSKIA ARMENIACA* (MEHELY) INTRODUCED FROM ARMENIA TO UKRAINE

© 2016 Omelchenko A.V.^{1*}, Girnyk A.E.², Osipov F.A.^{2,3},
Petrosyan V.G.¹, Vergun A.A.^{2,3**}, Ryskov A.P.^{2***}

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Russia

² Institute of Gene Biology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119334 Russia

³ Moscow State Pedagogical University, Moscow 119991, Russia

E-mail: * omi@bk.ru, ** vermand@mail.ru, *** ryskov@mail.ru

The article provides data on allelic and genotypic diversity of Ukrainian and Armenian populations of a parthenogenetic lizard of *Darevskia armeniaca*. The individual genotypes of studied specimens were established due to combination of alleles of three microsatellite loci. It is supposed that in the introduced Ukrainian population after the invasion two new genotypes appeared. Molecular mechanisms of the emergence of these new genotypes are suggested. Values of observed heterozygosity and genetic F_{st} -distances for the introduced Ukrainian population, native Armenian population and group of other Armenian populations are provided.

Key words: invasion, introduction, Ukraine, Armenia, populations, lizards, parthenogenesis, *Darevskia*, microsatellites, genetic diversity, heterozygosity, genetic distances, Wright's F-statistics.

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *DREISSENA BUGENSIS* (*BIVALVIA, DREISSENIDAE*) ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (С ОПИСАНИЕМ ГЛУБОКОВОДНОГО ЭКОТИПА)

© 2016 Павлова В.В.*, Пряничникова Е.Г.

ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
Россия, Ярославская область, Борок 152742
E-mail: * verasmi@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2014

Двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* в Чебоксарском водохранилище представлен двумя экотипами – типичным (мелководным) и глубоководным. Этот водоём – единственный в европейской части ареала вида, где обитает глубоководная морфа. Два экотипа различаются морфологически (по соотношению высоты, выпуклости и длины раковин, по общим очертаниям, силе развития биссуса) и экологически (занимают участки водоёма, сильно различающиеся по условиям). Морфологическое разнообразие глубоководной морфы ниже, чем типичной.

Ключевые слова: *Dreissena bugensis*, Чебоксарское водохранилище, экология, морфология, геометрическая морфометрия, глубоководный экотип.

Введение

Двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* является одним из наиболее активных видов-вселенцев. До начала 1940-х гг. область распространения этого вида ограничивалась нижним течением рек Ингульца и Южного Буга и Днепро-Бугским лиманом, но затем *D. bugensis* начала подниматься вверх по течению Днепра, заселяя сооружаемые водохранилища [Андрусов, 1897; Журавель, 1967]. К началу 1990-х гг. она проникла в бассейны Днепра, Днестра, Дона, Волги [Антонов, 1993; Харченко, 1995; Zhulidov et al., 2004]. Примерно в это же время *D. bugensis* и ещё один вид дрейссенид *D. polymorpha* пересекли Атлантический океан с балластными водами судов и попали в Североамериканские Великие озёра [May, Marsden, 1992]. Почти сразу после обнаружения дрейссен в Великих озёрах, в оз. Эри был найден

глубоководный экотип *D. bugensis*, которому было дано название *profunda* [Dermott, Munawar, 1993]. Внешне его представители отличаются от типичных *D. bugensis* более светлой и удлинённой раковиной, с закруглённым брюшным краем, с вздутием на передне-брюшной части раковины, удлинённым вводным сифоном [Dermott, Munawar, 1993]. Кроме того, нерест у глубоководных особей проходит при более низкой температуре, чем у мелководных [Claxton, Mackie, 1998]. Экотип *profunda* был выявлен также в американских озёрах Онтарио [Claxton et al., 1998], Мичиган [Nalepa et al., 2009] и Гурон [Nalepa et al., 2013].

В бассейне Волги *D. bugensis* была обнаружена впервые в 1992 г., в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах [Антонов, 1993]. К концу 1990-х гг. она заселила акватории от верхневолжских водохранилищ

до Северного Каспия [Орлова и др., 1999; Орлова, Щербина, 2002]. В Чебоксарском водохранилище *D. bugensis* впервые была отмечена в 2005 г. В это время вид был представлен многочисленными поселениями в озёрной и приплотинной частях водоёма. Наиболее массовые скопления отмечены на глубинах 14–16 м на серых илах. *D. polymorpha*, обитавшая в этом водохранилище со времени его сооружения, была вытеснена *D. bugensis* из нижней части водоёма. Она отмечена в небольших количествах в верхней речной части водохранилища и в устьях рек Ока и Сура [Фролова, Баянов, 2008].

В 2009 г. в Чебоксарском водохранилище были обнаружены представители *D. bugensis*, морфологически сходные с глубоководным экотипом *profunda*. Это первая и пока единственная находка данного экотипа в европейской части ареала. Поселения особей *profunda* были выявлены в наиболее глубоком участке водоёма (24–26.5 м) в районе воздействия Новочебоксарской ГЭС. На остальных обследованных участках, где глубины не превышали 16.7 м, отмечены только типичные представители вида [Pavlova, 2012].

Дрейссены – важнейшие компоненты экосистем, в значительной степени определяющие их облик (структуру и функционирование) [Дрейссена, 1994; Bunnell et al., 2009]. Они являются объектом питания важных промысловых рыб. Дрейссены Чебоксарского водохранилища изучены чрезвычайно слабо. При этом бентосоядные рыбы (лещ, плотва), для которых исследуемый моллюск служит кормовым объектом, могут составлять 60% биомассы ихтиофауны данного водоёма [Минин, 2012]. Настоящая публикация посвящена анализу экологических и морфологических особенностей *D. bugensis* (как типичного, так и глубоководного экотипа) в Чебоксарском водохранилище.

Материал и методы

Пробы моллюсков рода *Dreissena* были собраны в Чебоксарском водохранилище в июне 2009 г. Сбор осуществлялся с помощью донного трала, драги на нескольких русловых станциях в нижней части водоёма (рис. 1, табл. 1). На всех станциях течение почти отсутствовало, за исключением № 7, где скорость была не менее 0.5 м/с. На станциях 1–6 *D. bugensis* была представлена типичным экотипом, на станции 7 – глубоководным [Pavlova, 2012].

Количественная проба была взята на глубине 8 м в приплотинном участке на расстоянии около 1 км от плотины дночерпателем (ДАК-100, площадь захвата 0.01 м²). Субстрат – грубодетритный торфянистый ил с крупными растительными остатками.

Стандартный морфометрический анализ проводился по выборкам в целом и по размерным классам. Количество промеренных моллюсков указано в таблице 2. Пробы со станций 1–4 и 6 обработаны полностью, а со станций 5 и 7 для анализа взяли лишь часть материала, так как объём проб составлял более 10 000 экземпляров. Весь размерный ряд моллюсков (6–28 мм) с каждой станции был разбит на классы с шагом 2 мм. В каждом классе анализировали по 15 особей. Для анализа по классам выборки типичного экотипа объединили в один массив. У моллюсков измеряли длину (L), высоту (H), выпуклость (W) раковин штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по стандартной методике [Методы..., 1990]. Рассчитывали габитуальные индексы H/L и W/L.

Достоверность различий между выборками по индексам (в целом и по размерным классам) оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и post-hoc теста Тьюки, $p < 0.05$. Для оценки уровня связи между признаками использовали коэффициент корреляции Пирсона.

Анализ очертаний раковин проводили на моллюсках длиной 18–24



Рис. 1. Станции сбора дрейссен в Чебоксарском водохранилище.

Таблица 1. Характеристика станций сбора дрейссен в Чебоксарском водохранилище

Станция	Участок водохранилища*	Глубина, м	Субстрат
1	Средний речной	12.0	Заиленный песок, моллюски сем. Unionidae
2	Граница среднего речного и озёрного	10.0	Заиленный песок
3	Приплотинный	16.7	Заиленный песок
4		0.5	Коряга
5		5.0	Заиленный песок
6		10.0	Заиленный песок
7		26.5	Песок, мелкая галька

* Районирование приведено по публикации Фроловой, Баянова [2012].

Таблица 2. Морфологические характеристики *D. Bugensis* из Чебоксарского водохранилища (ср. \pm ст. откл.)

Станция	N, экз.	Длина, мм	H/L	W/L	Экотип
1	56	21.58 \pm 0.42	0.608 \pm 0.038 ^{ab}	0.511 \pm 0.050 ^a	Типичный
2	109	19.29 \pm 0.41	0.617 \pm 0.037 ^b	0.480 \pm 0.058 ^b	Типичный
3	160	16.81 \pm 0.51	0.595 \pm 0.028 ^a	0.436 \pm 0.053 ^c	Типичный
4	125	16.27 \pm 0.58	0.597 \pm 0.024 ^a	0.443 \pm 0.052 ^c	Типичный
5	163	16.93 \pm 0.49	0.611 \pm 0.028 ^b	0.430 \pm 0.048 ^c	Типичный
6	157	17.56 \pm 0.49	0.601 \pm 0.028 ^a	0.439 \pm 0.052 ^c	Типичный
7	152	16.26 \pm 0.48	0.552 \pm 0.028 ^c	0.369 \pm 0.039 ^d	Глубоководный

Примечание. Одинаковые латинские буквы обозначают отсутствие отличий при $p < 0.05$ (ANOVA, Tukey HSD test), разные – их наличие.

