УДК 574.575

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНВАЗИЯ — ГОРНИЛО ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ?

© М. И. Орлова

Медико-генетический научный центр РАМН, Москва

❀ **Инвазии обеспечивают контакт представителей прежде изолированных популяций вида за пределами его естественного ареала в условиях разной степени нарушенных систем-реципиентов. Универсальные генетические механизмы формируют в зонах контакта одновременно разнообразный и уникальный материал для естественного отбора. Инвазии — предпосылка дальнейшей эволюции и видов, имеющих общую историю становления, и видов из удаленных регионов, в том числе через формирование ими новых экологических группировок.**

❀ **Ключевые слова**: антропогенное расселение видов; палеоинвазии; преадаптации; антропогенные трансформации экосистем; генетическое разнообразие; инвазионный коридор; сопряженные инвазии.

ВВЕДЕНИЕ

Человеческая деятельность распространяется на значительную часть биосферы и затрагивает все аспекты эволюционного процесса[1)]. Не исключение и антропогенное расселение видов, связанное с глобализацией экономики и, соответственно, развитием транспортной системы и других инфраструктур, преобразованием гидрографической сети и наземных ландшафтов Земного Шара. Благодаря масштабу и скорости[2)], экологическим и экономическим последствиям, процесс получил названия «инвазия», «биологическая инвазия» (Elton, 1958), «биологическое загрязнение» (Elliot, 2003), закрепившиеся и в русскоязычной литературе (Алимов и др., 2004).

Но создают ли инвазии *особые условия для эволюции* (см. эпиграф и название) в сравнении с обычным расселением видов, проходившим всегда, в том числе и при катастрофических естественных событиях, вызывавших и вызывающих не менее резкие перемены в состоянии экосистем, чем деятельность человека? Ведь генетические механизмы, обуславливающие протекание эволюционных процессов, несмотря на их разнообразие, едины для всего живого (Инге-Вечтомов, 2010).

Задача данного обзора экологических, генетических и эволюционных исследований инвазий — оценка особенностей и значения этого процесса для современного развития природы.

1. ИНВАЗИИ: ПРИЧИНА, ПРЕДПОСЫЛКИ, ОСОБЕННОСТИ

Не затрагивая всех групп вселенцев и аспектов инвазии, ниже рассмотрен лишь пример водных беспозвоночных (см. 1.1.) и современные представления об основных предпосылках и особенностях протекания этой разновидности расселения видов (см. 1.2. и 1.3.) в связи с его возможным влиянием на развитие живой природы.

1.1. Инвазии водных беспозвоночных и континентальные водоемы Голарктики. Причина инвазий

Воздействие инвазий заметно сказывается на морских прибрежных и континентальных водоемах. Так, в водоемах, указанных на рисунке 1А, к 2008 г. зарегистрировано 456 свободноживущих чужеродных видов беспозвоночных по 2 — 116 на водоем (рис. 1Б). Для справки: в Российской части Финского залива в сборах 2004–2007 гг. определено 244 вида беспозвоночных без учета личинок гетеротопных насекомых (Отчет..., 2007).

[1)] Биологическая эволюция — необратимое и направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся (или обусловленное? — М. О.) изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованием экосистем и биосферы в целом (см. напр. http://www.glossary.ru/cgi-bin/gl_sch2.cgi?Rdiur8.o9!xuuh$lxyi)

[2)] В разных странах число зарегистрированных чужеродных видов колеблется от 100 до 10000 (Lodge, 1993). Высока и скорость пополнения вселенцами многих экосистем, так, например, в восточной части Финского залива в период с 2000 по 2008 гг. она составила более 1 вида в год (Орлова 2010). Инвазии отличает высокая скорость в сравнении с естественным (диффузным) расселением (Карпевич, 1975; Mills et al., 1993; Bossenbroek et al., 2001; MacIsaak et al., 2001 и др.).

Поступила в редакцию 25.07.2011.
Принята к публикации 02.09.2011.

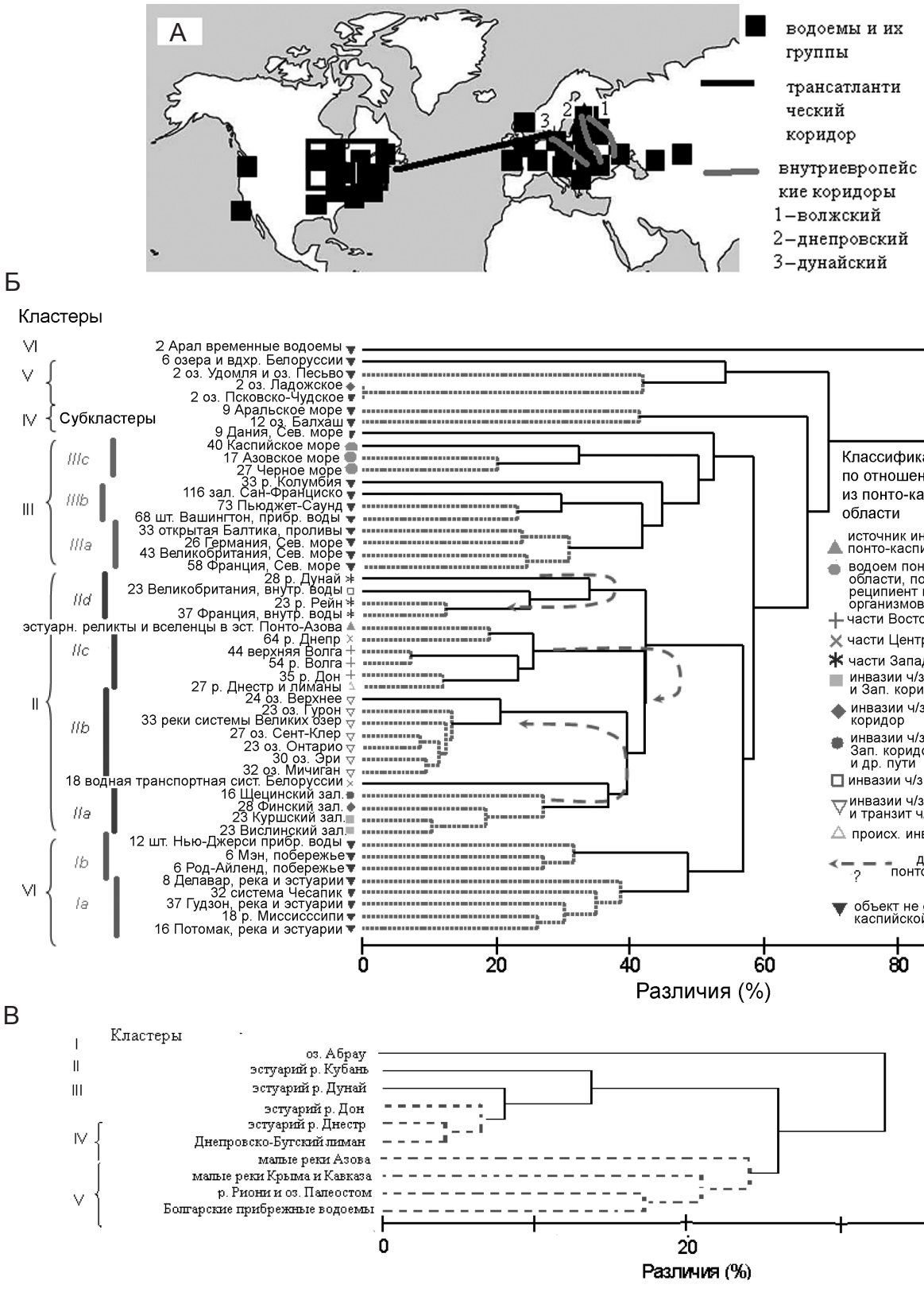

Рис. 1. Гетерогенность «потока» понто-каспийских вселенцев в выборке водоемов, связанных внутри и трансконтинентальными инвазионными коридорами (по Орлова, 2010 с изменениями). А — карта-схема местоположения водоемов и основных коридоров, Б — общая дендрограмма различий видовых списков вселенцев и число видов вселенцев в каждом водоеме (арабские цифры перед названием); В — различия видовых списков эстуарных лиманных реликтов в водоемах Северного Причерноморья. Примечание: точечные линии на дендрограммах — различия недостоверны (по результатам Simprof-теста)

В континентальных водоемах Голарктики на фоне экспоненциального роста числа чужеродных видов и скорости их накопления (рис. 2В, Г), возрастания зоогеографического разнообразия беспозвоночных (рис. 2Б) может происходить снижение роли аборигенных и переход доминирования к чужеродным видам, что ведет к структурным и функциональным перестройкам сообществ (см. 2.4., Жадин, Герд, 1961; Mills et al., 1993; Karatayev et al., 2006; мн. др.). Сами чужеродные виды, в отличие от аборигенных, часто «преадаптированы»[3)] к нестабильным условиям (см. 1.2.), характерным и для трансформированных континентальных водоемов, эврибионтны, многие имеют недавнее морское происхождение (Орлова, 2010).

