

УДК [574.5:595.142:556.53] (4-01)

Ю.В. ПЛІГІН, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ecovod.igb@gmail.com
ORCID 0009-0004-3840-8674

Н.І. ЖЕЛЕЗНЯК, інженер,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
ORCID 0009-0003-8133-3199

ПОНТО-КАСПІЙСЬКА ПОЛІХЕТА *HYRANIA* *INVALIDA* (GRUBE, 1860) (*POLYCHAETA*, *AMPHARETIDAE*) У ВНУТРІШНІХ ВОДАХ ЄВРОПИ: СУЧАСНЕ ПОШИРЕННЯ ТА ГІПОТЕЗА ПАЛЕОРЕФУГІУМІВ¹

Розглянуто стан досліджень розповсюдження інвазивного солонуватоводного понто-каспійського виду поліхети *Hyrania invalida* (Grube, 1860) у водних об'єктах Європи. У нативному (історичному) ареалі, що охоплює пониззя річок Дунаю, Дніпра та Волги, популяції цієї поліхети відомі з гідробіологічних досліджень кінця XIX — початку XX ст. Основні біотопи її локалізації — відкладення сірого мулу, замуленого піску, мулу з домішками черепашок молюсків. Після створення на Дніпрі та Волзі каскадів водосховищ на тлі підвищення мінералізації водних мас було відмічено у 1970—1980-х рр. розповсюдження *H. invalida* від пониззя на середні ділянки цих річок.

У середній та верхній частинах Дунаю поселення *H. invalida* були відомі з 1930-х років.

У статті аналізуються дані знахідок популяцій *H. invalida* у багатьох річках та каналах Центральної та Західної Європи, особливо численні — з публікацій початку XXI ст. Більшість науковців вважають, що розповсюдженню поліхети сприяє активна логістика по водній мережі регіону.

Розглядається гіпотеза про розселення *H. invalida* по внутрішніх водах Центральної та Західної Європи з реліктових осередків у верхів'ї Пра-Дунаю, що утворилися наприкінці епохи голоцену 11—13 тис. років тому після значного підвищення солоності вод Понтичного (Давньочорноморського) басейну і міграції оліго- та мезо-галінних видів безхребетних до верхів'я річки.

Ключові слова: *Hyrania invalida*, інвазія, річки та канали Європи, механізми розповсюдження, історія гідрографії Європи.

¹Роботу виконано за рахунок бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

Ц и т у в а н н я: Плігін Ю.В., Железняк Н.І. Понто-Каспійська поліхета *Hyrania invalida* (Grube, 1860) (*Polychaeta*, *Ampharetidae*) у внутрішніх водах Європи: сучасне поширення та гіпотеза палеорефугіумів. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 4. С. 3—24.

Метою підготовки статті був намір зібрати, проаналізувати та узагальнити матеріали власних досліджень та наукових публікацій, що з'явилися у значній кількості, особливо на початку 2000-х років, з інформацією про знахідки *Nurania invalida* (Grube, 1860) у багатьох водних об'єктах Європи на величезних просторах — від верхніх водосховищ Волги на сході до річок Темза, Рона та Сена на заході впродовж дуже стислих строків — 20—30 років. Викладено деякі припущення щодо потенційних способів (механізмів) розповсюдження поліхети. Наведено гіпотезу про можливість її розповсюдження, пов'язані із сучасними та історичними аспектами локалізації популяції поліхети, а також екологічними та біологічними характеристиками виду.

Матеріал і методика досліджень

Стаття базується на матеріалах власних регулярних досліджень макрообентосу більшості водосховищ Дніпра з 1971 до 1994 р. і в обмеженому об'ємі — до 2020 р. Збір проб та їхню обробку проводили за відповідними методиками [32]. Використовували дночерпаки Петерсена та СДЧ-100, а також драгу з протягуванням з борту моторного човна або експедиційного судна на відстань 10 м із наступним перерахуванням кількості організмів на 1 м². Особини *N. invalida* вимірювали з точністю до 0,5 мм і зважували на вагах з точністю до 1,0 мг. Підраховували кількість яєць у гонадах статевозрілих особин.

У статті аналізуються дані численних публікацій, що містять інформацію щодо знаходження поселень *N. invalida* у водних об'єктах Європи.

Результати досліджень та їх обговорення

Поліхета *N. invalida* поряд з деякими видами вищих ракоподібних та молюсків належить до групи безхребетних понто-каспійського фауністичного комплексу, історичним (нативним) ареалом яких є Дунайсько-Донська та Волго-Уральська провінції Понто-Каспійської солонуватоводної області [33, 46, 48]. Більшість цих організмів, зокрема *N. invalida*, за даними гідробіологічних досліджень на межі ХІХ та ХХ ст., реєстрували у пониззях річок Чорного, Азовського та Каспійського морів, зокрема Дунаю, Дністра, Дніпра та Волги [5, 6, 14, 26, 40]. Таку локалізацію популяції поліхети у нативному ареалі із солоністю водних мас 0,2—10,0 ‰ було підтверджено подальшими дослідженнями перед початком широкомасштабних гідротехнічних робіт по створенню водосховищ із середини ХХ ст. у басейнах таких річок Понто-Каспійського регіону, як Дніпро, Волга і Дон [18, 21, 25, 29—31, 39]. Оптимальні умови рівня солоності для розвитку *N. invalida* становлять 0,3—5,0 ‰ [34]. Тому вважаємо некоректним відносити цю поліхету до прісноводних організмів, натомість потрібно надавати їй статус солонуватоводних або евригалінних гідробіонтів.