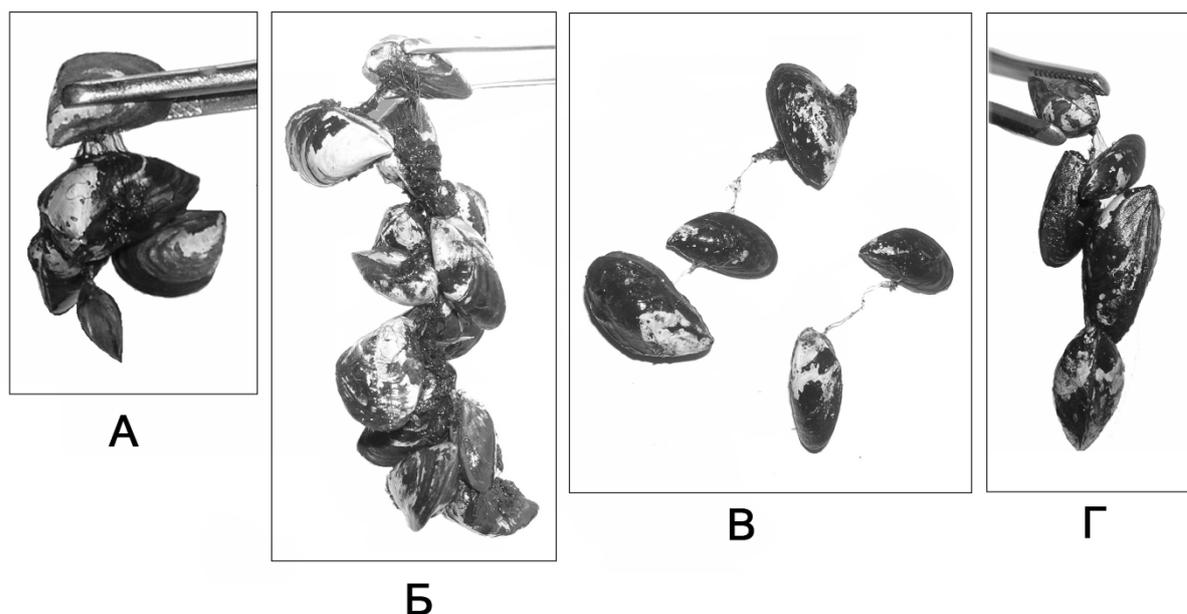


Рис. 2. Особенности биссуса у *D. bugensis* Чебоксарского водохранилища: А, Б – типичный экотип; В, Г – глубоководный экотип.

мм с помощью методов геометрической морфометрии. Полученные в результате сканирования изображения правых створок моллюсков (30 особей с каждой станции) обрабатывали в пакете программ SHAPE [Iwata, Ukai, 2002]. В нём осуществляется преобразование Фурье исходных очертаний створок, которые рассматриваются как периодические функции, и анализ главных компонент коэффициентов Фурье. Значения главных компонент для каждой особи затем использовались как переменные для дальнейших статистических процедур (вычисление средневыворочных значений и построение графиков).

Результаты

Изученные пробы моллюсков были представлены в основном *D. bugensis*. *D. polymorpha* была отмечена лишь на отдельных станциях (№№ 1, 2, 5, 7). Её численность составляла 31.1 и 33.5% от общей численности дрейссен на станциях 1 и 2, соответственно, и менее 0.01% на станциях 5 и 7. Обработка количественной пробы показала, что численность *D. bugensis* составила 3050 экз./м², биомасса – 1875 г/м².

D. bugensis со станций 1–6 была представлена плотными друзами.

Моллюски скреплялись между собой плотными пучками биссуса (рис. 2, А, Б). Особи со ст. 7 образовывали рыхлые друзы, в которых моллюски соединялись отдельными нитями (рис. 2, В, Г).

Стандартный морфометрический анализ

Анализ значений габитуальных индексов выявил морфологическую разнородность *D. bugensis* в Чебоксарском водохранилище (табл. 2). Выборки со станций 1 и 2 выделяются высокими средними значениями индексов Н/Л и W/L. Для представителей глубоководного экотипа (ст. 7) характерны наименьшие значения индексов высоты и выпуклости, а также очень низкая изменчивость по W/L, оценённая по значению стандартного отклонения. Остальные выборки имели промежуточные значения рассматриваемых индексов. Сравнение по размерным классам показало, что два экотипа различаются по индексам Н/Л и W/L на протяжении всего размерного ряда, начиная с наименьшего из изученных нами класса, 6–8 мм (рис. 3).

Характер изменения индексов с длиной моллюсков был сходен на всех

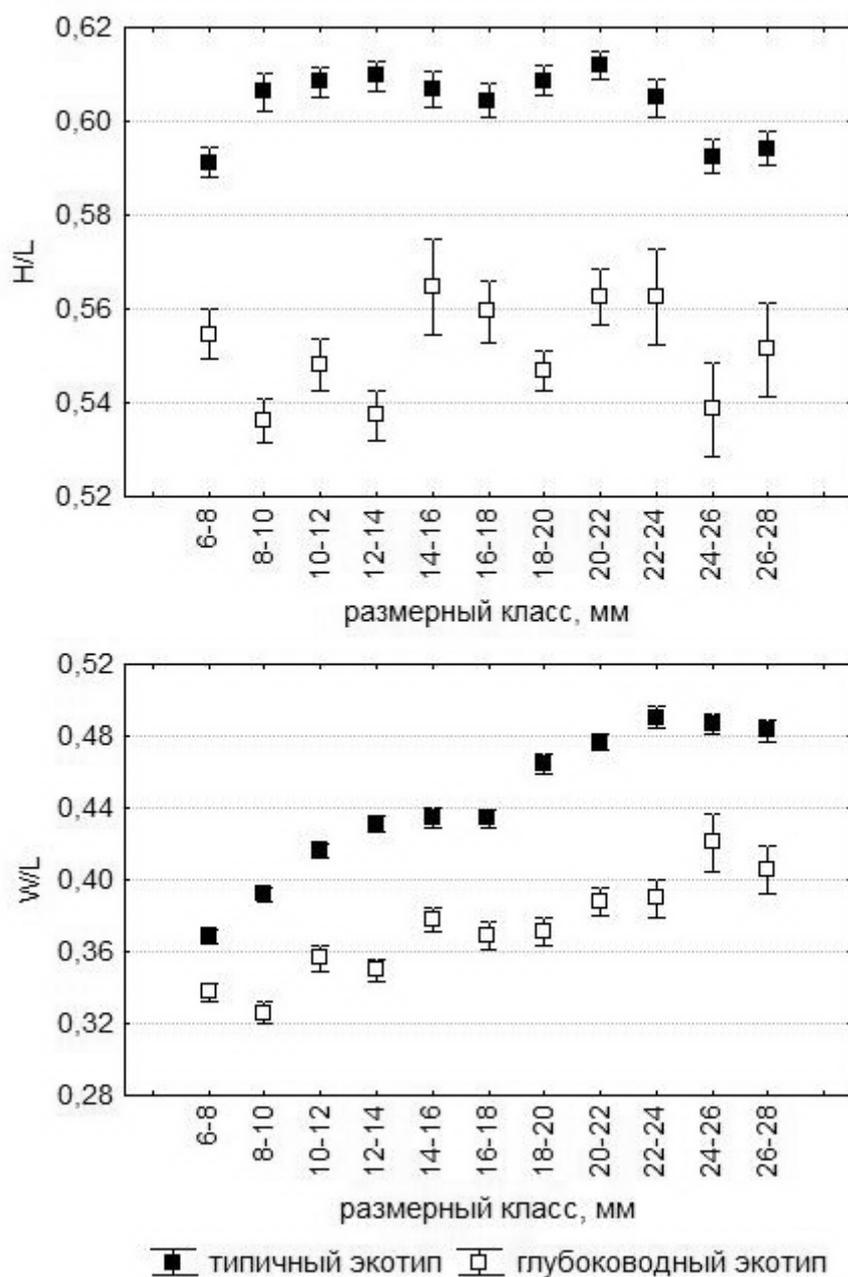


Рис. 3. Средние значения индексов H/L и W/L (\pm ош. ср.) у представителей двух экотипов *D. bugensis* разных размерных классов.

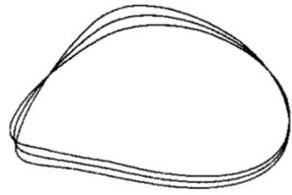
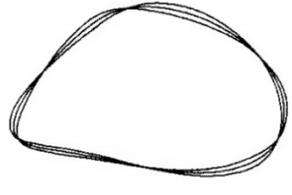
станциях. Так, для индекса H/L характерны флуктуации около одного значения, не зависящие от длины моллюска, а для W/L – увеличение с возрастанием длины (рис. 3). Коэффициенты корреляции значений длины и индексов в разных выборках составляли: для H/L от -0.18 до 0.11 (слабая отрицательная корреляция статистически достоверна только для выборки со ст. 6, $r = -0.18$, $p = 0.02$), для W/L 0.63 – 0.73 (корреляция достоверна во всех выборках, $p < 0.01$).

Среди представителей типичного экотипа не было обнаружено зависимости морфологических признаков от глубины (регрессионный анализ, $p > 0.05$).

Геометрическая морфометрия

Чтобы сравнить форму створок моллюсков на разных станциях, необходимо сначала проанализировать изменчивость по всему исследованному массиву очертаний. Было выявлено, что наибольший вклад в изменчивость

Таблица 3. Изменчивость очертаний раковин *D. bugensis* из Чебоксарского водохранилища

Компоненты и их вклад в общую изменчивость	Очертания
ГК 1 (48.2%)	
ГК 2 (17.8%)	
ГК 3 (15.2%)	
ГК 4 (5.4%)	

Примечание. Приведены очертания объектов со средними значениями компонент и объектов, отклоняющихся от средних (± 2 ст. откл.) (по данным программы Shape). ГК – главная компонента.

D. bugensis в Чебоксарском водохранилище вносит степень удлиненности раковины (общие пропорции, определяемые соотношением длины и высоты) (коэффициент корреляции главной компоненты (ГК) 1 и индекса Н/Л составляет 0.95, $p < 0.001$) (табл. 3). Второй по значению параметр – величина апикального угла и форма носика. При широком апикальном угле носик направлен вперед (низкие значения ГК 2), при узком – опущен книзу (высокие значения ГК 2). При этом также затрагивается форма брюшного края. В первом случае брюшной край выпуклый, во втором – вогнутый. Крайние варианты изменчивости по ГК 2 – это, в целом, очертания, близкие или к треугольным,

или к каплевидным. Значение третьей компоненты связано с формой и длиной верхнего и заднего краёв, положением и формой перехода между ними. При низком значении ГК 3 верхний край короче заднего, угол перехода от верхнего к заднему краю смещён к передней части раковины; при высоких уровнях ГК 3 длина этих краёв примерно равная, точка перехода расположена посередине раковины. Четвёртый по силе вклада в изменчивость признак – тонкие очертания брюшного края (наличие или отсутствие s-образной изогнутости).