Среди водоемов рисунка 1, наиболее подвержены (восприимчивы[3)]) инвазиям каскады водохранилищ, эстуарии, крупные озера (за несколькими исключениями), сохранившие естественный режим, но вовлеченные либо в мировую транспортную систему, либо в масштабные рыбохозяйственные мероприятия (Жадин, Герд, 1961; Цееб и др., 1966; Карпевич, 1975; Mills et al., 1993; MacIsaak et al., 2002; Алимов и др., 2004; Орлова, 2010 и мн. др.). Т. е. все, подвергшиеся существенным антропогенным трансформациям, и где в силу этих трансформаций произошло (и сохраняется в течение длительного времени) *антропогенное снятие географических* (за счет создания межбассейновых каналов и вовлечения в мировую транспортную систему и (или) через непосредственный перенос гидробионтов) и *экологических барьеров* (через изменение гидрофизических, трофических и иных условий). Такое снятие барьеров — основная *причина* инвазий, обеспечивающая *интродукцию*[4)] (транспортировку, *занос,* перенос) инокуляционной популяции чужеродного (т. е. ранее данному водоему не свойственного) вида. Наиболее *типичные способы заносов* — акклиматизации, судоходство и расселение в связи с гидростроительством (рис. 2А, .1.3.).

После снятия барьеров, сдерживающих естественное расселение, дальнейшее протекание процесса определяется *инвазионностью* конкретного вида, а способствует ему наличие *«инвазионных коридоров»*.

1.2. Инвазионность и ее предпосылки

Инвазионность — сложившаяся исторически или формирующаяся в процессе инвазии (см. 2.2.1.) совокупность биологических черт вида, обеспечивающая выживание его популяций в ходе транспортировки и прохождение всех стадий[4)] инвазии.

Среди таких черт наиболее важны характеристики жизненного цикла. Предполагается, что способность к нерекомбинантному размножению «полезна» в ходе интродукции инокуляционной популяции из региона-донора в регион-реципиент и в начале натурализации (см. 2.1.), позволяющая в том числе снять т. н. «Allee effect». Партенегенез в течение теплого сезона приводит также и к быстрому росту численности популяций, например, у широко распространившихся вселенцев сем. *Cercopagidae (Cladocera)* (Крылов, цит по Алимов и др., 2004). Наличие свободноживущей личинки, характерное для морских донных беспозвоночных, нетипично для пресноводных (палеолимнических)[5)]. У вселенцев в континентальные водоемы, среди которых много эвригалинных морских, нео-[5)] и мезолимнических видов, «морской» жизненный цикл обычен [например сем. *Dreissenidae (Bivalvia),* сем. *Spionidae (Polychaeta)* и мн. др.]. Наличие личинок и других расселительных стадий способствует и транспортировке их инокуляционных популяций на значительные расстояния без существенной потери генетического разнообразия и быстрой колонизации систем-реципиентов пос-

[3)] В литературе обсуждаются три группы предпосылок инвазий (Lodge, 1993; Williamson, 1996; Ricciardi, MacIsaac, 2000 и др.). Так называемая «историческая модель» («historical model») предполагает, что сочетание определенных особенностей жизненного цикла с широкой толерантностью к воздействиям абиотических факторов среды, способность заполнять несколько экологических лицензий (отсутствие специализации) является своего рода «преадаптацией» видов к успеху в процессе антропогенного расселения. «Модель восприимчивости» («Vulnerability model») предполагает, что только определенная совокупность свойств системы-реципиента делает ее восприимчивой к формированию устойчивой самоподдерживающейся популяции вселенца. «Propagule pressure model» рассматривает пути и механизмы, обеспечивающие «постоянное давление» интродукций конкретных видов в определенном направлении.

[4)] процесс инвазии может быть условно подразделен на несколько стадий: интродукция, натурализация, дальнейшее расселение (экспансия) и интеграция в сообщества системы-реципиента (Алимов и др., 2004).

[5)] по Старобогатову (1970) первичноводные беспозвоночные могут быть подразделены на три основные категории. Палеолимнические — виды, приспособленные ко всему разнообразию жизни в континентальных водоемах, не состоящие в родстве с морскими группами, проникли в пресные воды в палеозое, часто обладают живорождением, клональным размножением. Мезолимнические (талассоиды) — виды семейств, близких к морским или морских, на недавнее морское происхождение указывает наличие планктонной личинки или спектр перехода от раздельнополости и личиночного развития к живорождению и даже клонированию (см. 7), исходно встречаются в ограниченном числе континентальных водоемов. Неолимнические — совсем недавние выходцы из моря, представители отдельных родов морских семейств. Нео и мезолимнические виды — основа фауны некоторых градиентных систем-доноров, например азово-черноморских или юго-восточно азиатских эстуариев[8)]. В градиентных системах видам присуща внутривидовая дифференциация — наличие, например, соленостных рас. Иногда выделяют триады — одна форма с широкой нормой реакции, способная пересекать зону критической солености и две относительно стеногалинные формы — соответствующие морской и пресноводной расам (Хлебович, Орлова, цит. по Алимов и др., 2004).

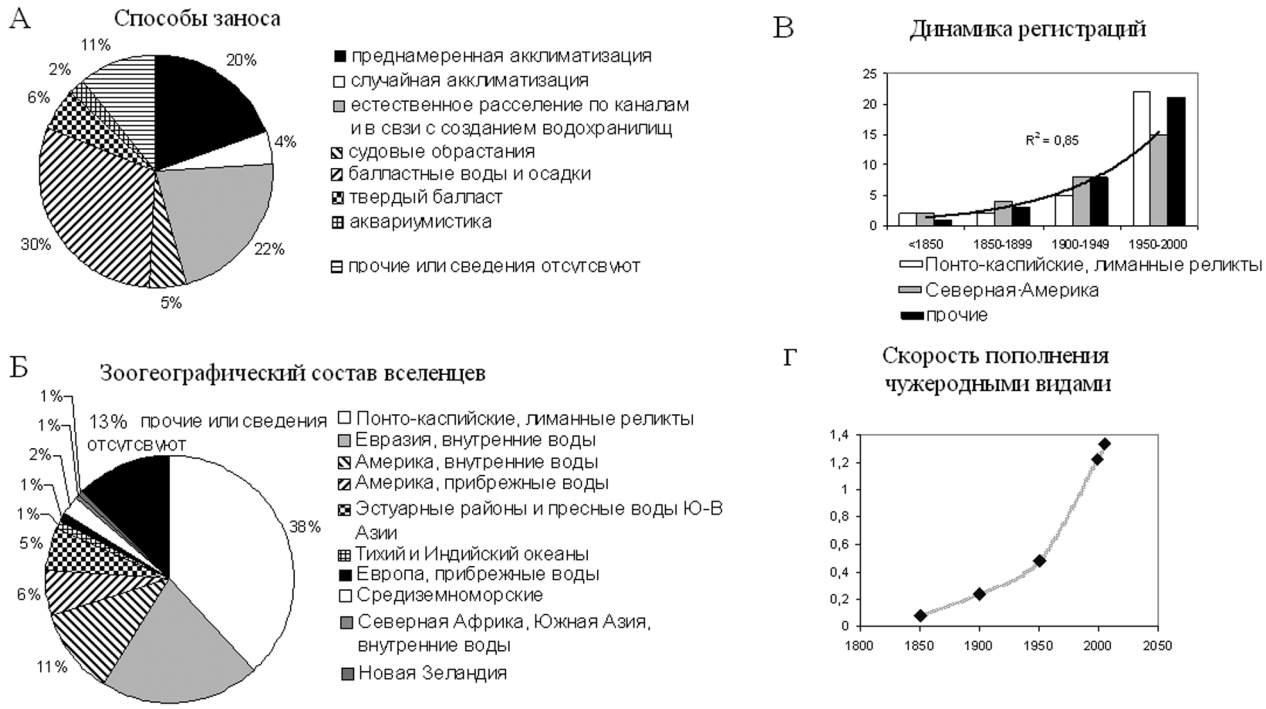

Рис. 2. Основные способы заноса (А) и зоогеографический состав (Б) вселенцев в водоемах кластера II на рис. 1, динамика инвазий в Балтийском море (В, Г) (по Орлова, 2010 с изменениями)