Басейн р. Дніпро. На Дніпрі упродовж 40 років (1932—1972 рр.) було створено шість великих водосховищ з метою вироблення електроенергії, стабільної логістики, ліквідації піків водопілля, сталого забезпечення во-

дою промисловості та сільського господарства, питних потреб, розвитку промислового рибництва, рекреації [44]. Для формування високопродуктивної кормової бази риб у водосховища з пониззя Дніпра проводились інтродукції багатьох видів понто-каспійських (ПК) безхребетних, які за екологічним спектром відповідали характеристикам умов, що формувались у новостворених водоймах, зокрема підвищенню мінералізації водних мас, зниженню кольоровості, уповільненню течії [9, 11, 22]. Більшість інтродукцій представників Mysidae та Gammaridae завершилися їхньою успішною акліматизацією, і вони увійшли до раціону промислових риб [50, 84].

Через 10—15 років після інтродукцій у водосховищах почали з'являтися ПК безхребетні, які могли потрапити у невеликій кількості разом із масою «офіційних» інтродуцентів, а також ті, що розселяються спонтанно (стихійно) у процесі міграцій на нові біотопи, серед іншого і незаселені аборигенними організмами, ймовірно, у складі обростань корпусів суден, із баластними водами [36, 47, 82, 83]. До таких організмів належить і *H. invalida*, яка ніколи не була цілеспрямовано інтродукованою за межі нативного ареалу.

Таке розповсюдження *H. invalida* слід оцінювати як інвазію — проникнення певного виду організму за межі його мешкання або історичного ареалу без свідомої участі людини. Це формулювання сутності явища інвазії, на нашу думку, як найбільш вдале, ми обрали з численних, інколи контраверсійних варіантів, наведених у фундаментальній праці [8] та деяких інших публікаціях [19, 67].

Слід нагадати, що *H. invalida* було описано дослідником кільчастих червів А.Е. Грубе, якій дав виду дуже вдалу назву, що відображає регіональні, морфологічні та поведінкові ознаки. *Hypanis* — давньогрецька назва р. Південний Буг, *invalida* — у перекладі з латинської мови означає «несильна» або «слабка». Тобто видову частину цієї назви, напевне, можна також трактувати як малорухлива. Дійсно, мешкаючи у щільних трубках, сформованих муловими, рідше — піщаними частками, скріпленими слизовим секретом, і розташованих у поверхневих шарах донних відкладів або у друзах дрейсен, особини *H. invalida* лише частково виходять із трубок для збору детриту з домішками мікрофіто- та мікрозообентосу з використанням численних щупалець [53].

Вперше як інвайдера у Центральному Європейському (Дніпровському) інвазійному коридорі (ЦЄІК) *H. invalida* було знайдено влітку 1977 р. у пригреблевій частині Київського водосховища — верхнього у Дніпровському каскаді (таблиця). На глибоководній акваторії нижньої частини Кременчуцького водосховища популяцію цієї поліхети з чисельністю 230 екз/м² зареєстровано у 1980 р., тобто тільки через 14 років після інтродукції в цю водойму з пониззя Дніпра та Каховського водосховища деяких видів гамарид, мізид та молюска *Hypanis colorata* (Eichwald). Оскільки інтродукційний матеріал відбирали у водоймах-донорах з використанням тралів та драг [49], то разом із цими організмами неминуче потрапили у певній кількості й особини *H. invalida*. Наявність у інтродукційному

матеріалі незначної кількості поліхет і обумовила достатньо тривалий термін формування популяцій цього гідробіонта. Крім того, мінералізація води Кременчуцького водосховища є в 1,5—2,0 рази нижчою, ніж у водоймах-донорах [9, 22]. У верхній частині Кременчуцького водосховища *H. invalida* було знайдено під час експедиційних досліджень також у 1980 р. у мулистих відкладеннях глибоководної затоки, що сформувалися після ґрунтонамивних робіт (дампінгу) зі створення дамби у руслі притоки Дніпра р. Вільшанки з використанням земснаряду-рефулеру.

У 1983 р. *H. invalida* було виявлено в глибоководній зоні нижньої частини Канівського водосховища — останнього за строками створення (1975—1976 рр.) у Дніпровському каскаді. На великій за площею штучній глибоководній (8—12 м) акваторії водосховища, яка утворилася внаслідок багаторічного видобування піску, значно пізніше, у 1996 р. було зафіксовано масовий розвиток популяції *H. invalida* (3,5—5,4 тис. екз/м², 13,25—21,65 г/м²) на біотопах з відкладеннями сірого (окисленого) мулу, де цей вид був домінуючим у біоценозі.

За гідробіологічними дослідженнями впродовж 1986—1989 рр. після аварії на Чорнобильській АЕС, на ділянці р. Прип'яті від м. Чорнобиля до зони її впадіння в Київське водосховище *H. invalida* у складі макрзообентосу не було виявлено [43]. Проте є інформація про знахідку цієї поліхети в 1999 р. у невеликій річці Мухавець — притоці р. Західний Буг [92], яка являє собою елемент Дніпровсько-Бузького каналу, який до 1940-х років поєднував басейни Дніпра і Вісли, а тепер перекритий глухою дамбою [17, 72]. Цю знахідку можна віднести до категорії «загадкових», адже в межах Білорусі, за матеріалами гідробіологічних досліджень, надалі в Прип'яті, деяких притоках та Дніпровсько-Бузькому каналі *H. invalida* не було знайдено [35, 45, 89].

Вище по Дніпру, зокрема у гирловій зоні його притоки р. Березини — початкової ділянки Березинської водної системи [7], яка пов'язувала Дніпро з басейном Балтійського моря впродовж ХІХ ст., за даними власних досліджень 1988—1989 рр., поселень *H. invalida* також не було виявлено.

У гирловій зоні р. Прип'яті цю поліхету нами було вперше знайдено в серпні 1992 р. у районі с. Оташів (51°11'59" N; 30°23'07" E) і водночас у Дніпрі в районі с. Нижні Жари (51°17'40" N; 30°34'21" E).