На рис. 4 представлено распределение выборок в пространстве главных компонент. В пространстве ГК 1 и ГК 2 выборки со ст. 2–6 образуют группу, пробы со ст. 1 и 7 обособлены

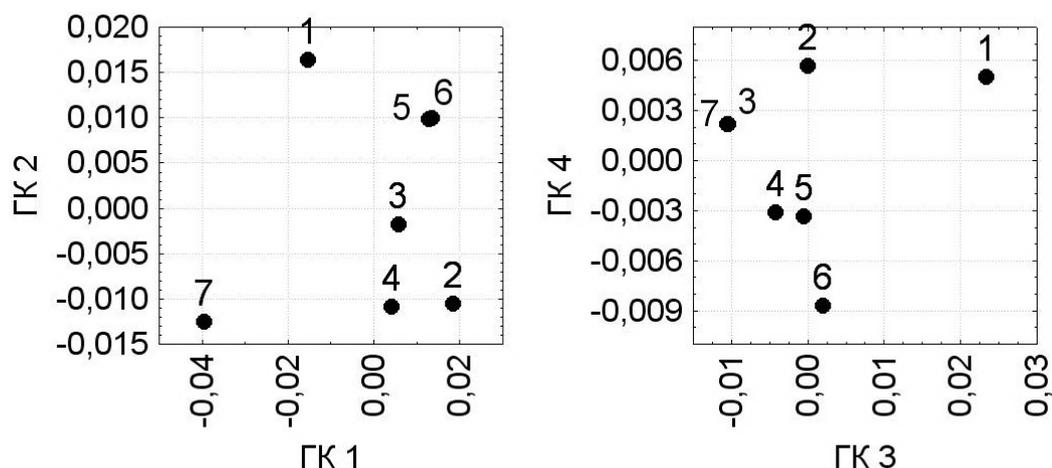


Рис. 4. Распределение выборок *D. bugensis* по средним значениям четырёх первых главных компонент, описывающих очертания раковин. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1.

от неё. Моллюскам со ст. 2–6 свойственны положительные значения ГК 1 и высокие раковины. Для особей со ст. 2–4 характерны низкие значения ГК 2 и апикальные углы значительной величины. *D. bugensis* со ст. 5 и 6 имеют высокие значения ГК 2 и более острые апикальные углы. Особям со ст. 1 и 7 свойственны раковины меньшей высоты, чем представителям вида со ст. 2–6. При этом *D. bugensis* со ст. 1 имеют небольшие апикальные углы и треугольные очертания; для особей со ст. 7 характерны углы большей величины и очертания, близкие к каплевидным.

В пространстве ГК 3 – ГК 4 выборка со ст. 1 уклоняется от остальных в сторону высоких значений обеих компонент. У её представителей передний и верхний края раковины имеют одинаковую длину, что придаёт форме моллюсков треугольные очертания. У остальных особей передний край короче верхнего, переход между ними расположен в передней части раковины, поэтому общие очертания створки близки к четырёхугольным. Наиболее выраженная s-образная изогнутость брюшного края (и низкие значения ГК 4) отмечены для моллюсков со ст. 6.

Обсуждение

В настоящее время дрейссены занимают множество водоёмов в Европе и Америке. В процессе расселения виды адаптируются к экологическим условиям во вновь занимаемых местообитаниях. В результате образуются популяции конкретного водоёма с определёнными морфологическими, экологическими и продукционными характеристиками.

В Чебоксарском водохранилище *D. bugensis* представлена двумя экотипами – типичным и глубоководным. Типичный экотип распространён по всем участкам водохранилища, где обитает *D. bugensis*, за исключением небольшого глубоководного местообитания около Новочебоксарской ГЭС. Для его представителей характерны относительно высокие значения индексов Н/Л и W/L (средневыборочные значения составляют 0.595–0.617 и 0.430–0.511 соответственно), треугольные или четырёхугольные очертания створок раковины, широкий диапазон величины апикального угла, брюшной край различной формы (от выпуклой до s-образной).

Глубоководный экотип занимает самый глубокий участок водоёма (24–26.5 м), образованный в результате работы Новочебоксарской ГЭС. Этот

район отличается от остальных высокой скоростью течения (> 0.5 м/с), особенностями грунта (песок с мелкой галькой). Для представителей глубоководного экотипа характерны меньшие индексы высоты (H/L) и выпуклости (W/L) (0.552 и 0.369, соответственно), близкие к каплевидным очертания раковины, выпуклый брюшной край. Кроме того, для них характерна низкая вариабельность индекса W/L. Морфа *profunda* проявляет меньшую внутривидовую морфологическую изменчивость и в оз. Эри [Claxton et al., 1998]. Вероятно, снижение вариабельности связано со специализацией к глубоководному образу жизни. Ещё одной особенностью является слабое развитие биссуса (рис. 2), что также отмечалось для американских особей [Dermott, Munawar, 1993]. Интересно, что характерная для глубоководного экотипа невыраженность биссуса сохраняется у чебоксарских представителей в условиях сильного течения, хотя для двустворчатых моллюсков характерно увеличение мощности биссуса при усилении гидродинамического воздействия [Bell, Gosline, 1997; Carrington, 2002]. Вопрос об особенностях прикрепления представителей морфы *profunda* в условиях глубоководного участка Чебоксарского водохранилища требует дальнейшего изучения.

Условия обитания чебоксарских представителей *profunda* отличаются от таковых американских. Характерным местообитанием последних являются глубоководные зоны озёр с илистыми грунтами, слабой гидродинамикой, стабильно низкими температурами [Dermott, Munawar, 1993]. В Чебоксарском водохранилище, напротив, глубоководный экотип обитает при значительной скорости течения на песчаном грунте. Температурный режим глубоководного участка около Новочебоксарской ГЭС специально не исследовался, однако

очевидно, что вследствие постоянного перемешивания воды различия между температурой воды поверхностного и придонного слоёв малы (например, для участка с похожими условиями в Новосибирском водохранилище эта разница составляет $0-0.6$ °С [Куксн, 1964]), и существуют годовые флуктуации температуры с понижением зимой и повышением летом. Также вследствие перемешивания вод в чебоксарском местообитании, вероятно, более благоприятные кислородные условия, по сравнению с американскими. Вышесказанное свидетельствует о широкой экологической валентности глубоководного экотипа.

D. bugensis успешно колонизирует глубоководные зоны водоёмов благодаря физиологическим приспособлениям. Показано, что при низком содержании пищи (что характерно для гипоплимниона) эффективность ассимиляции и скорость роста у *D. bugensis* значимо выше, чем у *D. polymorpha* [Baldwin et al., 2002]. Кроме того, *D. bugensis* обладает способностью успешно нереститься при низкой температуре (9 °С) (для *D. polymorpha* нижняя температурная граница для вымета половых продуктов составляет 12 °С) [Claxton, Mackie, 1998].

Представители морфы *profunda* не отличаются от типичных *D. bugensis* по последовательностям гена первой субъединицы цитохромоксидазы [Claxton et al., 1998]. Следовательно, глубоководная морфа *D. bugensis* является экофенотипом, так как имеет место трансформация морфогенеза под действием экологических факторов [Глазко, Глазко, 2008]. Существует несколько гипотез о том, какие именно условия приводят к образованию морфы *profunda*. Самая очевидная – воздействие глубины [Dermott, Munawar, 1993]. Кроме того, высказывались предположения, что глубоководная морфа *D. bugensis* может развиваться вследствие адаптации к илистым грунтам [Dermott, Munawar,

1993; Claxton et al., 1998]. На морфогенез может влиять также температура в местообитании [Peyer et al., 2010]. Мы предполагаем, что ключевым фактором служит глубина, так как местообитания в Чебоксарском водохранилище и в североамериканских озёрах сильно различаются по температурному режиму и грунтам. Кроме того, по полученным нами данным, глубоководный облик складывается в раннем возрасте (при длине менее 6 мм), в то время как для достижения эффекта от воздействия низкой температуры необходим длительный период [Peyer et al., 2010]. Таким образом, нам представляется более вероятным, что переключение морфогенеза на глубоководный облик происходит рано и под воздействием значительной глубины, точнее, значительного гидростатического давления. Пороговая величина фактора составляет не менее 2 атм., так как исследования, проводимые авторами в течение нескольких лет на Рыбинском и Горьковском водохранилищах, не выявили наличия в их глубоководных участках (с глубинами до 20 м) моллюсков, морфологически сходных с морфой *profunda*. Следовательно, пороговые значения лежат в интервале 2–2.6 атм.

Популяция *D. bugensis* в Чебоксарском водохранилище требует дальнейшего изучения, так как представляет возможности для исследования механизмов экологической адаптации и внутривидовой дифференциации активного инвазионного вида.

Литература

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии // Труды С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. Отд-ние геологии и минерал. СПб.: Тип. М. Меркушева, 1897. Т. 25. 685 с.
- Антонов П.И. О вселении двустворчатого моллюска *D. bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // В сб.: Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тезисы докладов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Глазко В.И., Глазко Г.В. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике: В 2 т. М.: Академкнига: Медкнига, 2008. Т. 2: П – Я. 529 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*): Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Журавель П.А. Образование новых очагов фауны лиманно-каспийского комплекса в водоёмах различных климатических зон СССР // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 8. С. 1152–1162.
- Куксн М.С. Вертикальное распределение фитопланктона в Новосибирском водохранилище // В кн.: Водоросли и грибы Западной Сибири. Часть I. Труды Центрального Сибирского ботанического сада. Новосибирск, 1964. Выпуск 8. С. 43–55.
- Методы изучения двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1990. 208 с.
- Минин А.Е. Формирование рыбных запасов и перспективы развития промысла на Чебоксарском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2012. 25 с.
- Орлова М.И., Аракелова Е.С., Комендантов А.Ю. О совместном обитании *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в дельте Волги и на мелководьях Северного Каспия // В кн.: Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки. Астрахань: ООО «ЦНТЭП», 1999. С. 67–69.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* в верхневолжских водохранилищах //

Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.

Фролова Е.А., Баянов Н.Г. Распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) в Чебоксарском водохранилище в начале XXI века // В сб.: Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докладов I-й Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 151–153.

Фролова Е.А., Баянов Н.Г. Оценка количественного развития кормовых организмов макрозообентоса в Чебоксарском водохранилище // В сб.: Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. мат. докладов участников Всеросс. конф. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 319–322.

Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–10.

Baldwin B.S., Mayer M.S., Dayton J., Pau N., Mendilla J., Sullivan M., Moore A., Ma A., Mills E.L. Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 680–694.

Bell E.C., Gosline J.M. Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislodgment of two *Mytilus* species // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 159. P. 197–208.

Bunnell D.B., Madenjian C.P., Holuszko J.D., Adams J.V., French III J. R. P. Expansion of *Dreissena* into offshore waters of Lake Michigan and potential impacts on fish populations // J. Great Lakes Res. 2009. V. 35. P. 74–80.

Carrington E. Seasonal variation in the attachment strength of blue mussels: causes and consequences // Limnol. Oceanogr. 2002. V. 47. P. 1723–1733.