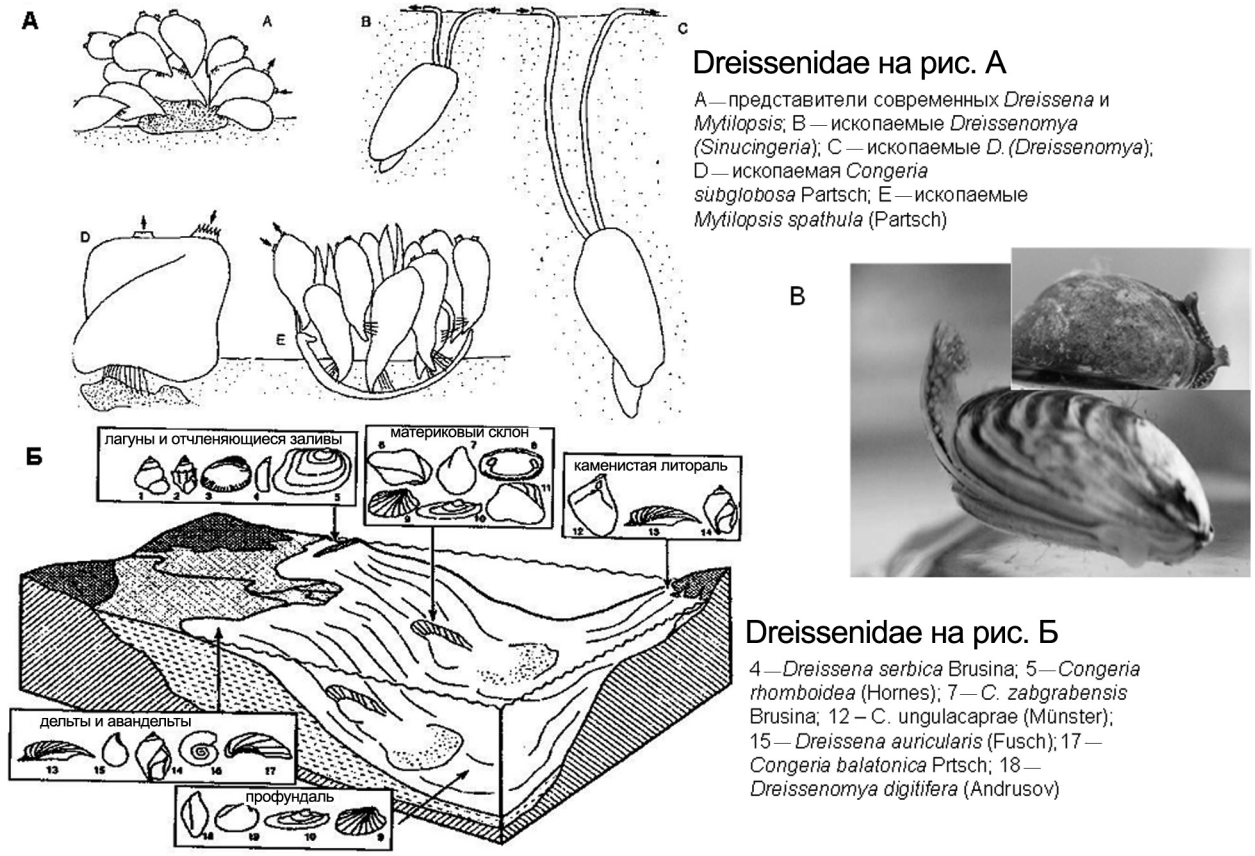

Рис. 3. Основные экотипы дрейссенид в различных биотопах водоемов Паратетиса в позднем миоцене-плиоцене на примере Паннонского озера (из Орлова и др., 2004) и современные дрейссены оз. Мичиган. А — по Nutall, 1990, Б — из Geary et al., 2001, В — на основной фотографии глубоководный вариетет *D. r. bugensis v. profunda* из профундали, на врезке *D. p. polymoprha,* (фото T. Nalepa).

ле успешной натурализации (см. 1.3.2.1., 2.1., Therriault et al., 2005; www.nas.gov и мн. др.).

Анализ состава вселенцев-Bivalvia в континентальных водоемах (рис. 1) показал, что вселенцы представлены *бóльшим числом экотипов,* чем аборигены (Орлова, 2010). Последние — зарывающиеся формы, с примерно одинаковым развитием переднего и заднего конца тела (т. н. isomyaria по Younge, Campbell, 1968). Среди вселенцев обычны и обрастатели (сидячие прикрепленные heteromyaria), например *Dreissena* (сем. *Dreissenidae*), *Mytilaster, Limnoperna* (сем. *Mytilidae*), (см. также 2.4.2), сформировавшиеся в морских прибрежных водах (Старобогатов, 1994) и преадаптированные к изменчивым, эвтрофированным искусственным и антропогенно трансформированным крупным континентальным водоемам.

Вселенцы в наземные системы также существенно отличаются от родственных видов, имеющих ограниченное распространение. Например, муравьи-вселенцы имеют короткий *период размножения, изменчивую полигинную структуру колоний,* а значит мобильность, позволяющую быстро реагировать на изменение условий (наводнение, появление временного пищевого ресурса) и расселяться даже небольшими фрагментами исходных колоний (Suarez, Tsutsui, 2008). Среди сосен вселенцы обладают сравнительно *высокой скоростью роста, плодовитостью, мелкими семенами* (Rejmanek, Richardson, 1996; Grotkopp et al., 2002).

Отметим лишь некоторые эволюционные предпосылки инвазионности. О. В. Ковалев (цит. по Алимов и др., 2004) сформулировал *концепцию «экспансии ювенильных таксонов»* выявив, что большинство видов, легко осваивающих новые местообитания, принадлежат к надвидовым таксонам, находящимся в эволюционных фазах экстенсивной дивергенции или расцвета [классификация по Марков, Неймарк (1998) (по Алимов и др., 2004)]. К ювенильным таксонам он относит и многих вселенцев[6]. Одной из особенностей генома ювенильных таксонов считает активность мобильных элементов, а среди генетических процессов, сопровождающих их быстрое расселение, указывает на переход к нерекомбинантному размножению. Пример такого перехода — инвазионный род *Corbucula* (Bivalvia)[7], осваивающий разнотипные континентальные водоемы.

Важной предпосылкой инвазионности можно считать изменчивый характер условий формирования таксона. Рассмотрим пример понто-каспийских фаунистических комплексов. Начиная с миоцена, ископаемые остатки многих инвазионных понто-каспийских таксонов обнаружены в осадках гигантских, относительно мелководных, из-за тектонических и климатических событий подверженных трансгрессиям и регрессиям бассейнов Паратетиса (см. 3; Popov et al., 1994; Geary et al., 2001). Продолжив свое развитие в древних лиманах Северного Причерноморья в четвертичный период, отличавшийся резкой сменой климатических фаз, некоторые формы дали начало комплексу лиманных реликтов[8], известных более широкой толерантностью к колебаниям газового режима, температуры, солености среды, слабой пищевой специализацией, высокой плодовитостью, растянутым периодом размножения в сравнении с близкородственными каспийскими автохтонами, населяющими ныне Каспийское море (Мордухай-Болтовской, 1961; Старобогатов, 1970, 1994; Карпевич, 1975 и мн. др.). Благодаря этим особенностям лиманные реликты могут заселять барьерные зоны водоемов (Мордухай-Болтовской, 1961; Алимов и др., 2004), легко переносить транспортировку, адаптироваться к новым условиям (MacIsaak et al., 2001 и мн. др.), использовались для успешных преднамеренных акклиматизаций (Карпевич, 1975).

Исследования митохондриальной ДНК популяций понто-каспийских видов, обитающих в Каспийском море и эстуариях Северного Причерноморья показали незначительные генетические различия между азово-черноморскими (лиманными) и каспийскими (автохтонными) популяциями одних и тех же видов [*Cercopagis pengoi* (Cristesku et al., 2001), *D. rostriformis* (Therriault et al., 2005) *D. polymoprha* (May et al., 2006)]. Те же авторы выявили, что, за пределами Понто-Каспийской солоно-

[6] Наверное, сюда следует отнести также породы и сорта домашних животных и растений – молодые таксоны, «преадаптированные» уже самим человеком к существованию в антропогенных ландшафтах.

[7] Lee с соавторами (2005) показали, что наряду с раздельнополыми видами двустворчатых моллюсков *Corbucula fluminalis* (солоноватоводный, с личиночным развитием) и *C. fluminea* (пресноводный, считается живородящим) существуют 3 апомиктические линии в Америке и две в Европе. Авторы предположили вероятность и интродукции этих линий и их образования в области инвазии путем полиплоидизации. Андрогенетические линии способны к гибридизации с раздельнополыми (т. н. яйцевой паразитизм»).

[8] Лиманы и закрытые бесприливные морские бухты с многочисленными впадающими в них водотоками — специфические эстуарии, где очень сильны последствия сгонно-нагонных явлений, ярко выражены градиенты различных факторов и их изменчивость. Основу их фауны и олигомиксных сообществ составляют эврибионтные виды морского происхождения или вторично вернувшиеся в море. Например в азово-черноморских лиманах это лиманные реликты — источник большинства понто-каспийских инвазий, а будучи видами-эдификаторами и доминанты сообществ как в исторической области, так и в области инвазии. Сейчас благодаря инвазиям донные группировки, основу которых составляют двустворчатые понто-каспийские моллюски (р. *Dreissena, Monodacna (Cardiidae)*) или седентарные ракообразные (сем. Corophiidae) — эдификаторы стали обычны в пресных и солоноватых водоемах Европы и Северной Америки, консортами в этих группировках могут быть понто-каспийские, местные, чужеродные, имеющие иное, чем-понто-касписйкое происхождение, кольчатые черви, ракообразные и даже рыбы (звездчатая пуголовка) (Хлебович, Орлова, цит по Алимов и др., 2004).

ватоводной области распространены только азово-черноморские гаплотипы (более «молодые», сформировавшиеся в изменчивых эстуарных условиях), а каспийские найдены лишь в Каспийском море и в Волге до Самарской Луки (граница древних Каспийских трансгрессий) и отсутствуют в области инвазии на севере и западе Европы и в Северной Америке [за единственным исключением (Ворошилова, 2009), скорее всего, связанным с микроэволюцией на периферии инвазионного ареала].