За даними, отриманими у червні 1990 р.¹, найвищою точкою розповсюдження *H. invalida* у Верхньому Дніпрі є штучна глибоководна затока біля м. Славутича, створена з використанням земснарядів-рефулерів (51°31'10" N; 30°44'03" E). Поліхети знайдено на глибині 5,6 м на біотопі замуленого піску. Також у червні 1992 р. популяцію *H. invalida* було знайдено у тій самій затоці на біотопі сірого (окисленого) мулу на глибині 12,0 м з чисельністю та біомасою відповідно 2500 екз/м² та 6,25 г/м².

У водосховищах Дніпра максимальне трапляння *H. invalida* відмічено на біотопах замуленого піску (37—47 %) та сірого (окисленого) мулу з

¹ У статті [85] помилково вказано дату 1985 р.

Таблиця

Дати та райони перших знахідок *H. invalida* у водних об'єктах Європи

Роки	Водні об'єкти	Джерела інформації
<i>Басейн р. Дніпро</i>		
1895—1897	Пониззя Дніпра (нативний ареал), Дніпровський лиман	[26, 40, 46]
1923	Зона майбутнього Каховського водосховища (нативний ареал)	[29]
1949	Дніпровське (Запорізьке) водосховище	[20]
1977	Кам'янське (Дніпродзержинське) водосховище	[41]
1980	Кременчуцьке водосховище	[41]
1983	Канівське водосховище	[41]
1977	Київське водосховище	[23]
1990	Верхній Дніпро	неопубліковані дані
1992	р. Прип'ять	неопубліковані дані
<i>Басейн р. Волга</i>		
початок ХХ ст.	Пониззя Волги (нативний ареал)	[6, 14]
1960	Волгоградське водосховище (нативний ареал ?)	[24]
1977	Саратовське водосховище	[16]
1977*	Куйбишевське водосховище	[16]
1991	Чебоксарське водосховище	[4]
1995	Горьківське водосховище	[4]
1994	Рибінське водосховище	[4]
1997	Углицьке водосховище	[4]
1992	Іваньківське водосховище	[4]
<i>Басейн р. Дунай</i>		
1896	Дельта Дунаю (український сектор)	[40]
1930-і роки	Дельта Дунаю (румунський сектор)	[80]
1940-і роки	Нижній Дунай (румунський сектор)	[58]
1960-і роки	Нижній Дунай (болгарський сектор)	[87]
1971	Середній Дунай (сербський сектор)	[101]
2018	Середній Дунай (хорватський сектор)	[97]
1967	Верхній Дунай (німецький сектор)	[74]
1961	Верхній Дунай (австрійський сектор)	[98]

Роки	Водні об'єкти	Джерела інформації
2014	Верхній Дунай (чеський сектор)	[91]
<i>Басейни деяких річок Центральної та Західної Європи</i>		
1999	р. Мухавець (притока р. Вісли 3-го порядку через річки Нарев і Західний Буг)	[92]
2010	р. Одер (Щецинська лагуна)	[99]
2021	р. Одер (верхів'я)	[75]
2014	р. Ельба (верхів'я)	[91]
2007	р. Ельба (середня частина)	[65]
1993	Канал Дунай—Майн—Рейн	[93]
1996	р. Майн	[88]
1997	р. Рейн (верхів'я)	[94]
1995	р. Рейн (пониззя)	[73]
1996	р. Мозель (Німеччина)	[94]
2001	р. Мозель (Франція)	[62]
2000	р. Сена (район Парижа)	[61]
2001	р. Марна	[55]
1997	р. Рона (верхня частина)	[63]
2000	р. Рона (естуарій)	[61]
2008	р. Темза	[66]

* *H. invalida* інтродукувалась у 1959—1967 рр.

домішкою черепашок відмерлих дрейсен (22—32 %), мінімальне — на біотопах чорного мулу та чистого піску (0—8 %). Характерно, що у «молодих» Київському та Канівському водосховищах трапляння за 10-річний період (1985—1994 рр.) істотно зросло (з 19 до 34 % та з 38 до 68 %), тоді як у «старих» Кременчуцькому і Каховському водосховищах — дещо знизилось. Поселення поліхети зазвичай формуються поза зоною розвитку вищих водних рослин переважно в діапазоні глибин 4—8 м. Більшість дніпровських водосховищ відносяться до штучних водойм озерно-річкового типу з середньою швидкістю течії 0,2—0,5 м/с. На верхніх ділянках водосховищ, де швидкість течії може досягати 0,8—1,2 м/с і донні відклади сформовані чистим піском, поліхета трапляється поодинокі. *H. invalida* є постійним компонентом друз *Dreissena polymorpha* (Pallas) та *D. bugensis* (Andrusov) разом із ПК ракоподібними. Середня чисельність по водосховищах Дніпра за період 1985—1994 рр. становила 107—458 екз/м², біомаса — 0,46—2,50 г/м². На біотопах глинистого мулу з домішками черепашок дрейсен ці показники можуть зростати до 2000—3000 екз/м² і 25,00—

40,00 г/м². Максимальна довжина особин поліхети досягає 17—18 мм. Статева зрілість *H. invalida* спостерігається при довжині червив 7—8 мм із наявністю у гонадах 53—65 яець. Максимальна кількість яець у гонадах особини довжиною 16,5 мм становила 154.

Басейн р. Волги. У пониззі Волги, згідно з результатами гідробіологічних досліджень початку ХХ ст., *H. invalida* — звичайний компонент макрзообентосу як складова історичного ареалу ПК безхребетних. Її популяції розвивалися переважно на мулистих ґрунтах у діапазоні солоності 0,2—10 ‰ [6, 14].