Claxton W.T., Mackie G.L. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 2010–2019.

Claxton, W.T., Wilson, A.B., Mackie, G.L., Boulding E.G. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*. // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 1269–1276.

Dermott R., Munawar M. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2298–2304.

Iwata H., Ukai Y. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Heredity. 2002. V. 93. P. 384–385.

May B., Marsden J.E. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 1501–1506.

Nalepa T.F., Fanslow D.L., Lang G.A. Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis* // Freshwater Biology. 2009. V. 54. P. 466–479.

Nalepa T.F., Pavlova V., Wong W.H., Jansen J., Houghton C.S., Mabrey K. Variation in the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) with emphasis on the deepwater morphotype in Lake Michigan // Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. Second Edition / Eds. T.F. Nalepa, D. Schloesser. Boca Raton: CRC Press, 2013. P. 315–330.

Pavlova V. First finding of deepwater profunda morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range // Biol. Invasions. 2012. V. 14. № 3. P. 509–514.

Peyer, S.M., Hermanson, J.C., Lee C.E. Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes // J. Exp. Biol. 2010. V. 213. P. 2602–2609.

Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River system, Russia // Int. Rev. Hydrobiol. 2004. V. 89. P. 326–333.

**ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL
CHARACTERIZATION OF *DREISSENA BUGENSIS*
(BIVALVIA, DREISSENIDAE) FROM CHEBOKSARY
RESERVOIR (WITH THE DESCRIPTION
OF DEEP WATER ECOTYPE)**

© 2016 Pavlova V.V.*, Pryanichnikova E.G.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Russia, Yaroslavl Region, Borok, 152742
E-mail: * verasmi@mail.ru

The bivalve mollusk *Dreissena bugensis* forms two ecotypes in Cheboksary Reservoir – typical (shallow) and deep-water ones. This water body is the only in the European part of the species range where deep-water morph dwells. Two ecotypes differ morphologically (in the ratios of shell height, width and length; in general outlines and byssus strength) and ecologically (they inhabit parts of the reservoir, which differ strongly in environmental conditions). Morphological variability of deep-water morph is lower than that of typical one.

Key words: *Dreissena bugensis*, Cheboksary reservoir, ecology, morphology, geometric morphometrics, deep-water ecotype.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ГНЕЗДОВИЙ БОЛЬШОЙ БЕЛОЙ ЦАПЛИ *CASMERODIUS ALBUS* В ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2016 Петрова О.Р.*, Павлов Д.Д.**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
E-mail: * lesyl@yandex.ru, ** tukki@bk.ru

Поступила в редакцию 01.09.2015

В статье приводятся новые данные по изменению северной границы гнездового ареала большой белой цапли *Casmerodius albus*. В конце июля 2015 г. во время исследования колонии серой цапли на о. Радовский на Рыбинском водохранилище в Ярославской области в её составе были обнаружены жилые гнёзда большой белой цапли с сидящими в них взрослыми птицами и подростками птенцами. Данное гнездование большой белой цапли говорит о расширении гнездового ареала к северу Европейской части России.

Ключевые слова: большая белая цапля, гнездование, Ярославская область.

Введение

Целью нашего исследования стала большая белая цапля *Casmerodius albus* (Linnaeus, 1758) и её гнездовой ареал. Большая белая цапля известна как вид-космополит, распространение которого отмечено в тропическом и умеренном поясах. Встречается эта цапля на всех континентах, кроме Австралии и Антарктиды.

Современная северная граница гнездового ареала в России «...идёт через юг Брянской обл. (низовья р. Неруссы), север Воронежской обл., юго-восток Тамбовской обл., северо-восток Пензенской обл., Сусканский залив Куйбышевского вдхр. в Самарской обл. В Предуралье – примерно по 56° с. ш.: устье р. Белой в Башкортостане, южнее Челябинска. На Урале и в Западной Сибири – по северу Курганской обл., Бердюжскому и Казанскому районам Тюменской обл., затем отклоняется к 54° с. ш. – оз. Алабота в Омской обл. и район оз. Чаны в Новосибирской обл. Дальше граница ареала проходит на юго-восток через оз. Зайсан и Чёрный Иртыш, затем по границе с Монголией, по Аргуни и Амуру. В Нижнем

Приамурье ареал доходит на север до 51° с. ш.» [Грищенко, 2011, с. 311] (рис.).

По последним данным гнездование большой белой цапли зафиксировано в Калужской обл. [Горшков, 2014], северная граница которой проходит по 55° с. ш. В более северных областях известны только встречи этой цапли – в Ленинградской обл. [Ковалев, 2001, 2013; Богуславский 2010; Головань 2011], в Вологодской [Немцев, 1988; Ключевые..., 2000], в Новгородской [Александров, 2008; Зуева, 2008], Псковской [Фетисов, 1998, 2007; Фетисов, Иванов, 2003; Горчаков, 2014], Тверской [Николаев, Шмитов, 2008], Ивановской [Мельников и др., 2005], в Москве и Московской обл. [Авилова, 1990, Гроот Куркамп, 2014], при этом в Московской обл. количество встреч большой белой цапли значительно возросло [Гроот Куркамп, 2014]. Также редкие встречи были зафиксированы в Архангельской обл., на оз. Лача [Андреев, 2004], и в Костромской обл., на Костромских разливах Горьковского водохранилища [Голубев, 2011].



Рис. Северная граница гнездового ареала большой белой цапли *Casmerodius albus* с указанием нового места гнездования.

Гнездится *Casmerodius albus* обычно колониями, чаще смешанными с другими голенастыми, реже её колонии

бывают моновидовыми. Так, по данным исследований колонии серой цапли в Калужской обл., большая белая цапля

сформировала гнездо в центральной её части [Горшков, 2014], в Предкавказье были обнаружены моновидовые «микророселения» *C. albus* из 7–20 гнёзд в колониях других видов [Казаков и др., 2004], на севере Крыма была зафиксирована поливидовая колония большой белой цапли и других голенастых [Костин, Тарина, 2004]. При обследовании колоний *C. albus* на юге Белоруссии была найдена только одна моновидовая колония, остальные же были смешанными с серой цаплей [Абрамчук, Абрамчук, 2005].

Обычно большие белые цапли устраивают гнёзда в зарослях невысоких кустарников, заломах прошлогодних стеблей тростника или низких деревьях, как у самой воды, так и на высоте до 4–5 м [Казаков и др., 2004; Абрамчук, Абрамчук, 2005; Горшков, 2014]. Возможны поселения и на деревьях в сухих местах [Мензбир, 1918; Костин, Тарина, 2004].

Орнитологические наблюдения на Рыбинском водохранилище в Ярославской обл. показали, что в данной местности «...большая белая цапля – единично гнездящийся, регулярно залётный вид. Одиночная цапля наблюдалась 13.08.09 на Волге в Некоузском районе (Д.В. Кулаков). В июне-июле 2010 две взрослые птицы постоянно встречались на Волжском отроге водохранилища (Д.В. Кулаков). Там же 21.07.11 сфотографированы две птицы в стае серых цапель (Д.В. Кулаков). В 20-х числах июня 2013 одиночная птица встречена в устье р. Сутка Некоузского района (Д.Д. Павлов)» [Ярославский..., 2014, с. 19].

Материалы и методы

Исследования территории проводились в сроки с 10.04.2015 г. по 10.08.2015 г. пешим маршрутным обследованием побережья Волжского плёса Рыбинского водохранилища с помощью бинокля (8×30). Точечное картирование территории проведено с помощью программы MAPS.me, нанесение границ колонии и точек скопления гнездовой большой белой

цапли на карту – в специализированной программе QGIS 2.8.2.

Результаты

В 2015 г. встречи большой белой цапли носят систематический характер: 12.04 – одна птица в окрестностях п. Борок (58°03′ с. ш., 38°14′ в. д.); 21.04 – 5 птиц в зарослях тростника обвалованного водоёма в окрестностях п. Борок; 27.04 – одна птица у гнезда в колонии серых цапель (58°03′ с. ш., 38°17′ в. д.); 28.04 – 1 птица в стае серых цапель на Волжском отроге водохранилища (58°03′ с. ш., 38°15′ в. д.); 30.05 – 1 птица на р. Шумаровка в окрестностях п. Борок (58°02′ с. ш., 38°15′ в. д.); 16.07 – 4 птицы в окрестностях о. Радовский.

На о. Радовский (58°03′ с. ш., 38°17′ в. д.) довольно продолжительное время существует колония серой цапли. В данной колонии в 2010 г. насчитывалось 82 жилых гнёзд, они размещались в кронах берёз, осин и сосен (до 5 гнёзд на одном дереве) [Кулаков, 2015]. Весной 2015 г. уже насчитывалось порядка 50–60 жилых гнёзд. Среди них были замечены три белые цапли, слетающие с гнёзд: всего над гнёздами кружило 5 птиц. Также некоторое количество больших белых цапель встречено в округе, в итоге было насчитано 10 пар.

В конце июля 2015 г., во время исследования данной цапельной колонии, были обнаружены жилые гнёзда большой белой цапли в количестве 11 штук с сидящими в них взрослыми птицами и подростками птенцами. Гнёзда располагались на деревьях (сосна и берёза, осину эта цапля в качестве опоры для гнёзд не использовала), на высоте 8–10 м, по краям колонии двумя группами. В одной группе было насчитано 4 жилых гнёзд, во второй – 6 жилых гнёзд. В первом случае гнёзда *C. albus* соседствовали с гнёздами серой цапли на одном дереве. В гнёздах отмечено в среднем по 2–3 птенца. Всего в колонии было насчитано 45 больших белых цапель.

Выводы

Остров Радовский находится на 58° с. ш., следовательно, основываясь на литературных данных и на материалах настоящих исследований, можно с уверенностью констатировать значительное расширение гнездового ареала большой белой цапли к северу Европейской части России. Как и в большинстве зарегистрированных в литературе случаев, эта цапля поселилась в сформированной колонии серой цапли, не образуя нового моновидового поселения. Гнёзда белой цапли располагались на деревьях, на высоте 8–10 м, что на большей части гнездового ареала для неё не свойственно.

Благодарности

Выражаем благодарности А.В. Крылову (ИБВВ РАН) за содействие в организации исследования и А.В. Кутузову (ИБВВ РАН) за предоставление картографического материала.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (16-04-00028_a).

Литература

Абрамчук А.В., Абрамчук С.В. Большая белая цапля (*Egretta alba*) в Беларуси – экология и распространение // Беркут. 2005. Т. 15. №1. С. 50–55.