Современные периодически затопляемые низменности в долинах рек Уругвай и Парана — исторический ареал инвазионных видов аргентинских муравьев. Повторяющиеся катастрофические затопления и разрушение местообитаний привели к формированию у муравьев адаптаций к выживанию в самых различных условиях, а у сообществ, в целом отличающихся высоким видовым разнообразием и полидоминантностью, способности к быстрому восстановлению по мере стабилизации условий (Suarez, Tsutsuy 2008).

И в водных и в наземных экосистемах имеется немало случаев «сопряженных инвазий» = «invasion meltdown»[9)] (Simberloff, Von Holle, 1999), когда натурализация одного или нескольких видов (как правило эдификаторов), способствует вселениям других (см. 2.2.2.2.). Часто так расселяются виды одного и того же биогеографического комплекса (Ricciardi, MacIsaak, 2000), т. е. имевшие период ко-эволюции, но нередки и подобные инвазии видов различного происхождения, но преадаптированных к межвидовым отношениям друг с другом. Некоторые виды привносят вместе с собой своих эндосимбионтов и паразитов и последние (вместе или отдельно от своих хозяев) становятся членами сообществ системы-реципиента (Molloy et al., 1997). В случае сопряженной инвазии комбинация нескольких видов может оказывать синэргический эффект на сообщество (Simberloff, Van Holle, 1999; Ricciardi, MacIsaac, 2000).

Существенно повышает успех антропогенного расселения способность вида сосуществовать с или *вблизи* человека (Elton 1958), такие виды «молоды»[6)] и преадаптированы к антропогенным изменениям природных ландшафтов (Crooks, Suarez 2006). Демонстрируют инвазии виды-комменсалы человека, антропохоры (например, сорняки), синантропы. Под воздействием человека идет ускоренное формообразование — селекция сортов и т. д., формирование у сорняков и вредителей устойчивости к пестицидам и инсектицидам; распространение видоизменных растений и животных в процессе торговли и при их самостоятельном расселении (беженцы из культуры).

Т. е. можно выделить, по меньшей мере, три основные предпосылки инвазионности: принадлежность к филогенетически молодым таксонам, формирование и становление в изменчивых условиях, предшествующая ко-эволюция и/или современное сосуществование с инвазионными видами.

1.3. Инвазионные коридоры[10)]

Направленность и множественность[11)] заносов инокуляционных популяций в регионы-реципиенты из регионов-доноров, а следовательно и «постоянное, направленное давление инвазий»[3)], возможно при наличии длительно существующих систем — инвазионных коридоров, обеспечивающих соединение таких регионов и постоянное действие на их протяжении факторов, осуществляющих или способствующих перемещению (переносам) между этими регионами особей различных видов (рис. 2А).

Направленный характер заносов по коридорам объясняет результаты многомерного статистического анализа списков чужеродных видов в водоемах (рис. 1). В этой выборке выявлено несколько групп водоемов, удаленных друг от друга географически, но объединенных трансатлантическим и внутриевропейским судоходством (рис. 1Б). В кластер *II* попали объекты, расположенные на разных континентах, но подверженные инвазиям понто-каспийских беспозвоночных. Внутри этого кластера порядок объединения отражает движение видов по основным внутриконтинентальным коридорам. Структура группы «балтийские эстуарии *(IIa)* — Великие

[9)] Русским эквивалентом может служить понятие «сопряженная инвазия», встречается и прямой перевод «обвал инвазии» (Шиганова, 2009).

[10)] Определить, например, внутриконтинентальный инвазионный коридор можно как группу континентальных и морских прибрежных водоемов, принадлежащих к разным бассейнам, но объединенных транспортными системами. Необходимое условие превращения совокупности водных объектов в инвазионный коридор — снятие водораздела, основного географического барьера между ними с помощью соединительных (межбассейновых) водных путей, а достаточное — осуществление регулярного транзита видов через использование объединенной системы водных объектов в качестве судоходного маршрута.

[11)] т. е. поступление инокуляционного материала в системы-реципиенты не из одного, а из многих — первичных и вторичных источников инвазий, находящихся на территории коридора. Обладая значительной протяженностью, внутриконтинентальный водный инвазионный коридор содержит несколько разнородных участков (областей). Терминальных областей минимум две, располагаются они на противоположных концах коридора. Это обычно бессточные озера или участки морей с эстуариями впадающих в них крупных рек. Часто каждая терминальная область играет роль источника первичных интродукций для противоположной. Вблизи или в терминальной области часто располагаются и межбассейновые каналы, крупные портовые комплексы, сухопутные транспортные узлы. Транзитная (магистральная) область — основная по протяженности. Через нее с транспортом и иными способами идет перенос организмов, а благодаря превращению главного русла реки в систему водохранилищ она играет роль вторичных очагов расселения инвазионной фауны для выше- и нижележащих участков коридора и за его пределы.

Американские озера *(IIb)* — волжский и днепровский инвазионные коридоры *(IIc)*» согласуется с направлениями основных водных грузопотоков и, соответственно, переноса чужеродных видов. Результаты филогеографических исследований структуры митохондриальной ДНК *Cercopagidae* — понто-каспийского *Cercopagis pengoi* (Cristesku et al., 2001) и североевропейского *Bythotrephes longimanus* (Therriault et al., 2002) также показали, что инвазии этих видов в Северную Америку шли ***из*** Балтийского моря или ***через*** Балтийское море из внутренних водоемов Европы.

Что касается субкластера *IId,* то, возможно, он отражает обособленность потока понто-каспийских видов в бассейны рек Северного моря через дунайский коридор. Гетерогенность «потока» чужеродной фауны из Азово-Черноморского бассейна по трем коридорам (рис. 1Б) имеет своим прототипом дивергенцию видовых списков лиманных реликтов Азово-Черноморских эстуариев (рис. 1В) — источника многих инвазий в водоемах кластера *II*. Эстуарий Дуная формирует отдельный монотипический кластер *III* (рис. 1В).

Множественный характер заносов подтверждает, например, факт, что разнообразие микросателлитной ДНК волго-каспийских популяций (область инвазии) *Dreissena rostriformis bugensis* не ниже, чем у популяций Черноморского региона — источника первичных инвазий для Волги. Высокое разнообразие в данном случае обусловлено множественными заносами рекрутов из соседнего бассейна и продолжающимся обменом «материалом» между различными участками[11)] волжского коридора через судоходство и естественным путем (дрифт личинок из натурализовавшихся популяций по течению волжского каскада) (Therriault et al., 2005).

Т. е. современные транспортные системы, играющие роль инвазионных коридоров, на основном своем протяжении снимают постоянно или периодически (в зависимости от режима эксплуатации, климатических условий и биологических особенностей чужеродного вида) действие изоляции, обеспечивая через направленность и множественность переносов инокуляционных популяций вселенцев (в самом коридоре и за его пределы) особые условия для микроэволюции (см. 2.1.1.).

2. ЧТО ПРОИСХОДИТ В ПРОЦЕССЕ ИНВАЗИИ?

Каждая стадия инвазии[4)] предъявляет свои требования к расселяющемуся «материалу» (2.1), имеет свои особенности действия отбора на «материал» (2.1, 2.2.); характеризуется определенной динамикой популяции вселенца и изменениями системы-реципиента (2.4.); действует как фильтр, отсеивающий материал, не обладающий характеристиками, необходимыми для выживания или изменчивостью, достаточной для адаптации к новым условиям.

2.1. Что происходит с генофондом популяций вселенцев?

2.1.1. Интродукция

При интродукции (включает в себя формирование инокуляционных популяций, их транспортировку в систему-реципиент, пост-инокуляционное выживание) определяется исходный генофонд будущей популяции вселенца. Признано, что при быстром расселении (таковы и инвазии) происходит существенная потеря генетического разнообразия новыми популяциями в сравнении с донорными — проявляются эффекты «основателя» и «бутылочного горла». Теоретически, обедняя генофонд, они ограничивают адаптационные возможности[12)] (Allendorf, Lundquis 2003).

При инвазиях проявления этих эффектов регистрируют у видов со сложной демографической и генетической структурой популяций (общественные *Hymenoptera*), когда при инбридинге нарушается гамогенез из-за стерильности самцов (Liebert et al. 2004) и у крупных животных, если интродукция осуществляется ограниченным числом особей [в популяциях некоторых рыб наблюдается снижение аллельного полиморфизми и дефицит гетерозигот (Quinn et al. 1996; Salmenkova, 2008)]. В большинстве исследованных случаев потеря умеренная — не более 20 % от разнообразия популяций из исторического ареала (Wares et al., 2005; Salmenkova, 2008). Т. е. наблюдается так называемый «генетический парадокс инвазий». Крайнее выражение «парадокса» — более высокое генетическое разнообразие в интродуцированных популяциях в сравнении с отдельно взятыми исходными (Lavergne, Molofsky, 2007; Hufbauer, 2008; Suarez, Tsutsui, 2008 и мн. др). Возможная причина — биологические особенности вселенцев (высокая скорость и частота размножения, микроскопические свободноживущие личинки, мелкие семена, см. 1.2.), обеспечивающие высокую численность и гетерогенность инокуляционных популяций даже при однократном заносе. Немаловажен и направленный, множественный характер заносов, обеспеченный действием инвазионных коридоров (см. 1.3.) или многократными, специально спланированными акклиматизационными мероприятиями (Salmenkova, 2008). И то и другое обеспечивает постоянный приток генов в систему-реципиент из исторического ареала, а часто и из популяций, уже натурализовавшихся в области инвазии (по ходу коридора).