У процесі створення на Волзі каскаду водосховищ з другої половини ХХ ст. були проведені масштабні заходи з інтродукції ПК макробезхребетних для формування високопродуктивної кормової бази риб [24]. На відміну від водосховищ Дніпра, у деякі водосховища на Волзі, зокрема у Куйбишевське, Саратовське і Волгоградське, разом із представниками Mysidae, Gammaridae, Mollusca впродовж 1959—1967 рр. у значній кількості вселялась і *H. invalida* [16]. У Куйбишевському і Саратовському водосховищах цю поліхету вперше було виявлено тільки у 1977 р. (див. табл.), тобто через 10 і більше років після проведених інтродукцій [24]. У найнижчому в каскаді Волгоградському водосховищі її було вперше зареєстровано вже в 1960 р., тобто на другий (!) рік після початку інтродукцій. Останній факт може свідчити про те, що *H. invalida* існувала не тільки в дельті Волги як в історичному ареалі, але й на її нижній частині за 300 км вище за течією, де в подальшому було створене Волгоградське водосховище, в якому вона успішно розселилась. Подібна ситуація нагадує появу *H. invalida* вже на другий рік після заповнення Каховського водосховища на Дніпрі до проектною відмітки рівня води у 1956 р. без проведення інтродукцій ПК безхребетних [25]. Верхів'я цього водосховища розташоване на відстані 330 км, а нижня частина — на 100 км вище дельти Дніпра і також входить, як і пониззя Волги, у межі історичного ареалу поліхети.

Розвиток *H. invalida* у Куйбишевському та Саратовському водосховищах, найімовірніше, може бути наслідком не нової інвазії, а результатом довготривалої адаптації до абіотичних умов водосховищ після інтродукцій комплексу ПК безхребетних упродовж 1959—1967 рр., як це спостерігалось і в Кременчуцькому водосховищі на Дніпрі. У найбільшому в Європі Куйбишевському водосховищі (довжина 500 км) на р. Волзі *H. invalida* трапляється по всій акваторії (від верхів'я до пригреблевої зони) переважно на мулистих та піщано-мулистих ґрунтах. У 2000—2008 рр. її середня чисельність становила 51,2 екз/м², біомаса — 0,2 г/м² [53]. Після створення на Верхній Волзі нових водосховищ вище Рибінського *H. invalida* почала розселятися і в цих водоймах без попередніх заходів з інтродукцій ПК безхребетних (див. таблицю). Дослідники характеризують цей процес як типову інвазію або «автоакліматизацію» [51], чому, на їхню думку, може сприяти активне суднопластво на цій ділянці Волги.

У подальшому існує можливість проникнення *H. invalida* з Рибінського водосховища у систему Волго-Балтійського водного шляху [10] —

складову Східного Європейського (Волзького) інвазійного коридору (СЄІК).

Басейн р. Дунай. За даними гідробіологічних досліджень, з кінця ХІХ ст. у дельті Дунаю були виявлені поселення багатьох видів ПК безхребетних, зокрема і *H. invalida* [26, 40, 46]. Значний розвиток популяцій цих організмів в українській частині дельти спостерігався упродовж усього ХХ ст. і триває до теперішнього часу [34, 77, 78]. Наявність *H. invalida* у Нижньому Дунаї в межах Румунії та Болгарії також відома з даних гідробіологічних досліджень першої половини ХХ ст. [58, 64, 80, 87].

Втім існує значна різниця відносно можливостей розповсюдження *H. invalida* у басейні Дунаю (як Західного Європейського інвазійного коридору (ЗЄІК)), на відміну від умов, що сформувались у Дніпрі та Волзі упродовж створення на цих річках каскадів із численних великих водосховищ з початку другої половини ХХ ст. (1930—1970-ті роки).

На межі нижньої та середньої течії Дунаю на відстані близько 900 км від гирла існує лише одне велике водосховище в районі «Залізних воріт», створене наприкінці 1960-х років з гідроелектростанціями Джердап I та Джердап II [15]. Тобто до цього періоду не існувало штучних перепон для анадромних міграцій водних організмів по Дунаю. Так, перед порожиство-скельним звуженням русла Дунаю «Залізні Ворота» у глибокому плесі ще в 1940 р. зафіксовано поселення ПК ракоподібних та *H. invalida* з надзвичайно високою чисельністю — до 10 000 екз/м² [58, 86]. У Середньому Дунаї вище Джердапського водосховища на сербській ділянці річки популяції *H. invalida* були зареєстровані у 1971 р. у результаті ретельних досліджень на 20 розрізах [101]. Крім того, цю поліхету також було виявлено у гирлових зонах приток Дунаю — Сава і Тиса (див. табл.). Вище за течією у хорватській ділянці Дунаю, а також у р. Драва *H. invalida* знайдено у 2018 р. [97].

У Верхньому Дунаї в межах Австрії та Німеччини *H. invalida* виявлено на початку 1960-х років [74, 98] на ділянці 2070—2208 км від гирла в типових для гірських річок кам'янисто-гравійних біотопах. Тобто навіть за несприятливих умов для такого малорухливого бентосного організму, як *H. invalida* (значна каламутність води, велика швидкість течії, рухливість донних відкладів), ця поліхета мешкала в Дунаї на дуже великій відстані від нативного ареалу, що, на нашу думку, не можна пояснити анадромною міграцією із пониззя річки.

У літературних джерелах інформації щодо заходів з інтродукції ПК безхребетних на ділянках Середнього й Верхнього Дунаю нами не знайдено. Таким чином, усі факти розповсюдження ПК організмів, зокрема *H. invalida*, упродовж ХХ — початку ХХІ ст. по річці Дунай слід оцінювати як класичний процес інвазії — явища, що відбувається *без цілеспрямованої участі людини*.

Аналіз розповсюдження *H. invalida* у Дунаї свідчить (див. таблицю), що перші знахідки відбулися у дельті та його нижній течії наприкінці ХІХ та в першій половині ХХ ст. Пізніше існування популяцій поліхети зареєстровано у Середньому та Верхньому Дунаї, а в останні 10—15 років —

у річках басейнів Балтійського та Північного морів, пов'язаних між собою мережею каналів та Дунаєм. Є думка [60], що саме Дунай як функціонуючий інвазійний коридор є джерелом більшості видів ПК безхребетних, серед інших і *H. invalida*, які розповсюдилися в цих річках Європи. Ця думка є достатньо переконливою, оскільки у верхній частині СЄІК існувала дуже невелика кількість ПК видів, виключаючи і *H. invalida* [4]. Крім того, три гілки ЦЄІК поступово припинили своє функціонування на початку і в середині ХХ ст. У складі біоти цих водних об'єктів також була незначна кількість ПК видів безхребетних і також без *H. invalida* [85].