Авилова К.В. О стратегии охраны редких видов птиц в г. Москве // Редкие виды птиц Центра Нечерноземья. М., 1990. С. 22–26.

Александров А.А. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* в Холмском районе Новгородской области // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. Экспресс-выпуск 439. С. 1356–1357.

Андреев В.А. Встречи в Архангельской области новых для её территории птиц // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13. Экспресс-выпуск 249. С. 20–21.

Богуславский А.В. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на южном берегу Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19. Экспресс-выпуск 542. С. 31.

Головань В.И. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на южном берегу Лужской губы // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20. Экспресс-выпуск 663. С. 1143–1144.

Голубев С.В. Птицы Ярославского Поволжья и сопредельных регионов: история, современное состояние. Том I. Неворобьиные (Non-Passeriformes). Ярославль, 2011. С. 1–684.

Горчаков С.В. Встреча пары больших белых цапель *Casmerodius albus* в Плюсском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. Экспресс-выпуск 1088. С. 4151–4152.

Горшков В.И. О гнездовании большой белой цапли *Egretta alba* в Калужской области // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. Экспресс-выпуск 997. С. 1416–1417.

Грищенко В.Н. Большая белая цапля *Casmerodius alba* (Linneus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные / В.А. Андронов, Т.Б. Ардамацкая, Ю.Б. Артюхин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 304–329.

Гроот Куркамп Х. Статус большой белой цапли в Московской области и на сопредельных территориях // Московка (Новости программы «Птицы Москвы и Подмосковья»). 2014. № 21. С. 36–42.

Зуева Н.В. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* в Холмском районе Новгородской области // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. Экспресс-выпуск 439. С. 1355–1356.

Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Белик В.П., Хохлов А.Н., Тильба П.А., Пишванов Ю.В., Прилуцкая Л.И., Комаров Ю.Е.,

- Поливанов В.М., Емтыль М.Х., Бичерев А.П., Олейников Н.С., Заболотный Н.Л., Кукиш А.И., Мягкова Ю.Я., Точиев Т.Ю., Гизатулин И.И., Витович О.А., Динкевич М.А. Птицы Северного Кавказа. Т. 1. Гагарообразные, Поганкообразные, Трубноносые, Веслоногие, Аистообразные, Фламингообразные, Гусеобразные. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУ. 2004. С. 2–210.
- Ключевые орнитологические территории России. Т. 1. Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России / Под ред.: Т.В. Свиридовой, В.А. Зубакина. М., 2000. С. 1–702.
- Ковалёв В.А. Орнитологические находки в Лодейнопольском районе Ленинградской области в 1998–2000 годах // Русский орнитологический журнал. 2001. Т. 10. Экспресс-выпуск 137. С. 248–251.
- Ковалёв В.А. Новый залёт большой белой цапли *Casmerodius albus* на восток Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. Экспресс-выпуск 946. С. 3291.
- Костин С.Ю., Тарина Н.А. Распределение и биология размножения веслоногих и голенастых птиц на Лебяжьих островах и сопредельных территориях // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. 2004. Вып. 7. С. 82–110.
- Кулаков Д.В. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* на Рыбинском водохранилище в Ярославской области // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск 1109. С. 609–612.
- Мензбир М.А. Птицы России. М., 1918. Т. 1, С. 141–147.
- Мельников В.Н., Баринев С.Н., Киселёв Р.Ю., Чудненко Д.Е. Современное состояние изученности авифауны Ивановской области // Природа и человек. Материалы IV научно-практической конференции «Природа и человек. Антропогенное воздействие на окружающую среду». Иваново, 2005. С. 127–129.
- Немцев В.В. Птицы // Флора и фауна заповедников СССР (оперативно-информационный материал). М., 1988. С. 29–57.
- Николаев В.И., Шмитов А.Ю. О новых находках редких видов птиц Тверской области // Вестник Тверского университета. Серия биология и экология. 2008. Т. 7 (67). С. 105–108.
- Фетисов С.А. Залёт большой белой цапли *Egretta alba* в Псковскую область // Русский орнитологический журнал. 1998. Т. 7. Экспресс-выпуск 31. С. 8–10.
- Фетисов С.А. Встречи большой белой цапли *Egretta alba* в Псковской области // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск 369. С. 986–988.
- Фетисов С.А., Иванов И.Д. Залёт большой белой цапли *Egretta alba* в Себежское Поозёрье // Русский орнитологический журнал. 2003. Т. 12. Экспресс-выпуск 241. С. 1218–1219.
- Ярославский орнитологический сборник: 2010–2013 / Ред.-сост. В.А. Симонов Ярославль, 2014. С. 1–74.

FIRST FINDING OF NESTING GREAT WHITE HERON *CASMERODIUS ALBUS* IN YAROSLAVSKAYA OBLAST

© 2016 Petrova O.R.*, Pavlov D.D.**

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS

E-mail: * lesy1@yandex.ru, ** tukki@bk.ru

Article presents new data on the northward expansion of great white heron *Casmerodius albus* nesting range. Nests of great white heron with adults and nestlings were found within grey heron *Ardea cinerea* colony situated on Radovskii Island on the Rybinsk reservoir in the Yaroslavskaya oblast of Russia in late July of 2015. This finding suggests that great white heron's nesting range expands towards the north of the European part of Russia.

Key words: Great white heron, nesting, Yaroslavskaya oblast.

ИКРА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ НЕТРАДИЦИОННЫЙ ОБЪЕКТ ПИТАНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* В РЕКАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2016 Распутина Е.Н.^{1*}, Шустов Ю.А.^{2**}, Тыркин И.А.^{3***}

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск 185910

² Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск 185910

³ Северный НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского государственного университета, Петрозаводск 185031

E-mail: * belyakovalena@yandex.ru, ** shustov@petsu.ru, *** igor7895@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.12.2014

В реках Кольского полуострова в прошлом веке была преднамеренно интродуцирована горбуша. Она регулярно заходит на нерест в реки, которые исконно используются атлантическим лососем, что приводит к определённой конкуренции между видами. В литературе отмечено поедание смолтами атлантического лосося молоди горбуши, но нет сведений о потреблении молодью лосося икры горбуши. В лососёвых реках Дальнего Востока отмечено потребление икры одного вида дальневосточного лосося другим, например, кеты или кижуча. Анализ питания молоди лосося из рек Индера, Пулоньга (Кольский п-ов) показал, что молодь лосося интенсивно потребляет икру горбуши, что значительно увеличивает индекс наполнения желудка.

Ключевые слова: атлантический лосось, горбуша, питание.

Введение

Во второй половине прошлого века на Кольском полуострове была преднамеренно интродуцирована дальневосточная горбуша (*Oncorhynchus gorbusha* L.), которая в настоящее время регулярно заходит в семужьи реки Белого моря на нерест, а её уловы в отдельные годы уже достигают сотни тонн [Зубченко и др., 2004]. Однако до сих пор не утихают споры о целесообразности вселения горбуши в водоёмы Кольского полуострова и вообще проведения работ по её натурализации [Павлов и др., 2007]. Так, несмотря на многочисленные исследования горбуши, до сих пор нет полной ясности по вопросу взаимоотношений на многих этапах жизненного цикла вида «вселенца» – горбуши и «аборигенного» –

атлантического лосося (*Salmo salar* L.). Известно, что молодь горбуши в период ската является пищевым конкурентом молоди лосося [Нилова, 1966; Гринюк, Шустов, 1977]. По данным Э.Л. Бакштанского [1964], смолты сёмги из р. Умба питаются мальками горбуши, а данных по потреблению молодью сёмги икры горбуши в литературе нами не обнаружено. В реках Дальнего Востока такие сведения хорошо известны – гольцы рода *Salvelinus* питаются икрой, например, кеты (*Oncorhynchus keta* L.) [Гриценко и др., 1987]. Молодь кижуча (*Oncorhynchus kisutch* L.) также потребляет икру тихоокеанских лососей. Так, в августе-сентябре по массе пищевой комок пестряток этого вида на 34% состоит из икры [Кириллова, 2009].

Таблица 1. Биологические показатели отловленной молодежи атлантического лосося (M – среднее значение; S – стандартное отклонение)

Река	Дата отлова	Число экз. (n)	Возраст рыб	Длина общая (M±S), см	Вес (M±S), г
Индера, басс. Белого моря	10.08.2007	14	1+	7.3±4.9	3.8±2.6
		20	2+	10.7±2.4	12.5±8.1
Пулоньга, басс. Белого моря	4.08.2008	16	0+	3.5±0.9	1.5±1.3
		27	1+	6.8±4.9	3.5±3.1

Материал и методы

Молодь рыб в исследуемых реках (Индера, Пулоньга) отлавливали электроловом (табл. 1). Рыб сразу фиксировали 96%-м спиртом. Дальнейшую обработку материала проводили в лабораторных условиях. Изучение питания проводилось согласно общепринятым методикам [Методическое пособие..., 1974]. У молоди лосося определяли состав пищи и просчитывали число пищевых объектов. Общий индекс наполнения желудков в продецимилле ($^0/_{000}$) (табл. 2) рассчитывали по следующей формуле: вес пищи (мг), взятый в десятикратном размере, делённый на общий вес рыбы (г). Всего проанализировано питание 77 экз. разновозрастной молоди лосося из рек Индера (1+ – 14 экз.; 2+ – 20 экз.) и Пулоньга (0+ – 16 экз.; 1+ – 27 экз.), расположенных в бассейне Белого моря.

Результаты и обсуждение

Многочисленными исследованиями установлено, что сеголетки (0+) и пестрятки (1+ и старше) атлантического лосося в речной период жизни традиционно питаются водными беспозвоночными (личинки и куколки хирономид и мошек, нимфы подёнок и веснянок, личинки ручейников, моллюски и др.), сносимыми в толщу воды, а также имаго насекомых, падающих в воду из воздушной среды [Шустов, 1983]. Сведения о том, что молодь атлантического лосося потребляет собственную икру во время нереста производителей или после нереста, нам не известны. Примеров

потребления речными рыбами икры горбуши и кеты на Дальнем Востоке в литературе достаточно, в том числе и пестрятками лососёвых рыб.

Поэтому, по-видимому, можно было ожидать, что с появлением в наших европейских семужьих реках массовых заходов горбуши, у молоди атлантического лосося и других речных рыб (например, хариуса (*Thymallus thymallus* L.)) появляется возможность расширить свой пищевой рацион новым «нетрадиционным» пищевым объектом. И, как показали наши исследования, в обследованных реках Кольского полуострова – Индере и Пулоньге, было отмечено потребление молодью лосося икры горбуши.