2.1.2. Лаг-фаза

Часто между документированной интродукцией и массовым обнаружением вида в системе-реципиенте имеется «лаг-фаза». Согласно Suarez, Tsutsui (2008) лаг-фаза — важный «период адаптивной эволюции к новым условиям», когда происходят процессы, увели-

[12)] Есть исключения — пример хорошо документированной инвазии амфибии *Rana ridibunda* — для успешного вселения в Великобританию оказалось достаточно всего 12 особей (Beebee 1981).

чивающие размер и разнообразие новой популяции за счет внешних источников (дрифт генов, в том числе из регионов, где инвазии вида уже состоялись — вторичные интродукции, см. 2.2.) и эндогенно, например, за счет гибридизации (внутривидовой, с другими видами-вселенцами, с местными близкородственными видами). *Внутривидовая гибридизация* за счет множественных интродукций формирует в системе-реципиенте *совершенно новые генотипы* данного вида в результате рекомбинации имеющихся (Allendorf, Lundquist, 2003; Lavergne, Molofsky, 2007; Hufbauer и др., 2008). Инвазии зачастую ассоциированы с антропогенно нарушенными местообитаниями (см. 1.1.) и примечательно, что носители некоторых новых гибридных генотипов вида легче, чем исходные адаптируются к таким условиям (Lavergne, Molofsky, 2007).

2.1.3. Натурализация

По-видимому, натурализация — и результат интродукции уже преадаптированных к новым условиям генотипов (см. 1.3. и 2.1.2.), и результат пост-иммиграционной эволюции, протекающей через гибридизацию множественно интродуцированных носителей разных генотипов вида (см. 2.1.1. и 2.1.2.) с последующим отбором генотипов, наиболее преадаптированных к условиям нового местообитания. В пользу существования исходной преадаптации интродуцированных генотипов свидетельствует то, что натурализация идет быстрее при заносах из вторичных источников инвазии, т. е. за счет генотипов уже проходивших отбор в какой-либо системе-реципиенте (Suarez, Tsutsui, 2008, Salmenkova, 2008 и др.).

Со стадией натурализации, предшествующей экспансии, связывают быстрый рост численности самоподдерживающейся популяции. Естественно предположить, что на этой стадии действуют генетические механизмы, осуществляющие регуляцию скорости роста и размножения. Один из таких механизмов — увеличение длины некодирующих фрагментов ДНК (межгенные спейсеры рибосомальной ДНК). Обнаружено, что в экспериментальных условиях, особи *Daphnia pulex* (Cladocera) с «длинными» спейсерами быстрее растут и созревают в период партеногенетического размножения, чем представители обычных генотипов, при этом сам партеногенетнический период длиннее (Gorokhova et al., 2002) — все вместе это обеспечивает быстрый рост численности популяции перед последующей экспансией. У инвазионных *Cladocera* сем. *Cercopagidae* в первые годы массового обнаружения в Европе и в Северной Америке отмечено раннее начало гамогенетического периода, высокая доля самцов в численности гамогенетических популяций, большое количество зимующих яиц в выводковых сумках у самок в сравнении с регионами-донорами и спустя несколько лет после того, как вид стал обычным (Крылов и др., цит по Алимов и др., 2004). Цитированные авторы считают это ответом на сниженный пресс хищников, однако так могут действовать и механизмы, обеспечивающие рост численности популяции и формирование «инвазионного фронта» (см. 2.2.1.) при переходе на стадию экспансии, а также создание банка покоящихся (резервных) яиц. Возможно, на период натурализации приходятся и геномные мутации, меняющие жизненный цикл[7].

2.2. Что происходит с натурализовавшимися вселенцами?

Вопрос о том, как меняются вселенцы в процессе инвазии — один из наиболее важных в теоретических исследованиях инвазий и решении проблемы прогнозирования их последствий (Marchetti et al., 2007).

2.2.1. Экспансия

Большинство случаев морфологических, физиологических или поведенческих отличий особей в области инвазии от особей из исторической области зарегистрировано на периферии инвазионного ареала, и потому я условно отношу их к стадии экспансии.

Наблюдение за длиной конечностей жабы *Bufo marinus,* расселяющейся из Южной и Центральной Америки с 1930-х гг. показало, что на периферии инвазионного ареала преобладают более быстрые особи с удлиненными конечностями, но по мере освоения местообитания этот признак «исчезает» (Phillips, Shine 2006).

Описывая вспышки численности и быстрое расселение инродуцированных насекомых-агентов биоконтроля, О. В. Ковалев (цит. по Алимов и др., 2004) вводит понятие уединенной популяционной волны (УПВ) для наиболее выдвинутой в новую область части инвазионного фронта, и отмечает значительную фенотипическую изменчивость особей в период формирования УПВ. Так, у амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* при формировании УПВ с экстремально высокой численностью появились летающие особи. Они были выделены в отдельный подвид — *Z. suturalis volatus,* и признак этот, в отличие от длины ног у жаб, скорости роста у дафний, изменений демографической структуры популяции у *Cercopagidae* (см. 2.1.3.), не исчез при дальнейшем расселении. Генетические механизмы этого явления не обсуждаются.

Экспансия аргентинских муравьев часто сопровождается изменением морфологии колоний и поведения особей (см. 2.1.1; Suarez, Tsutsu, 2008). Для популяций из Калифорнии, Европы, Австралии, Новой Зеландии характерны «суперколонии» с униколониальной структурой (вместо полигинной, см. выше), напоминающие УПВ. Формирование подобных скоплений муравьев обусловлено снижением внутривидовой агрессии и конкуренции (и генетического разнообразия, см. 2.1.1.).

2.2.2. Интеграция и пост-инвазионный период

О появлении новых форм в результате инвазий и их дальнейшей судьбе известно немного по объективной

причине — небольшое пока число долговременных постинвазионных исследований.

2.2.2.1. Дифференциация (изоляция) популяций вселенцев обычна в системах, где выражена гетерогенность (градиентность) условий. Наглядное представление о ее отдаленных последствиях дают палеоинвазии[13]. В миоцене-плиоцене немногие исходные формы обрастателей сем. *Dreissenidae,* обладавшие высокой морфологической изменчивостью, расселяясь в разных зонах гигантских водоемов Паратетиса, дали широкий спектр видов и родов, представлявших разные экотипы. В том числе древние эндемичные группы дрейссенид заселили зоны бассейновой аккумуляции, вернувшись к обычному для двустворчатых моллюсков образу жизни — закапыванию в грунт (рис. 3 А, Б.) (род *Dreissenomya,* подрод *Modiolodreissena*)[14] (Nutall, 1990; Старобогатов, 1994; Geary et al., 2001). Некоторое сходство с ними имеет современный глубоководный вариетет *D. rostriformis bugensis var. profunda,* обнаруженной только в области инвазии — Великих Американских озерах (рис. 3.В). Его представители имеют сходство с древними нетипичными» дрейссенидами: удлиненные, обитание на мягких илистых грунтах с рассеянными твердыми частицами; они быстро растут в холодноводных олиготрофных условиях профундали, в отличие от представителей обычного вариетета, с которыми идентичны по структуре исследованных участков ДНК. (Baldwin et al., 2002).

Другой пример — современные интродуцированные популяции чавычи, обитающие в различных биотопах в Новой Зеландии. Натурализовавшиеся популяции различаются по отношению к солености, по времени размножения и другим характеристиками жизненного цикла, а формирующийся различный хоуминг все более ограничивает поток генов между ними (Quinn et al., 2001).

2.2.2.2. Ко-эволюция вселенцев в области инвазии может протекать в рамках межвидовых отношений. Zangerl, Berenbaum (2005) показали, что в области инвазии (Соединенные Штаты и Европа) у дикого пастернака *(Pastinaca sativa)* после натурализации пастернакового паутинного червя (parsnip web worm) возросла продукция защитных, токсичных для вредителя фуранокумаринов.

2.2.2.3. Последствия гибридизации и мутаций. Примеров межвидовых гибридизаций много (Алимов и др., 2004; Salmenkova, 2008; Васильева, Папченков, 2011 и мн. др.). Stace (1991) предполагает, что 1264 видов растений Британских островов — вселенцы, а из них 21 вид — результат гибридизации между вселенцами и половина межвидовых гибридов вселенцев фертильна. Среди последствий гибридизации вселенца и местных видов — образование новых форм с высокими потенциями к расселению: в Великобритании таков аллополиплоид *Spartina anglica* (гибрид местного вида морской травы *S. maritime* и вселенца *S. alterniflora*), размножающийся клонально, обладающий гетерозисом и свойствами инвазионного вида (Ellstrand, Schierenbeck, 2000).