Річки та канали Центральної та Західної Європи, пов'язані з Дунаєм. Переважна більшість складових водної мережі Центральної та Західної Європи (ЦЗЄ) вже багато десятиліть виконує логістичні функції, що сприяє водообміну між її елементами і розповсюдженню з водними масами та через транспортні засоби гідробіонтів на різних стадіях розвитку в нові локалітети [60, 67, 76, 81, 91, 95—97, 101].

У східному напрямку Дунай у наш час пов'язаний із Віслою низкою річок у такій послідовності: Дунай — Морава — Ельба — Одер — Вісла; річки ж пов'язані між собою каналами та озерами. Важливо, що канали в цій складній мережі були створені в різні роки, починаючи з 1881 р. (канал Одер — Шпрее), канали Вісла — Одер та Одер — Ельба — у 1914 р. [38, 69, 81]. Найвіддаленішою на схід у цьому ланцюгу, де вперше у 2010 р. було знайдено *H. invalida*, є Щецинська лагуна р. Одер у Балтійському морі [99]. На початку 2020 р. поліхету було знайдено й у верхній течії Одера [75]. Слід зазначити, що за даними раніше проведених досліджень у 1964 р., у Нижньому Одері в районі м. Франкфурт *H. invalida* ще не було зареєстровано [56].

З Одера *H. invalida* по каналу проникла у р. Шпрее [81] (див. таблицю). Далі на захід поліхету було знайдено в 2014 р. у районі чесько-німецького кордону поблизу м. Дечин у р. Ельба, де вона являє собою невелику гірську річку здебільшого з кам'янистим ґрунтом [91], хоча зазвичай ця поліхета віддає перевагу біотопам із мулистими донними відкладами. Автори припускають, що у верхів'я Ельби *H. invalida* потрапила по мережі каналів Дунай — Майн — Одер завдяки судноплавству. У середній течії Ельби *H. invalida* вперше було знайдено у 2007 р. [65].

У свою чергу, в р. Майн *H. invalida* потрапила з Дунаю по старовинному каналу, повторно відкритому для судноплавства у 1992 р. [60], де її було зареєстровано в 1996 р. [88]. По каналу Дунай — Майн — Рейн, який має дуже складну інженерну будову (довжина 171 км, 16 шлюзів, перепад висот 230—330 м над рівнем моря) [70], *H. invalida* потрапила у Рейн — найдовшу (1326 км) річку Німеччини басейну Північного моря. У Верхньому Рейні *H. invalida* було вперше знайдено в 1997 р. [94]. Важливим чинником, що міг сприяти проникненню *H. invalida* з Дунаю в Майн, а потім у Рейн, є технологічна необхідність постійного перекачування великих мас води з Дунаю в канал Дунай — Майн — Рейн [60]. Згідно з дослідженнями, проведеними у 2003 і 2004 рр., *H. invalida* виявилася розповсюдженим мешканцем Верхнього Рейну навіть на відстані 350—400 км від вито-

ку на ділянці між містами Маннгейм та Карлсруе. Популяції поліхети розвивались на кам'янистих та гравійних ґрунтах із максимальною чисельністю 116—165 екз/м² [59]. Нижче за течією, в районі Кельна поліхета утворює щільні популяції [76].

У Нижньому Рейні в межах Нідерландів поселення *H. invalida* відмічені у липні та серпні 1995 р. разом із популяціями ПК ракоподібних [73]. У р. Маас, пов'язаній каналом із Нижнім Рейном, популяції цієї поліхети були знайдені на території Бельгії наприкінці 1990-х рр. [96]. Вважається, що «катадромне» розповсюдження *H. invalida* за течією Рейна є наслідком міграції личинок поліхети у складі дрефту [76].

Окрім просування *H. invalida* на північ Європи спостерігається інвазія в західному напрямку, чому сприяє наявність щільної мережі каналів, значну частину яких побудовано ще в середині XIX ст. У 1834 р. введено до експлуатації судноплавний канал Рона — Рейн включно з р. Сона, який має довжину 236 км і 114 шлюзів (!). Втім у наші дні він використовується лише для водного туризму [71]. Верхня Рона має вигляд гірської річки із швидкою течією, а після злиття з р. Сона стає судноплавною. Вище м. Ліон *H. invalida* було знайдено у 1997 р. із чисельністю до 700 екз/м². Після витoku з Женевського озера (оз. Леман) Рона набуває гідроморфологічних ознак рівнинної річки басейну Середземного моря, що сприяло появи в 2000 р. *H. invalida* і в її естуарії [61].

У верхів'я р. Мозель — притоки Верхнього Рейну — *H. invalida* потрапила з Рейну і постійно входила до складу бентосу в 1994, 1996, 2000, 2001 рр. на чотирьох станціях (пунктах досліджень). У районі м. Мец чисельність поліхети коливалась від 400 до 11 000 екз/м² [61, 62]. Далі у західному напрямку води Рейну можуть потрапляти з р. Мозель у р. Марна по каналу довжиною 314 км із 178 шлюзами (глибина 2,6 м), який введено до експлуатації в 1853 р. [68]. Але навіть за таких складних гідротехнічних умов у середній частині Марни *H. invalida* було знайдено навесні 2001 р. У районі м. Жуєнвіль її чисельність досягала 8000 екз/м² [55].

Через бічне відгалуження каналу Мозель — Марна відбувається з'єднання Марни і, опосередковано, Рейну з водними шляхами басейну р. Сена, яка впадає до Атлантичного океану [68]. Внаслідок функціонування цього шляху в середній течії р. Сена в районі Парижа у 2000 р. було вперше зареєстровано поселення *H. invalida* [61].