Анализ питания пестряток из реки Индера показал, что во время нереста горбуши молодь лосося стала активно потреблять икру этого вида, у трети рыб желудки были плотно наполнены икрой горбуши, до 7 икринок (табл. 2). Причём общий индекс наполнения желудков у рыб, питавшихся икрой горбуши, по сравнению с обычным питанием, был выше почти в 10 раз.

В то же время в р. Пулоньга двухлетки (1+) продолжали питаться исключительно водными беспозвоночными и воздушными насекомыми, и только в желудке трёхлетки (2+) (общая длина рыбы 13 см, вес 22 г), помимо типичных кормовых объектов, было обнаружено 4 икринки горбуши, что привело к увеличению почти в 2 раза общего индекса наполнения желудка (табл. 2). Возможно, что в этой реке, по сравнению с р. Индерой, для которой

Таблица 2. Интенсивность питания молоди атлантического лосося в реках Кольского полуострова

Река	Общий индекс наполнения желудков рыб типичными кормовыми объектами*, ‰	Общий индекс наполнения желудков рыб с икрой горбуши, ‰
р. Индера	$\frac{79}{20-173}$ (n=34)	$\frac{806}{454-1490}$ (n=5)
р. Пулоньга	$\frac{117}{0-500}$ (n=25)	864 (n=1)

* В числителе и знаменателе среднее значение и диапазон изменений индекса соответственно, n – количество исследованных рыб.

характерен массовый заход горбуши на нерест [Зубченко и др., 2004], заход горбуши на нерест не столь массовый. Мы также установили, что в желудках сеголеток (0+) икра горбуши не обнаружена. По-видимому, для этих небольших по своим размерам рыбок (табл. 1) и, соответственно, их малого размера рта, икра имеет слишком большие размеры (диаметр 5–7 мм) и недоступна для питания, несмотря на высокую пищевую ценность этого кормового объекта.

Таким образом, для семужьих рек Кольского полуострова впервые был обнаружен факт питания молоди атлантического лосося икрой горбуши, причём общий индекс наполнения желудка при питании этим нетрадиционным объектом увеличивается у некоторых пестряток практически в десять раз. Иными словами, у молоди лососевых рыб (атлантический лосось, кумжа (*Salmo trutta* L.), голец (*Salvelinus alpinus* L.)) и других речных рыб, обитающих на порогах и перекатах, во время массового нереста горбуши появляется возможность существенно увеличить свой рацион новым высококалорийным пищевым объектом. В связи с этим интересным фактом, по-видимому, имеет смысл расширить исследования пищевого поведения и питания речных рыб Европейского Севера России, в том числе и лососёвых, где стал наблюдаться массовый нерест горбуши в семужьих реках.

Выводы

Наши отловы сеголеток и пестряток атлантического лосося на нескольких реках Кольского полуострова позволили нам достоверно установить, что крупная молодь лосося (пестрятки) успешно потребляет икру горбуши, о чём свидетельствуют желудки рыб, наполненные икрой. Сеголетки лосося, как и голяны (*Phoxinus phoxinus* L.) [Белякова, 2011], из-за своих малых размеров не питаются икрой горбуши. В то же время, мы пока не можем дать убедительного ответа на вопрос, какое количество икры (в процентном отношении от всей отложенной горбушей икры) потребляется всей молодь лосося в той или иной реке, а также и другими потенциальными потребителями – хариусом (*Thymallus thymallus* L.), усатым голецом (*Barbatula barbatula* L.), бычком-подкаменщиком (*Cottus gobio* L.) и другими речными рыбами. Учитывая, что в реках Белого моря нерест горбуши достаточно продолжительный в летний и осенний период [Зубченко и др., 2004], когда у молоди атлантического лосося наблюдаются активный рост и интенсивное питание, количество потребляемой икры всеми речными рыбами на порогах и перекатах может быть существенным. Но масштабы такого воздействия на состояние популяции горбуши также пока неизвестны.

Пока также непонятен сам механизм потребления икры – потребляет ли молодь сёмги икру только в момент

нереста горбуши или может собирать икру среди камней и после нереста. По-видимому, только визуальные подводные наблюдения за пищевым поведением молоди лосося и речных рыб, подобно тем, которые мы ранее проводили в реках [Шустов и др., 1980], позволят дать ответ на этот вопрос. В будущем необходимо также расширить ареал полевых исследований (увеличить число исследованных семужьих рек, где происходит массовый нерест горбуши) и объём фиксированных материалов (разновозрастная молодь лосося и других речных рыб) для анализа питания рыб.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках государственного задания базовой части в сфере научной деятельности, проект №1381.

Литература

- Бакштанский Э.Л. Воздействие хищников на молодь горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) в Белом и Баренцевом морях // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1 (30). С. 136–141.
- Белякова Е.Н. Питание пестряток атлантического лосося *Salmo salar* L. и обыкновенного голяна в типичной малой семужьей реке // Гидробиологический журнал. 2011. Т. 47. № 6. С. 11–16.
- Гринюк И.Н., Шустов Ю.А. Биология сёмги и молоди других рыб бассейна р. Поной // Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 79–86.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 1987. 166 с.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России // Петрозаводск: Фолиум, 2004. 82 с.
- Кириллова Е.А. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974. 254 с.
- Нилова О.И. Гидробиологическая характеристика реки Поной и её притоков // В кн.: Рыбы Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 1966. С. 105–111.
- Павлов Д.С., Калюжин С.М., Веселов А.Е., Зиланов В.К., Зюганов В.В., Шустов Ю.А., Балашов В.В., Аликов Л.В. Программа научных и практических действий по сохранению, восстановлению и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося в реках Кольского полуострова. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 81 с.
- Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося / Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1983. 152 с.
- Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. Условия обитания, поведение и распределение молоди сёмги *Salmo salar* L. в реке // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 4. С. 758–761.

THE EGGS OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* AS ADDITIONAL NON-TRADITIONAL FOOD FOR JUVENILE ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* IN THE RIVERS OF THE KOLA PENINSULA

© 2016 Rasputina E.N.^{1*}, Shustov Yu.A.^{2**}, Tyrkin I.A.^{3***}

¹ Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910

² Petrozavodsk State University, Petrozavodsk 185910

³ Northern Fishery Research Institute, Petrozavodsk State University, Petrozavodsk 185031
E-mail: * belyakovalena@yandex.ru, ** shustov@petsu.ru, *** igor7895@yandex.ru

Pink salmon was intentionally introduced into the rivers of the White Sea in the last century. It regularly goes to the rivers to spawn, which are always used by Atlantic salmon, and this leads to a certain competition between the species. It is shown in literature that smolts of Atlantic salmon eat juveniles of pink salmon, but there is no information on the consumption of pink salmon eggs by young salmon. In the salmon rivers of the Far East a consumption of eggs of one salmon species by another Far Eastern salmon, for example, chum or coho salmon, is registered. Analysis of young salmon feeding from the rivers Indera, Pulonga (Kola Peninsula) has shown that juvenile Atlantic salmon consumes pink salmon eggs intensively, which increases significantly the index of stomach fullness.

Key words: Atlantic salmon, pink salmon, feeding.

КАСПИЙСКИЙ БЫЧОК-ГОЛОВАЧ *NEOGOBIOUS GORLAP* ILJIN IN BERG, 1949 (GOBIIDAE, PISCES) – НОВЫЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ В МОСКВЕ-РЕКЕ

© 2016 Скоморохов М.О.*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,
Москва 119071

E-mail: * m.skomo@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.03.2015

Популяция расширяющего свой ареал вида-вселенца – каспийского бычка-головача впервые обнаружена автором в Москве-реке в черте г. Москвы. Это первая известная речная популяция головачей в бассейне Волги. В статье представлены результаты изучения распределения, питания и роста бычков. Головачи заняли в реке своеобразный искусственный биотоп – волнолом из сваленных в воду крупных камней и сопредельные участки дна. Основу питания бычков-головачей в Москве-реке составляют молодь рыб и, в значительно меньшей степени, крупные беспозвоночные. Сходная картина питания наблюдается у головачей в Каспийском море, но не в волжских водохранилищах. Темп роста головачей в Москве-реке относительно высокий и уступает только темпу роста бычков из Каспийского моря. Сделаны несколько предположений об инвазионном потенциале вида.

Ключевые слова: вид-вселенец, каспийский бычок-головач, Москва-река, распределение, рост, питание, инвазионный потенциал.

Введение

Во второй половине прошлого века по ряду причин началось быстрое обогащение ихтиофауны рек Понто-Каспийского бассейна. В частности, в бассейне Волги отмечено 43 вида рыб-вселенцев, большинство из которых успешно натурализовались [Слынько и др., 2010]. В то же время, ихтиофауна Москвы-реки в пределах г. Москвы подверглась очень незначительным изменениям, натурализовались только три вида бычковидных: бычки кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas) и цуцик *Proterorhinus marmoratus sensu lato* (Pallas) (Gobiidae, Neogobiinae) и ротан *Perccottus glenii* Dybowski (Odontobutidae), при этом только два первых вида расселились широко и достигли высокой численности [Соколов и др., 1994].

Бычки подсемейства Neogobiinae занимают особое место среди видов-

вселенцев в наших южных реках. Большинство из них характеризуется очень широкой экологической пластичностью, что делает их реально и потенциально высоко инвазионными [Богущая и др., 2004]. Один из этих видов – каспийский бычок-головач *Neogobius gorlap* Pjin in Berg, 1949, видимо, заслуживает особого внимания как вид, способный в силу характера своего питания оказывать сильное воздействие на аборигенную ихтиофауну. Нативный ареал вида охватывает прибрежные районы Каспийского моря и низовья впадающих в него рек, в частности, в Волге до Астрахани [Пинчук, 1977, Богущая и др., 2004]. Расселение головача вверх по Волге началось позже, чем кругляка и цуцика, он впервые отмечен в Волгоградском водохранилище в 1970 г. [Гавлена, 1977], в Саратовском – в 1982 г.

[Козловская, 1997], в Куйбышевском – в 2003 г. [Алеев, Семёнов, 2003, цит. по: Шемонаев, Кириленко, 2010], в Чебоксарском – в 1990-е гг. [Шемонаев, Кириленко, 2010], в Рыбинском – немного ранее 1993 г. [Слынько, Кияшко, Яковлев, 2001], в Ивановском – в 1993 г. [Слынько, Кияшко, Яковлев, 2001]. Вызывает недоумение тот факт, что некоторые авторы вместо года появления вида в водоёме указывают год ссылки на работу, в которой он впервые указан. Например, для Волгоградского водохранилища приводится 1977 г. вместо 1970-го [Богущая и др., 2004; Праздников и др., 2013].