Имеются примеры образования новых форм вселенцев *за счет внутривидовой гибридизации*. Афро-азиатская *Melanoides tuberculata (Gastropoda)* размножается клонально, но периодически в популяциях появляются раздельнополые особи. В области инвазии на Мартинике, в разнообразных условиях, обнаружено пять клональных линий, встречающихся в историческом ареале и еще две, образовавшиеся, как полагают, именно здесь за счет рекомбинантного размножения трех из пяти интродуцированных (Hufbauer, 2008). Представители гибридных линий с низкой плодовитостью, но более крупным потомством постепенно вытеснили исходные линии из нескольких ручьев. Возможно, быстрое распространение травы канареечника *Phalaris arundinacea* в Северной Америке, обусловлено формированием новых генотипов при гибридизации интродуцированных из разных, удаленных друг от друга частей Европы. Носители новых генотипов отличаются более высокими вегетационными характеристиками, заметной пространственной морфологической дифференциацией популяций, несмотря на значительный поток генов между ними, т. е. имеют более высокий потенциал реагирования на действие естественного отбора, чем носители исходных (Lavergne, Molofsky, 2007). Образование новых форм за счет внутривидовой гибридизации в области инвазии зафиксировано у зяблика *(Fringilla coelebs)* в Новой Зеландии (Baker et al., 1990), у ящериц рода *Anolis* в Северной Америке (Kolbe et al., 2007) и др.

Т. е. вид в области инвазии не эквивалентен себе в историческом ареале. Благодаря контакту на новой территории генофонд вида обогащается новыми комбинациями генов (см. 2.1.1–2.1.3), вид может приобретать более широкий размах фенотипической изменчивости и, как следствие, новые свойства, которые, в том числе могут определять его способность к быстрой экспансии и дифференциации популяций.

2.3. Что происходит с аборигенными видами?

Зарегистрированы случаи прямого воздействия вселенцев на местные виды. Так, при интеграции но-

[13] Палеоинвазии — доголоценовые случаи быстрого расселения видов в результате экстраординарных климатических или геологических явлений. Они свойственны ряду современных инвазионных семейств, родов и видов.

[14] У представителей этих таксонов «восстановились» длинные сифоны, на внутренней скульптуре раковины имеется мантийный синус, свидетельствующий о наличии развитой ноги. Ныне дрейсениды представлены только одним экотипом — *heteromyaria* (обрастателями).

вого хищника действие естественного отбора направлено на выработку способности у жертвы-аборигена к выявлению и защитному реагированию на него (см. также 2.2.2.2.). Например, вселение моллюскоядного краба *Carcinus maenas* привело к преобладанию в популяциях его жертв — мидий *(Mytilus edulis)* — особей с толстыми створками, защищающими их от поедания (Leonard et al., 1999). Сходно «вели себя» мидии и в местах массового развития краба-вселенца *Hemigrapsus sanguineus* (McDermott, 1991). На участках побережья, где численность крабов низкая, строение раковины мидий не изменилось (Freeman, Byers 2006).

Соответственно и интеграция жертвы-вселенца воздействует на местных хищников. Вселение в Австралию ядовитых американских камышовых жаб привело к выработке у местных змей *(Pseudochis porphyriacus)*, сосуществующих с ними, повышенной толерантности к яду жаб и реакции их избегания как пищевого объекта (Phillips, Shine, 2004).

2.4. Что происходит с системами-реципиентами в целом?

Интеграции нового вида, как правило, уже предшествует целый ряд изменений (см. 1.1), приводящих исходную (естественную) экосистему в состояние восприимчивости[3)]. Становясь постоянным компонентом сообщества, вид интегрируется (встраивается) в потоки вещества, энергии, информации системы. Т. е. последствия интеграции касаются не только отдельных видов и микроэволюционных процессов, но, практически всех компонентов экосистемы-реципиента.

2.4.1. Элементное разнообразие

В большинстве экосистем-реципиентов отмечен рост общего числа чужеродных видов (рис. 2Б), появление новых симбиогеоценозов, фрагментов трофических цепей. В том числе это происходит за счет сопряженных инвазий (см. 1.2.) и межвидовых отношений вселенцев друг с другом и с аборигенами (2.2.2.2, 2.2.2.3).

2.4.1.1. Большинство инвазий, протекающих одновременно или через небольшой промежуток времени определяются *прямыми межвидовыми отношениями* и «снабжают» систему-реципиент устойчивыми комплексами новых видов. Таковы инвазии растений и их опылителей-насекомых, животных, распространяющих их семена, фитофагов; одновременно распространяются симбиогеоценозы, образованные растением и микоризными грибами, растением и азотфиксирующими бактериями (Simberloff, Von Holle 1999; Richardson et al 2000; Алимов и др., 2004).

2.4.1.2. Непрямые межвидовые отношения. Серия сопряженных инвазий, основанных на таких отношениях, чаще всего открывается натурализацией вида-эдификатора, меняющего условия в системе-реципиенте так, что они становятся благоприятны для других вселенцев, связанных с эдификатором консортивными отношениями (Протасов, 1994; Simberloff, Von Holle, 1999; Richardson et al., 2000; Adams et al., 2003; Levin., 2006). Именно такая составляющая присуща инвазиям лиманных реликтов[8)]. Благодаря широкой географии инвазионных коридоров, обычны и случаи образования консорций видами различного происхождения (Richardson et al., 2000; Adams et al., 2003; Grosholz., 2005 и [8)]). Местные виды беспозвоночных часто становятся консортами седентарных вселенцев (Протасов, 1994).

В случае массового развития вселенцев-эдификаторов, меняющих абиотические и биотические условия, возможно их опосредованное селективное влияние на местные виды через изменения структуры сообществ, биогеохимических циклов, продуктивности экосистем (O'Dowd et al., 2003; Karatayev et al., 2006 и 2.4.2.), в том числе кардинально. Так, травы-вселенцы, меняя частоту пожаров, полностью меняют видовой состав сообществ и циклы биогенных элементов (Brooks et al., 2004).

2.4.2. Функциональное разнообразие вселенцев и его последствия для систем-реципиентов (на примере чужеродных беспозвоночных)

Первичноводные беспозвоночные-вселенцы в континентальных водоемах (рис. 1). благодаря высокой доле мезо- и неолимнических видов превосходят по функциональному разнообразию местные. Среди вселенцев — представители 15 трофических групп (Орлова, 2010), это количество превышает минимальное число (12), необходимое для формирования одного из вариантов гипотетического «трофически комплектного» сообщества пресноводных беспозвоночных (Bij de Vaate, Pavluik, 2004). Благодаря инвазиям функциональное разнообразие пресных вод пополнилось массовыми долгоживущими сессильными сестонофагами (напр. *«heteromyaria»* сем. *Dreissenidae*) и сессильными зоопланктофагами (колониальными гидроидными полипами), мероланктонными микрофильтраторами *типичными для морей* (см. 1.2.).

Более высокое в сравнении с аборигенами разнообразие способов добывания пищи, спектров питания, образа жизни ведет к заполнению вселенцами «лакун» в системе экологических лицензий. Наиболее заметное следствие этого — формирование в пресных и олигогалинных водоемах нетипичных для них, но обычных в прибрежных зонах морей экологических группировок — личиночного мероланктона, перифитона морского типа за счет сессильных *Bivalvia, Cirripedia, Hydrozoa;* чужеродных фрагментов трофических цепей (например, «оседающий мероланктон — колониальные *Hydrozoa*-зоопланктофаги»). Массовое развитие видов, заполнивших существовавшие лакуны и новых группировок может заметно влиять на функциональные

характеристики и динамику экосистем, ускоряя или замедляя их развитие[15].

Т. е. *самосборка сообществ в области инвазий может осуществляться из чужеродных «комплектующих» различного происхождения,* служа тем самым предпосылкой для дальнейшей совместной эволюции видов, представляющих разные биогеографические комплексы, ранее изолированные, не имевшие в предшествующие геологические эпохи каких-либо контактов.

3. ПАЛЕОИНВАЗИИ И ИНВАЗИИ

Общепризнано, что палеоинвазии приводили не только к появлению новых видов, но и к расселению биот (Мордухай-Болтовской, 1961; Алимов и др., 2004; и мн. др.). Причина палеоинвазий — снятие вследствие катастрофических климатических и тектонических событий физических и экологически барьеров на достаточно большом пространстве и, таким образом, появление условий для беспрепятственного (и быстрого) расселения видов в направлении снятия барьеров. При возникновении новых жизненных форм или путей метаболизма, например, травянистых растений, C_4-синдрома[16], тоже происходит быстрое в геологическом масштабе времени расселение самих этих форм и сформированных ими сообществ целиком. Проиллюстрируем особенности палеоинвазий наиболее наглядными примерами.

3.1. Снятие географических и экологических барьеров вследствие тектоничестких и климатических событий

Согласно О. В. Ковалеву (Алимов и др., 2004) история (палео)инвазий сем. амброзиевых началась в миоцене экспансией в Евразию. Мост для переселения в Евразию — Берингия, способ расселения — колючими семенами на мигрировавших по Берингии животных. Всесветная экспансия представителей флоры американского происхождения продолжилась уже в настоящее время при содействии человека.