У верхній течії річок Рона, Мозель, Сона й Марна поселення *H. invalida* трапляються у біотопах, що сформовані молюсками р. *Corbicula* та черепашками відмерлих особин [61]. У р. Дніпро та його водосховищах *H. invalida*, як вказувалось вище, є постійним компонентом ценозів молюсків р. *Dreissena* та нашарувань черепашок відмерлих особин, що може характеризувати *H. invalida* як пело-остракофільний вид.

Досить несподіваними були знахідки популяцій *H. invalida* в 2008 р. у р. Темза на території Великої Британії [66] та повторно — поблизу м. Хемптон, за 18 км вище Лондона, де вона має вигляд ріки з повільною течією [90]. Для цього виду потрібно було подолати таку складну морську перешкоду, як протока Ла Манш.

Можливі механізми розповсюдження *H. invalida*. У більшості цитованих у статті наукових публікацій головним чинником, що обумовлює розповсюдження ПК безхребетних по водній мережі ЦЗЄ, вважається водний транспорт, зокрема обростання корпусів суден та баластні води, без деталізації реалізації цих механізмів стосовно більшості видів макробезхребетних [60, 67, 81, 91, 96, 97, 101].

Безумовно, що розповсюдження прикріплених організмів, таких як *D. polymorpha* та *D. bugensis*, у вигляді обростань корпусів суден ефективно відбувається по водних шляхах Європи. До того ж ці молюски мають і планктонну личинку, яка з баластними водами потрапила до Північної Америки й зумовила широке розповсюдження цих дрейсенід на континенті лише за останні 20—30 років [79]. Значно складніше відбувається розселення бентосних організмів, зокрема представників інфауни, до яких належить *H. invalida*.

Важливою складовою у функціонуванні каналів, особливо з численними шлюзами та перепадом висот над рівнем моря, є періодичні цикли наповнення та спорожнення певних ділянок каналів. Європейські канали мають глибину лише 2,6—4,0 м, тому завдяки роботі потужних насосів у водні маси, що переміщуються на різні ділянки каналів, можуть потрапляти легкі фракції донних відкладів, де мешкають бентосні безхребетні, зокрема *H. invalida*. При багаторазовому повторенні цих дій упродовж десятків років неминуче відбувається переміщення таких гідробіонтів по гідросистемах у нові локалітети.

Важливо, що *H. invalida* мешкає в достатньо щільних мулових трубках, що може захистити ці тендітні організми від механічних пошкоджень при потраплянні у трубопроводи, устаткування з перекачки води у каналах. Але, на нашу думку, найбільш реальним варіантом розповсюдження *H. invalida* є перенос із водними масами, що перекачуються з однієї ділянки каналу до іншої, трубок поліхети. Вони містять багато десятків достатньо щільних яєць, більшість з яких може витримати перепад тиску в гідросистемах і при потраплянні в нові біотопи дати життя наступному поколінню *H. invalida*. Такої самої думки дотримуються дослідники розповсюдження ПК безхребетних у водній мережі ЦЗЄ [60, 61, 63, 76]. Вони звертають увагу на те, що, виходячи з яєць, личинки *H. invalida* полишають трубки і з потоком води як компоненти дрейфу можуть далеко переміщатися за руслом річки або по каналу. На ділянках водотоків із слабкою течією личинки осідають на дно і також утворюють нові популяції поліхети.

Окрім особливостей функціонування гідросистем каналів відносно механізмів розповсюдження гідробіонтів багато дослідників вказують на можливість їх перенесення у складі баластних вод транспортних суден. Цей механізм добре виконує функцію розповсюдження планктонних організмів та тих, зокрема бентосних та перифітонних, які мають у життєвому циклі планктонні стадії (дрейсеніди, уніоніди, хірономіди).

Необхідність періодичного закачування води у баластні ємності зумовлена забезпеченням відповідних габаритів суден по висоті для про-

ходження під численними низькими мостами, особливо для порожніх суден. При завантаженні плавзасобів, навпаки, необхідно видаляти значні об'єми баластної води. Нагадаємо, що більшість європейських каналів мають глибину до 4,0 м. За таких умов у баластні резервуари при закачуванні води неминуче потраплять самі поліхети, а також їхні личинки та яйця. При спорожненні ємностей певна частина цих «мігрантів» опиняється у нових гідроекосистемах. Вважаємо, що такий механізм потрапляння *H. invalida* з вод континентальної Європи до р. Темза у Великій Британії є найбільш вірогідним.

Щодо можливостей розповсюдження *H. invalida* у водній мережі Центральної та Західної Європи по СЄІК та ЦЄІК вже вказувалося, що у верхніх частинах цих коридорів, звідки потенційно могла потрапити ця поліхета, до 1990-х рр. її популяції були відсутні [4, 85]. Однак найперші дані щодо знахідок *H. invalida* у Верхньому Дунаї відносяться до початку 1930-х рр. [64] у межах Австрії та Німеччини, тобто на відстані близько 2200 км (!) від гирла річки — нативного ареалу поліхети. Таким чином, підкреслимо, що цілком аргументованим є припущення, що донором *H. invalida* у водні об'єкти цього регіону може бути ЗЄІК, пов'язаний численними каналами зі щільною річковою мережею Європи.

Проте дуже важко пояснити розповсюдження малорухливого бентосного організму *H. invalida* на таку значну відстань по руслу Дунаю за часом водного транспорту, який активно почав функціонувати лише з ХІХ ст. В останні роки при активізації гідробіологічних досліджень на малих водотоках ЦЗЄ *H. invalida* було знайдено у невеликих, переважно гірського типу річках, де відсутній водний транспорт, крім рекреаційного. Це Горинь, Тиса, Прут, Сірет, Бальтазул [3, 54] і річки Динарсько-Альпійського гірського масиву (Драва, Сава) [97, 100, 101]. Такі знахідки, на нашу думку, також можна віднести до категорії «несподіваних».