Первый экземпляр бычка-головача был пойман автором статьи в Москве в сентябре 2012 г., второй – в сентябре 2013 г., в 2014 г. удалось взять пробы, послужившие материалом для настоящей статьи. Цель работы – изучение ряда биологических показателей популяции бычка-головача в р. Москве и возможных последствий вселения вида для местной ихтиофауны.

Материал и методика работы

Сборы материала велись в прибрежной зоне правого берега Москвы-реки ниже Строгинского моста на участке берега длиной около 500 м. Отлов рыб производился крючковой снастью у самого берега на глубинах 40–100 см среди наваленных здесь камней, защищающих набережную от размывания волнами, и зарослей немногочисленных здесь водных растений. Обычно такой способ лова является весьма селективным, однако в нашем случае почти все пойманные рыбы сначала обнаруживались визуально, а потом отлавливались, причём все найденные рыбы были пойманы. Следовательно, селективность лова была крайне низкой. Кроме того, в мае – июле и сентябре раз в месяц проводились опросы рыбаков и пробные отловы (на разных глубинах) бычков в районе взятия проб и на сопредельных участках реки.

Отлов рыб проводился с 26 апреля по 1 июня (удалось поймать 25 экз.) и 10 сентября (18 экз.). Сразу после поимки рыбы фиксировались в 4%-м растворе формальдегида. В лаборатории у всех рыб определялась длина тела общая (L) и до конца позвоночника (l), масса всей рыбы (Q) и порки (q), пол, стадия зрелости гонад, возраст (по отолитам) и состав пищи. Было произведено обратное расчисление роста. При изучении питания все бычки были объединены в две пробы: весеннюю (с 26 апреля по 1 июня) и осеннюю (10 сентября). В каждой пробе рыбы разделялись на две размерные группы: длиной (l) менее 100 мм и более крупные. Вычислялись частота встречаемости отдельных групп кормовых организмов в пище и доля этих групп в пище по массе с использованием метода фактических весов [Методическое пособие..., 1974].

Результаты и обсуждение

Распространение и распределение.

Помимо мест взятия проб, головачи были обнаружены ниже по течению на соседнем участке правого берега среди камней. Вдоль левого берега, где дно песчаное и илисто-песчаное, по сообщениям рыбаков, бычки отсутствуют. По собственным и опросным данным, у правого берега головачи обитают не только в зоне прибрежных камней, но и глубже (до 1.5–2.0 м, на песчаных грунтах с густыми зарослями растений), но здесь их численность существенно ниже, чем у берега.

По литературным данным, хотя и немногочисленным, головачи обитают на разных типах грунтов: каменистых, песчаных, илисто-песчаных и даже илистых (при наличии зарослей камыша, среди корней которого рыбы прячутся), а также на ракушечниках [Рагимов, 1968; Гавлена, 1977; Vasil'eva, Vasil'ev, 2003; Богущая и др., 2004; Кириленко, Шемонаев, 2010], причём отдают явное предпочтение твёрдым грунтам. Вызывает удивление

Таблица. Состав пищи бычков-головачей (по частоте встречаемости (ч.в.) и по массе (М)) двух размерных групп в Москве-реке. n – число рыб с пищей в пробе; в скобках – их доля в пробе

	26.IV – 01.VI.2014				10.IX.2014			
	l<100mm, n=13(81.25%)		l>100mm, n=6(66.70%)		l<100mm, n=9(81.82%)		l>100mm, n=2(28.57%)	
	ч.в., %	М, %	ч.в., %	М, %	ч.в., %	М, %	ч.в., %	М, %
Pisces	30.8	72.99	83.3	93.82	66.7	54.99	100.0	98.87
Astacidae	–	–	–	–	11.1	32.26	–	–
Gammaridae	38.5	14.66	–	–	44.4	6.88	–	–
Mysidacea	–	–	–	–	11.1	1.04	50.0	1.13
Copepoda	23.1	0.48	16.7	0.04	–	–	–	–
Gastropoda	7.7	0.90	–	–	–	–	–	–
Bivalvia	–	–	–	–	11.1	4.72	–	–
Odonata larvae	7.7	8.71	–	–	–	–	–	–
Trichoptera larvae	7.7	0.16	16.7	6.14	–	–	–	–
Chironomidae larvae	61.6	1.43	–	–	11.1	0.16	–	–
Nematocera imago	15.4	0.39	–	–	–	–	–	–
Hydrachnellae	7.7	0.28	–	–	–	–	–	–

отсутствие бычков у левого берега. Нельзя полностью исключить ошибочность этих данных, но, в то же время, наличие укрытий от хищников – очень важный фактор для таких мелких и малоподвижных рыб, как бычки. Вдоль левого берега в районе исследований водные растения практически полностью отсутствуют, и рыбам негде прятаться.

Питание. Анализ полученных данных показал, что в период наблюдений в составе пищи бычков-головачей обеих размерных групп преобладала рыба (от 54.99% по массе у «мелких» бычков до 98.87% у «крупных» в осенней пробе) (таблица). Интересен видовой состав жертв – это сеголетки и годовики бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*), окуня (*Perca fluviatilis*) и судака (*Sander lucioperca*); самые многочисленны в реке карповые рыбы в пище не отмечены. Очевидно, это связано с различиями мест обитания головачей и молоди карповых, которые держатся среди зарослей растений. Существенную роль в питании

«мелких» бычков играли крупные представители ракообразных (речные раки, бокоплавцы) и насекомых (личинки стрекоз). В очень незначительных количествах потреблялись мелкие представители ряда других групп беспозвоночных, чаще других – личинки хирономид и веслоногие рачки (таблица). Один из видов жертв – мизиды *Hemimysis aculeata* G.O. Sars, 1869 (Crustacea, Mysidacea) ранее из Москвы-реки был неизвестен; как и бычок-головач, является видом, расширяющим в последние годы свой ареал. Доля пустых желудков не превышала 20% у «мелких» бычков, у «крупных» была существенно выше – до 71.43%. Видимо, это связано с тем, что последние почти не потребляли беспозвоночных.

Сопоставление наших данных с литературными (очень скудными, особенно в отношении оценок доли разных групп организмов по массе) показало, что по составу пищи бычки-головачи из Москвы-реки более схожи с головачами из Каспийского моря,

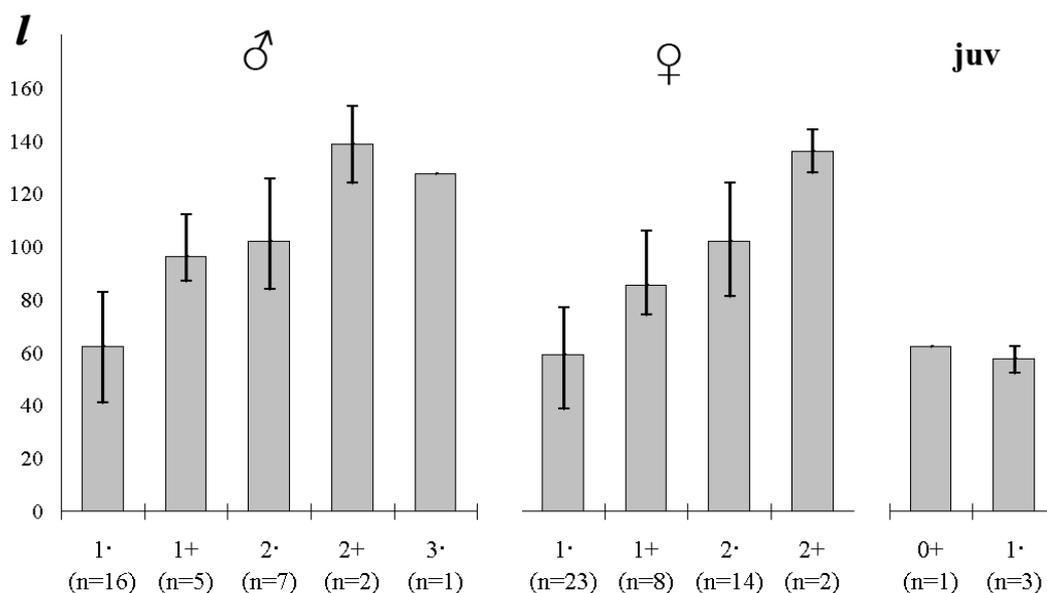


Рис. Рост бычков-головачей в Москве-реке по расчисленным (цифры с точкой) данным и данным промеров 10 сентября (цифры со знаком «+»). Приведены средние значения и размах изменчивости.

чем из волжских водохранилищ. В море основу питания также составляет рыба (53.0–90.9% по М), второстепенную роль играют крупные ракообразные (креветки, бокоплавы) – до 45.5% по М в осенний период [Гаибова, 1952; Гаибова, Рагимов, 1970; Казанчеев, 1981]. В волжских водохранилищах спектр питания бычков-головачей гораздо шире, причём основу питания составляют различные группы беспозвоночных (79.6% и более), в том числе и «мелких», таких, как зоопланктон и личинки хирономид; доля рыб не превышает, как правило, 20.4% по М [Никуленко, 2003; Баянов, Клевакин, 2005; Кириленко, Шемонаев, 2010, 2011]. Только на одном из участков Куйбышевского водохранилища доля рыбы летом и осенью доходила до 87%, причём это была в основном собственная молодь [Солтис, 2012], которая в наших пробах в составе пищи вообще отсутствовала. По нашему мнению, особенности состава пищи у бычков-головачей из Москвы-реки можно объяснить только тем, что пробы были взяты в очень своеобразном искусственном биотопе – волноломе, состоящем из сваленных в воду у берега камней. Здесь мало беспозвоночных, за

исключением бокоплавов, и нет молоди карповых рыб, но много молоди бычков-кругляков и попадаются стайки молоди речного окуня и судака. Очевидно, на других участках реки, в других биотопах, состав пищи у головачей будет сильно отличаться и ещё требует изучения.