Современные и вымершие понто-каспийские фаунистические комплексы (см. 1.2 и 2.2.2.1. [8]) формировались в эпиконтинентальных гигантских водоемах Паратетиса, история которых характеризуется цикличностью. Иммиграция представителей немногих, главным образом мезо- и неолимнических семейств, в новые местообитания проходила либо по образовавшимся перемычкам между бассейнами Паратетиса и морскими водоемами, либо вслед за трансгрессиями бассейнов, вызванными как тектоническими, так и климатическими событиями (Бабак, 1983; Старобогатов, 1994; Geary et al., 2001).

Современные антропогенные трансформации многих участков внутриевропейских коридоров (см. 1.1, 1.3.) — строительство каналов и создание каскадов водохранилищ ведут к соединению бассейнов, «лимнификации» и «эстуаризации» исходных речных условий (Мордухай-Болтовской, 1960; Жадин, Герд, 1961; Цееб и др., 1966) аналогично появлению перемычек и протеканию трансгрессий в прошлом. Палеонтологические находки указывают на существенное сходство результатов инвазий и палеоинвазий отдельных таксонов, например, *Dreissena polymorpha* и представителей сем. *Cardiidae (Bivalvia)* в Восточной и Северной Европе (Старобогатов, 1970). Сходны и магистральные направления движения вселенцев — водных беспозвоночных по основным палео- и современным внутриевропейским коридорам: «юг-север» (понто-каспийский «поток» в основном мезолимнических видов) и «север-юг» (холодноводный озерный комплекс северной Европы сейчас, арктических реликтов в четвертичный период) (Slyn'ko et al., 2002; Орлова, 2010).

3.2 C_4-синдром

Расселение туранских C_4-растений в конце миоцена иллюстрирует еще одну сходную черту инвазий и палеоинвазий — сопряженность. Согласно О. В. Ковалеву (по Алимов и др., 2004): «Реликтовые сообщества (а не отдельные виды!) на юге Африки имеют туранское происхождение и мигрировали туда с севера (из Пакистана). Распространение некоторых комплексов видов, основу которых составляют C_4-растения связывают с палеомиграциями... крупных травоядных животных: хоботных и носорогов из Африки в Азию, крупных сумчатых в пределах

[15] Вариант торможения сукцессионных процессов может быть реализован при вселении *Marenzelleria ssp (Polychaeta)* — благодаря биотурбации донных отложений, стимулирующей процесс эфвтрофикации эстуариев; напротив, вселение двустворчатого моллюска-фильтратора р. *Dreissena* и формирование им перифитона способствует олиготрофизации пелагиали водоемов и перераспределению энергии в пользу донных трофических цепей (Голубков, цит. по Алимов и др., 2004).

[16] по Ковалеву (см. Алимов и др., 2004) С4 — синдром фотосинтеза сформировался в середине миоцена и появился выборочно в 20 семействах апопластных одно и двудольных растений как гораздо более эффективный механизм фиксации углекислого газа, чем С3 — фотопериодический метаболизм. Это была преадаптация к экстремальным условиям образования ультрааридных пустынь. Проблеме экспансии С4 растений в миоцене-плиоцене посвящена обширная палеонтологическая литература. Палеонтологи объясняют глобальную экспансию таких растений предполагаемыми процессами резкого уменьшения содержания углекислого газа в атмосфере в конце неогена. Формирование С4 — синдрома может быть связано и со следующей последовательностью событий: разрушение устойчивых растительных сообществ от экватора и до 40 С.Ш., формирование новых доминантов из апопластных травянистых растений с участием эдификаторов из крупных животных, особенно хоботных — первые следы С4 синдрома обнаружены в Кении в эмали зубов слонов и носорогов. Неконтролируемая хищниками численность этих животных привела к их многократным расселительным миграциям из Африки по другим континентам. Так образовался афроазиатский «С4-коридор», имевший продолжение на западе американского континента и неоднократные возвратные миграции, обеспечившие палеоинвазии туранских биот.

Австралии. Иногда даже ведут речь о "C_4-коридорах" (ср. с инвазионными коридорами, по которым осуществляется современное антропогенное расселение видов)».

Т. е. масштабное расселение отдельных видов и целых их комплексов в геологическом прошлом и сейчас, под влиянием хозяйственной активности человека, сопоставимы. Однако, скорее всего, палеособытия по своей повторяемости уступали действию антропогенных факторов и способов переноса, а когда-либо существовавшие природные сухопутные мосты, межбассейновые перемычки и миграционные пути географическому охвату современных инвазионных коридоров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Инвазии — взаимодействие последствий деятельности человека (трансформации систем-реципиентов и заносов в них вселенцев), генетических процессов и последующего естественного отбора в системах-реципиентах.

Возвращаясь к эпиграфу и названию обзора, на поставленный вопрос следует дать утвердительный ответ, поскольку важность антропогенной составляющей, создающей условия для длительных и множественных контактов изолированных популяций видов в пространстве антропогенно трансформированных экосистем, очевидна. Благодаря таким контактам в ходе инвазий формируются благоприятные условия для появления генотипов, ранее не существовавших в природе и сообществ, состоящих в том числе из видов, a'priori не имевших ранее периодов совместной эволюции, но представляющих функциональные группы и жизненные формы, преадаптированные для сосуществования. Можно высказать предположение о том, что механизмы, лежащие в основе последующих естественных процессов (формирование генетического разнообразия популяций и изменчивости, адаптации, отбор), которые можно условно, следуя эпиграфу и названию, определить как «переплавку» разнородного материала, поставляемого инвазиями в системы-реципиенты, универсальны. И проверка этого предположения, особенно в части выявления конкретных механизмов, обеспечивающих сосуществование видов различного происхождения, их совместную дальнейшую эволюцию в новых условиях, определяющих их воздействия на экосистемные процессы — область будущих эколого-генетических и синэкологических междисциплинарных исследований. Решение же вопросов о том, как и почему меняются виды в процессе инвазии, какова их дальнейшая судьба в системе-реципиенте — важная составляющая научных основ прогнозирования инвазий и их последствий.

Литература

1. *Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И. и др.,* 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: КМК, 436 с.
2. *Васильева Н. В., Папченков В. Г.,* 2011. Механизмы воздействия инвазионной Bidens frondosa L. на аборигенные виды череды. // РЖБИ, №1: 15–23.
3. *Ворошилова И. С.,* 2009. Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида: Автореф. Дисс. ... канд. биол наук, Борок, 24 с.
4. *Жадин В. И., Герд С. В.,* 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 599 с.
5. *Инге-Вечтомов С. Г.,* 2010. Генетика с основами селекции: учебник для студентов высших учебных заведений. СПб.: Изд. Н-Л.: 720 с.
6. *Карпевич А. Ф.,* 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность. 431с.
7. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.,* 1960 Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. М-Л.: изд. АН СССР, 287 с.
8. *Орлова М. И.,* 2010. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики. Дисс. докт. биол. наук. Спб., 300 с. (на правах рукописи)
9. Отчет..., 2007. Отчет о научно-исследовательской работе. Мониторинг чужеродных видов. СПб, СПбНЦ Комитет по Природопользованию при Правительстве СПб. 107 с.
10. *Протасов А. А.,* 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка, 250 с.
11. *Старобогатов Я. И.,* 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование водоемов Земного Шара. Л.: Наука, 372 с.
12. *Старобогатов Я. И.,* 1994. Систематика и палеонтология. Дрейссена, *Dreissena polymoprha (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae)* //Систематика, экология и практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М.: Наука, С. 18–46.
13. *Шиганова Т. А.,* 2009. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии, Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: 45 с.
14. *Цееб Ю. Ю., Алмазов АА. М., Владимиров В. И.,* 1966. Закономерности изменения гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с зарегулированием стока Днепра и их влияние на биологическое и санитарное состояние водохранилищ // Гидробиол. журн. Т. 2, №3. С. 3–18.
15. *Adams M. J., Pearl C. A., Bury R. B.,* 2003. Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes // Ecol Lett. V. 6. P. 343–351.
16. *Allendorf F. W., Lundquist L. L.,* 2003. Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species // Cons. Biol. V. 17. P. 24–30.
17. *Baker A. J., Peck M. K., Goldsmith M. A.,* 1990. Genetic and morphometric differentiation in introduced populations of common chaffinches *(Fringilla coelebs)* in New Zealand. // Condor, V. 92, P. 76–88.