З огляду на ці факти, заслуговує уваги альтернативна гіпотеза відносно джерел розповсюдження *H. invalida* у водній мережі Європи, зокрема щодо її знахідок на гірських та передгірських ділянках річок. Є припущення, що ці популяції становлять собою рецентні залишки поселень поліхети, які сформувалися у середній та верхній частинах Пра-Дунаю в період високого стояння морських вод [27] під час геоморфологічних та палеокліматичних трансформацій гідрографічної мережі на просторах Центральної Європи на початку епохи голоцену [12, 13, 33, 48, 54, 63]. Ця гіпотеза була сформульована науковцями різних країн і в різний час, що надає їй суттєвої вірогідності [33, 63]. Вона базується на палеогідрографічних аспектах розвитку цієї мережі у міжльодовикові та в останній післяльодовиковий періоди і пов'язана з істотними коливаннями рівня води у морських водоймах півдня Європи, зміною їхньої конфігурації та динамікою ступеня мінералізації. Саме за таких умов могли виникнути відокремлені комплекси популяцій солонуватоводних та евригалінних безхребетних, які в наш час отримали назву «понто-каспійські» організми. Рецентні популяції цих гідробіонтів могли залишитися у деяких водних об'єктах гірських та передгірських систем Альп та Карпат. Наве-

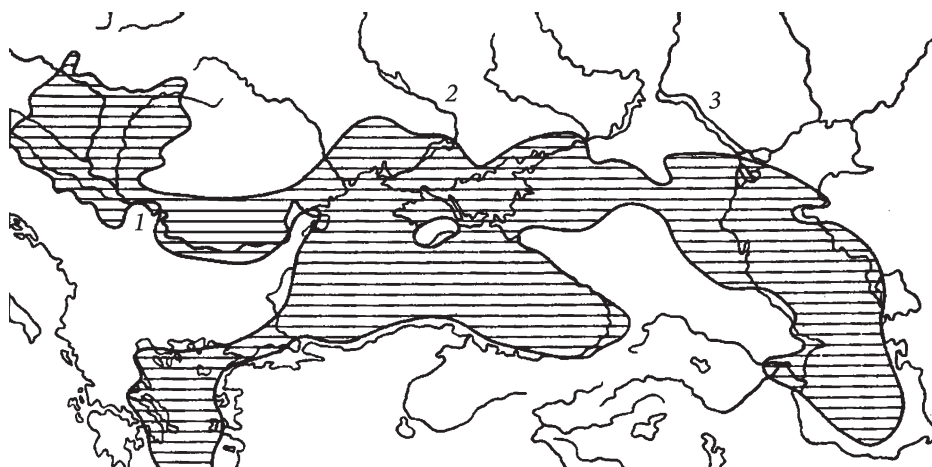


Рис. 1. Ранньопонтійське озеро-море за [52]: 1 — р. Дунай, 2 — р. Дніпро, 3 — р. Волга

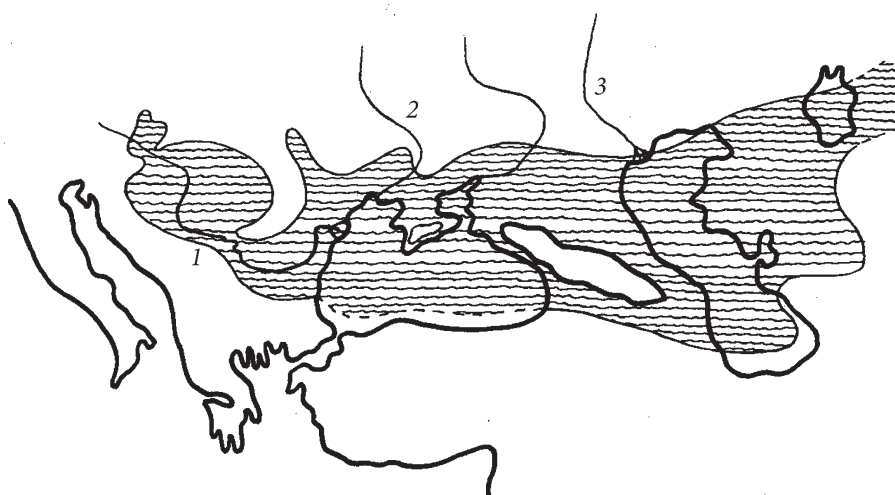


Рис. 2. Арало-каспійсько-понтійсько-паннонське море-озеро у міоцені за [57]

дені схеми (рис. 1, 2) змін вигляду морських і солонуватоводних екосистем Європи у післяльодовиковий період [52, 57] свідчать про реальну можливість формування та подальшого існування таких водних біогеографічних «анклавів». Як видно з рисунку 1, найбільший за масштабами залишковий «анклав» сформувався на ділянці Середнього та Верхнього Пра-Дунаю. Щодо можливості поширення солонуватоводних безхребетних у річища майбутніх Волги, Дніпра та Дунаю після останнього льодовикового періоду свідчать палеонтологічні знахідки черепашок *D. polymorpha* на території Європи [1, 2, 8, 33, 37, 48]. У такому випадку у верхів'я Дунаю, крім дрейсени, могли потрапити й інші солонуватоводні організми, зокрема *H. invalida*, але рештки яких, на відміну від черепашок

дрейсен, просто не могли зберегтися у геологічних структурах упродовж багатьох тисячоліть [63].

За умов активного розвитку штучних водних шляхів у Європі впродовж XIX—XX ст., які поєднали басейни багатьох річок у щільну гідрографічну мережу, ці організми отримали змогу до поширення із «реліктових» помешкань і були знайдені, серед інших і *H. invalida*, після початку системних гідробіологічних досліджень на водних об'єктах ЦЗЄ, особливо активних на початку XXI ст. Додатковим аргументом на підтвердження обґрунтованості цієї гіпотези є знахідка у верхній течії карпатської р. Тиса (притока Дунаю) ПК гамариди *Stenogammarus compressus* G.O. Sars [28], яка й досі не зареєстрована у Середньому і Верхньому Дніпрі [42] і в Нижньому Дунаї [77].