Рост. Темп роста бычка-головача в Москве-реке практически одинаков у самцов и самок (рисунок). Уже к первой зимовке средняя длина (l) рыб достигает 62.1 мм (самцы) и 59.2 мм (самки). Половое созревание в Москве-реке наступает на втором году жизни. Тем не менее, абсолютный темп роста после этого почти не снижается и к концу третьего лета жизни средние размеры рыб достигают почти 14 см, а максимальные – 153 мм (l), 180 мм (L) и массы 90 г у самцов и 144 мм (l), 168 мм (L), 85 г у самок. По сообщениям рыбаков, в Москве-реке изредка попадаются головачи полной длиной до 20 см и даже более. Для определения размеров, при которых происходит половое созревание, наших данных оказалось недостаточно. Нерест головачей в Москве-реке, видимо, порционный, так как в начале нерестового периода в гонадах под

микроскопом видны икринки трёх размерных групп. Рыбы старше трёх лет в наших уловах отсутствовали.

Материалы о темпе роста бычков-головачей в бассейне Волги чрезвычайно скудны. Только в одной работе по Куйбышевскому водохранилищу приводятся размеры рыб разного возраста и пола [Кириленко, Шемонаев, 2010]. К сожалению, эти цифры были получены с методическими ошибками (в одну выборку объединялись особи, пойманные в разные сезоны года) и малопригодны для сравнения.

Тем не менее, сравнение наших данных с литературными показывает, что максимальные размеры бычков-головачей в Москве-реке за исключением одного случая не ниже, чем в других водоёмах бассейна Волги. Так, максимальные размеры бычков-головачей в Куйбышевском водохранилище составляли: $L = 170$ мм (самцы), 185 мм (самки) [Кириленко, Шемонаев, 2010], Волгоградском – $l = 168$ мм (пол не указан) [Гавлена, 1977] и $l = 144$ мм (самцы), 117 мм (самки) [Болдырев, 2002], Цимлянском (бассейн Дона) – $l = 135$ мм (самцы), 103 мм (самки) [Болдырев, 2002]. В пределах естественного ареала, в Каспийском море, темп роста и максимальные размеры бычков-головачей существенно выше [Гаибова, 1952].

Обсуждение. Время появления бычков-головачей в Москве-реке точно установить невозможно, однако ряд фактов свидетельствуют о его недавнем появлении. В первую очередь, это его отсутствие в уловах рыбаков-удильщиков (в том числе и автора) до 2011 г. включительно. Кроме того, в следующие два года было поймано всего по одному экземпляру. Зато в 2014 г. было поймано сразу много бычков, что, видимо, указывает на резкую вспышку численности, характерную для начального периода вселения.

Популяция бычка-головача в Москве-реке – первая речная популяция в бассейне Волги за пределами естественного ареала. Все прочие находки были сделаны в водохранилищах. Из этого следует, что головачи предпочитают стоячую или слаботекущую воду и не способны к саморасселению вверх по течению, за исключением, возможно, участков с очень медленным течением. Расселение этих бычков вверх по рекам происходит, очевидно, с балластными водами судов. Однако, в Москву-реку головачи могли попасть и другим способом – путём саморасселения из Ивановского водохранилища вниз по течению канала имени Москвы, рядом с местом окончания которого они и были найдены. Для решения этого вопроса необходимы данные о действительном ареале головача в Москве-реке и канале и времени его появления на различных участках.

На основе имеющейся информации о состоянии самых северных популяций бычков-головачей можно попытаться оценить, насколько велики возможности их дальнейшего расселения за пределы естественного ареала. К сожалению, таких данных в литературе очень мало. С одной стороны, судя по всему, московская популяция не находится в угнетённом состоянии: бычки-головачи сравнительно быстро растут, достигают относительно крупных размеров, имеют порционный нерест, судя по доли особей с полными желудками и качественному составу пищи, хорошо обеспечены пищей, бычки-головачи нерестятся раньше всех других понто-каспийских бычков, начиная с температур воды 6–8 °С.

С другой стороны, нам не удалось найти литературных данных о нахождении бычков-головачей в естественных биотопах Волги и её притоков, что, скорее всего, связано со слабой изученностью этого вопроса и избеганием этим видом участков с течением.

Дальнейшее расселение, скорее всего, может происходить вследствие завоза с балластными водами судов и будет медленным. По нашему мнению, условия жизни в ряде водоёмов южной части бассейна Балтийского моря вполне пригодны для головачей. Климатические условия в этом регионе и в тех районах бассейна Верхней Волги, где бычки уже прижились, очень схожие, а предпочитаемых бычками каменистых биотопов в Балтийском регионе гораздо больше, чем в Волжском.

О воздействии бычков-головачей на аборигенную фауну в новоприобретённых частях ареала почти ничего не известно. Имеются лишь немногочисленные данные о составе пищи бычков; при этом все авторы пишут об их невысокой численности.

Выводы

1. В Москве-реке в черте г. Москвы обнаружена популяция нового вида-вселенца – бычка-головача *Neogobius gorlap* Pjin in Berg, 1949. Вселение, по всей видимости, произошло всего несколько лет назад.

2. Большая часть головачей обитает в своеобразном городском биотопе – сваленных у берега для защиты от волн камнях. Незначительное количество бычков заселили сопредельные участки русла.

3. Исследование роста и питания бычков показало, что условия обитания на изученном участке Москвы-реки для данного вида благоприятны. Нельзя исключать дальнейшего расселения головачей в Москве и Московской области.

4. Бычок-головач обладает низким инвазионным потенциалом вследствие непригодности для него большинства речных биотопов и слабой способности к саморасселению.

Благодарности

Автор искренне признателен И.В. Башинскому за неоценимую

помощь при оформлении статьи. Также очень благодарен Ю.Ю. Дгебуадзе за предоставленное для выполнения работы оборудование.

Литература

Баянов Н.Г., Клевакин А.А. Особенности питания рыб-вселенцев в Чебоксарском водохранилище // В сб.: Тез. докл. 2-го Междунар. симпозиума по изучению инвазийных видов «Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 2)». Рыбинск; Борок, 2005. С. 137–138.

Богущая Н.Г., Болдырев В.С., Насека А.М. Бычки *Neogobiinae (Teleostei, Gobiidae)* в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озёр // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. С. 297–320.

Болдырев В.С. Некоторые эколого-биологические особенности бычков (*Gobiidae*) Цимлянского и Волгоградского водохранилищ // В сб.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб, 2002. С. 106–114.

Гавлена Ф.К. Бычок-головач *Neogobius kessleri* (Gunther) в Волгоградском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. № 2. С. 359–360.

Гаибова Р.А. Бычки Шихово-Карадагского района Каспийского моря // Тр. Ин-та зоологии АН Азерб. ССР. 1952. Т. 15. С. 53–106.

Гаибова Р.А., Рагимов Д.Б. К вопросу питания бычков западного побережья среднего и южного Каспия // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. 1970. № 4. С. 58–64.

Казанчев Е.Н. Рыбы Каспийского моря: Определитель. М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1981. 168 с.

Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Некоторые черты биологии бычка-головача *Neogobius gorlap (Perciformes, Gobiidae)* в водах Куйбышевского

- водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50. № 5. С. 652–656.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Рыбы-вселенцы Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, краткая характеристика состава их пищи // В сб.: Экологическое равновесие: антропогенное вмешательство в круговорот воды в биосфере: Междунар. научно-практическая конф., СПб., 16–17 июня, 2011. СПб., 2011. С. 354–355.
- Козловская С.И. Бычки в Саратовском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 3. С. 420.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Под ред. Е.В. Боруцкого. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Никуленко Е.В. Особенности питания двух видов бычков Саратовского водохранилища // В сб.: Экологические проблемы бассейнов крупных рек. 3: Тез. докл. Междунар. и молодежн. конф., Тольятти, Россия, 15–19 сентября 2003 г. Тольятти, 2003. С. 197.
- Пинчук В.И. Система бычков родов *Gobius* Linne (отечественные виды), *Neogobius* Pjin и *Mesogobius* Bleeker // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. № 4. С. 587–596.
- Праздников Д.В., Васильев В.П., Васильева Е.Д. Полиморфизм и межпопуляционная изменчивость кариотипа каспийского бычка-головача *Neogobius gorlap* (*Gobiidae*, *Perciformes*) // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53. № 4. С. 459–464.
- Рагимов Д.Б. Распределение бычков у западного побережья среднего и южного Каспия // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. Биол. наук. 1968. № 4. С. 66–72.
- Шемонаев Е.В., Кириленко Е.В. Расширение ареала некоторыми видами бычков из рода *Neogobius* (Pjin, 1927) // В сб.: Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любичевские чтения). Тольятти: Кассандра, 2010. С. 215–218.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89 // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_4.html). Проверено 15.10.2015.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Рыбы-вселенцы в бассейне Верхней Волги // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 84–86.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А. и др. Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москвы и некоторые данные о её состоянии // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 634–641.
- Солтис В.В. О роли бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas, 1814 и бычка-головача *Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1996 в экосистеме центральной части Куйбышевского водохранилища // В сб.: XXVI Любичевские чтения «Современные проблемы эволюции и экологии». Ульяновск, 2012. С. 302–306.
- Vasil'eva E., Vasil'ev V. P. *Neogobius gorlap* Pjin in Berg, 1949 // The freshwater fishes of Europe. Vol. 8/I. *Mugilidae*, *Atherinidae*, *Atherinopsidae*, *Blenniidae*, *Odontobutidae*, *Gobiidae* I / Ed. P.J. Miller. AULA-Verlag GmbH Wiebelstein, 2003. P. 253–264.

CASPIAN BIGHEAD GOBY *NEOGOBIUS GORLAP* ILJIN IN BERG, 1949 (GOBIIDAE, PISCES) – A NEW ALIEN-FISH SPECIES IN THE MOSCOW RIVER

© 2016 Skomorokhov M.O.*

A.N.Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, Russia

E-mail: * m.skomo@yandex.ru

The first population of Caspian bighead goby – the species, which enlarges its range in European Russia – was recently found in the Moscow River in the limits of the city of Moscow. This population is the first known river population of this species in the Volga basin. The data on habitat-distribution, feeding and growth of these gobies are presented. Caspian bighead gobies inhabit the Moscow inshore artificial stony biotope and, rarely, surrounding bottom lots. The diet of the Caspian bighead goby in the Moscow River mainly consists of fish fries, and large invertebrates are less important. Similar pattern of feeding is seen in bighead gobies in the Caspian Sea, but not in the Volga reservoirs, where different invertebrates are prevailing in goby's food. Growth rate of Caspian bighead gobies in Moscow River is relatively high and is inferior only to that in the Caspian Sea. Several assumptions about the invasion potential of the species are presented.

Key words: invader species, Caspian bighead goby, the Moscow River, distribution, growth, feeding, invasive potential.