18. *Baldwin B. S., Mayer M. S., Dayton . J., et al.,* 2002. Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes // Can J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 59. P. 680–694.
19. *Beebee T. J. C.,* 1981. Habitats of the British amphibians — agricultural lowlands and a general discussion of requirements // Biol. Cons. Vol. 21. P. 127–139.
20. *Bij de Vaate A., Pavluk T. I.,* 2004. Practicability of the Index of Trophic Completeness for running waters // Hydrobiologia, Vol. 519, P. 49–60.
21. *Brooks M. L., D'Antonio C. M., Richardson D. M. et al.,* 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes // Bioscience. Vol. 54. P. 677–688.
22. *Bossenbroeck J. M., Kraft C. E., Nekola J. C.,* 2001 Prediction of long-distance dispersal using gravity models: zebra mussel invasion of inland lakes // Ecol Applicat, Vol. 11, P. 1778–1788.
23. *Cristesku M., Witt J., Hebert P., et al.,* 2001. An invasion history for *Cercopagis pengoi* based on mitochondrial gene sequences // Limnol. Oceanogr. Vol. 46, P. 224–229.
24. *Crooks J. A., Suarez A. V.,* 2006. Hyperconnectivity and the global breakdown of natural barriers to dispersal // Connectivity conservation: Maintaining Connections for Nature / Eds. Crooks K. R., Sanjayan M. A., Cambridge University Press, Cambridge, P. 451–478.
25. *Elliott M.,* 2003. Biological pollutants and biological pollution — an increasing cause for concern // Mar Poll Bull, Vol. 46, P. 275–280.
26. *Ellstrand N. C., Schierenbeck K. A.,* 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, Vol. 97, P. 7043–7050.
27. *Elton C. S.,* 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. Chicago: University of Chicago Press, 181 p.
28. *Freeman A. S., Byers J. E.,* 2006. Divergent induced responses to an invasive predator in marine mussel populations // Science, Vol. 313, p. 831–833.
29. *Geary D. H., Magyar I., Muller, P.,* 2001. Ancient Lake Pannon and its endemic molluscan fauna (Central Europe; Mio-Pliocene) // Adv Ecol Res, Vol. 31, P. 463–482.
30. *Gorokhova E., Dowling T. E., Weider L. J. et al.,* 2002. Functional and ecological significance of rDNA intergenic spacer variation in a clonal organism under divergent selection for production rate // Proc. R. Soc. Lond., Vol. 269, P. 2373–2379.
31. *Grosholz E. D.,* 2005. Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, V. 102, P. 1088–1091.
32. *Grotkopp E., Rejmanek M., Rost T. L.,* 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and lifehistory strategies of 29 pine (Pinus) species // Amer Nat, Vol. 159, P. 396–419.
33. *Hufbauer R. A.,* 2008. Biological Invasions: Paradox Lost and Paradise Gained // Current Biology. Vol. 18, №6: R.246.
34. *Karatayev A. Y., Padilla D. K., Minchin D. et al.,* 2006. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves // Biol Inv, DOI 10. 1007/s10530-006-9013-9.
35. *Kolbe J. J., Larson A., Losos J. B.,* 2007. Differential admixture shapes morphological variation among invasive populations of the lizard *Anolis sasgrei* // Mol Ecol. Vol. 16, P. 1579–1591.
36. *Lavergne S., Molofsky J.,* 2007 Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Vol. 104, P. 3883–3888.
37. *Lee T., Siripattrawan S., Ituarte C. F., et al.,* 2005 Invasion of the clonal clams: *Corbicula lineages* in the New World // Amer Malac Bull. Vol. 20, P. 113–122.
38. *Leonard G. H., Bertness M. D., Yund P. O.,* 1999. Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis* // Ecology. Vol. 80, P. 1–14.
39. *Levin D. A.,* 2006. Ancient dispersals, propagule pressure, and species selection in flowering plants // Systematic Botany. Vol. 31, P. 443–448.
40. *Liebert A. E., Johnson R. N., Switz G. T. et al.,* 2004. Triploid females and diploid males: underreported phenomena in *Polistes wasps*? // Insectes Sociaux. Vol. 51, P. 205–211.
41. *Lodge D. M.* 1993. Biological invasions: lessons for ecology. TREE. Vol. 8(4), P. 133–137.
42. *May G., Gelembuik G., Panov V. et al.,* 2006. Molecular ecology of zebra mussel invasions // Mol. Ecol. Vol. 15, P. 1021–1031.
43. *McDermott J. J.,* 1991. A breeding population of the western Pacific crab *Hemigrapsus sanguineus (Crustacea, Decapoda, Grapsidae)* established on the Atlantic coast of North America // Biol. Bull. Vol. 181, P. 195–198.
44. *MacIsaak H. J., Grigorovich I. A., Ricciardi A.,* 2001. Reassessment of species invasions concepts: the Great Lake basin as a model // Biol. Inv. Vol. 3, P. 405–416.
45. *Marchetti M. P. Lockwood J. L., Hoopes M. F.,* 2007. Invasion Ecology,Wiley Blackwell, 312 p.
46. *Mills E. L., Leach J. H., Carlton J. T. et al.,* 1993. Exotic species in the Great Lakes: A history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journ. Great. L. Res. V. 19, P. 1–54.
47. *Molloy D. P., Karataev A. Y., Burlakova E. V., et al.,* 1997. Natural enemies of Zebra mussels: Predators, Parasites and Ecological Competitors // Rev. Fish. Sci. Vol. 5 (1). P. 27–97.
48. *Nuttall C. P.,* 1990. Review of the Caenozoic heterodont bivalve superfamily *Dreissenacea* // Palaeontology (Lond.). Vol. 33, P. 707–737.
49. *O'Dowd D. J., Green P. T., Lake P. S.,* 2003. Invasional meltdown on an oceanic island // Ecol. Lett. Vol. 6, P. 812–817.

50. *Phillips B. L., Shine R.,* 2006. An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia // Proc R Soc B-Biol. Sci. Vol. 273. P. 1545–1550.
51. *Popov S. V., Rogl F., Rozanov A. Y. et al.,* (Eds.) 2004. Lithological-Paleogeoghraphic maps of Paratethys. 10 Maps Late Eocene to Pliocene. Cour. Forsch. Int. Senckenberg. 46 p.
52. *Quinn T. P., Nielsen J. L., Gan C., et al.,* 1996. Origin and Genetic Structure of Chinook Salmon, Oncorhynchus tshawytscha, transplanted from California to New Zeland: Allozyme and mtDNA evidence // Fish. Bull. Vol. 94, P. 506–521.
53. *Rejmanek M., Richardson D. M.,* 1996. What attributes make some plant species more invasive? // Ecology. Vol. 77, P. 1655–1661.
54. *Richardson D. M., Pysek P., Rejmanek M. et al.,* 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions // Div Distr. Vol. 6, P. 93–107.
55. *Ricciardi A., MacIsaac H. J.,* 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. TREE. Vol. 16, P. 62–65.
56. *Salmenkova E. A.,* 2008. Population Genetic Processes in Introduction of Fish // Russian Journal of Genetics. Vol. 44, P. 758–766.
57. *Simberloff D., Von Holle B.,* 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? // Biol Inv V. 1, P. 21–32.
58. *Slyn'ko Y. V., Korneva L. G., Rivier I. K. et al.,* 2002. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Alien species in European waters / Leppakoski E., Olenin S. and Gollasch S. (Eds). Kluwer Publishers, Dordrecht-Boston-London. P. 339–411.
59. *Stace C. E.,* 1991. New Flora of the British Isles. Cambridge: Cambridge University Press.
60. *Suarez A. V., Tsutsui N. D.,* 2008. The evolutionary consequences of biological invasions // Mol. Ecol. Vol. 17, P. 351–360.
61. *Therriault T. W., Grigorovich I. A., Critescu M. E. et al.,* 2002. Taxonomic resolution of the genus Bythotrephes Leydig using molecular markers and re-evaluation of its global distribution // Div. Distr. Vol. 8, P. 67–84.
62. *Therriault T. W., Orlova M. I., Docker M. A., et al.,* 2005. Invasion dynamics of a freshwater mussel (Dreissena rostriformis bugensis) in Eastern Europe as revealed by microsatellite analyses. Heredity, 95: P. 16–23.
63. *Wares J. P., Hughes A. R., Grosberg R. K.,* 2005. Mechanisms that drive evolutionary change: Insights from species introductions and invasions // Species Invasions: Insights Into Ecology, Evolution and Biogeography / Sax D. F., Stachowicz J. J., Gaines S. D. (Eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Mass. P. 229–257.
64. *Williamson M.,* 1996. Biological Invasions. Population and Community Biology series. Vol. 15. London: Chapman and Hall. 244 p.
65. *Younge C. M., Campbell J. I.,* 1968. On the heteromyarian condition in the Bivalvia with special Reference to *Dreissena polymorpha* and *Certain Mytilacea*. Trans. Royal Soc. Edinburgh, Vol. 68: P. 4–42.

IS BIOLOGICAL INVASION CRUCIBLE FOR EVOLUTION?

Orlova M. I.

❀ **SUMMARY: During the invasion process multiply introductions via invasion corridors support contacts of propagules from populations isolated before. The contacts occur outside their native range in conditions of differently disturbed ecosystems. Universal genetic mechanisms form the material that is both diverse and unique for natural selective pressure in these contact zones. Invasions provide prerequisites for co-evolution of species having the same origin (and so far period of preceding co-evolution) and those of different regions. Their further co-evolution can occur in recipient system including as formation of new assemblages.**

❀ **KEY WORDS:** men-mediated dispersal of species; paleoinvasions; preadaptations; anthropogenic transformations of ecosystems; genetic diversity; invasion corridor; invasion meltdown.

❀ Информация об авторах

Орлова Марина Ивановна — с. н. с., д. б. н.
Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН (ЗИН РАН), лаборатория экспериментальной и пресноводной гидробиологии. E-mail: marina_orlova@rambler.ru.

Orlova Marina Ivanovna — senior scientist, D. Sc.
Institution of Russian academy of sciences Zoological institute RAS, Laboratory of freshwater and experimental hydrobiology.
E-mail: marina_orlova@rambler.ru.