Висновки

Наявність великої кількості публікацій в останні 10—20 років про знахідки поселень *H. invalida* по гідрогеографічній мережі Західної і Центральної Європи може бути пов'язана не стільки із явищем розповсюдження цієї поліхети, а й з великою увагою спільноти гідробіологів до самого феномену активного розповсюдження солонуватоводних макробезхребетних понто-каспійської фауни.

Поліхета *H. invalida* належить до групи гідробіонтів Понто-Каспійського фауністичного комплексу, які мешкають у водних об'єктах нативного (історичного) ареалу з рівнем солоності 0,2—10,0 ‰, що обумовлює доцільність відносити цей вид до солонуватоводних або евригалінних організмів, а не до прісноводних, як вказується у деяких публікаціях, наведених у списку використаної літератури.

У нативних ареалах *H. invalida* належить до групи пелофільних організмів, рідше — до пелопсамофільних та пелоконхіофільних, утворюючи багаточисельні популяції за умов слабкої проточності (0,1—0,3 м/с) при рівні солоності 0,2—5,0 ‰. У публікаціях останніх 10—20 років про знахідки поліхети у великих і малих річках ЦЗЄ вказується, що вона трапляється на піщано-гравійних ґрунтах навіть з великим камінням за швидкості течії інколи більше 1 м/с у воді з мінералізацією до 0,2 ‰. Ці факти свідчать про надзвичайно широку екологічну «пластичність» *H. invalida*, що значною мірою обумовлює її здатність до освоєння нових водних об'єктів.

Помічено, що як інвайдер *H. invalida* швидко освоює й досягає значної чисельності у новостворених біотопах після днопоглиблення акваторій водойм, як це спостерігалось на Верхньому Дніпрі, Канівському та Кременчуцькому водосховищах. У «молодих» водосховищах виникає тимчасовий «спалах» чисельності *H. invalida*, що дещо знижується в наступні роки.

Більшість нових знахідок *H. invalida* у водній мережі Західної і Центральної Європи виявлено в Середньому і Верхньому Дунаї, а також в інших річках Європи, пов'язаних із ним численними каналами. Деякі науковці джерелами поширення понто-каспійських організмів, зокрема

H. invalida, у ці водні об'єкти вважають функціонування трьох європейських інвазійних коридорів: Східного (Волзького), Центрального (Дніпровського) та Західного (Дунайського).

Проникнення *H. invalida* з басейну СЄІК у водну мережу Західної і Центральної Європи було неможливим, оскільки перші знахідки цієї поліхети у Рибінському водосховищі, яке становить собою нижчу ділянку штучної частини Волго-Балтійського транспортного шляху, відбулися лише у 1994 р.

Розселення *H. invalida* з басейну ЦЄІК у водну мережу Західної і Центральної Європи також маловірогідно, оскільки канали, що поєднують басейн Верхнього Дніпра та р. Вісла, припинили своє функціонування на початку і в середині ХХ ст., а на межі Середнього та Верхнього Дніпра та його притоках *H. invalida* була знайдена лише у 1990-х роках. Знахідки *H. invalida* у р. Ельба — найбільш східної за географічним положенням річки Центральної Європи — лише з 2014 р. є ще одним з переконливих доказів, що на захід ця поліхета не могла потрапити зі сходу, зокрема із систем ЦЄІК.

Розповсюдження *H. invalida* у водній мережі ЦЗЄ, найбільш вірогідно, пов'язане із розселенням цієї поліхети з річища Дунаю як ЗЄІК, що виконує функцію розповсюдження інших ПК безхребетних.

У Нижньому Дунаї, який становить собою нативний (історичний) ареал понто-каспійської фауни, поселення *H. invalida* відомі з початку ХХ ст. У Середньому та Верхньому Дунаї популяції поліхети виявлені у результаті гідробіологічних досліджень, починаючи з 1930-х років.

Як відомо, *H. invalida* не має функціональних засобів до активної міграції і може розселитися лише пасивно. Першим варіантом такого механізму може бути розповсюдження за умов течії личинок поліхети, що вилупилися з яєць і залишили трубки, де мешкає материнська особина поліхети. Залежно від швидкості течії личинки можуть переноситися на більш-менш значні відстані і після осідання на дно утворювати популяції у нових оселищах.

Отже, поява популяцій *H. invalida* у водній мережі ЦЗЄ пов'язана лише з пасивним розповсюдженням цього організму, оскільки інтродукції цієї поліхети у Середній і Верхній Дунай ніколи не проводились.

Людина може дієво сприяти розповсюдженню *H. invalida* як у річках, так і по численних каналах Європи за наявності поліхети у складі баластних вод, які багаторазово наповнюються та скидаються при проходженні суднами під мостами та по численним шлюзовим камерам каналів. Крім того, переміщення великих обсягів водних мас, нерідко збурених із донними відкладами, також може сприяти переміщенню *H. invalida* на різних стадіях розвитку по трасах каналів.

Підтвердженням реалізації такого механізму є знахідки *H. invalida* в притоках Середнього і Верхнього Дунаю та в гідрологічно пов'язаних з ним річках, таких як Одер, Майн, Ельба, Рейн, Рона, Сена та ін., з кінця ХХ ст. і особливо багаточисельні — з початку ХХІ ст. Виявлення поселень *H. invalida* на різних ділянках великих річок (верхів'я або пониззя) у різні

строки може бути обумовлено не тільки фактом розповсюдження поліхети, але й дискретністю проведення гідробіологічних досліджень у часі.

Заслуговує уваги альтернативна версія щодо джерел розповсюдження *H. invalida* у водній мережі Європи. Вона базується на палеогідрографічних аспектах розвитку цієї мережі у міжльодовикові та останній післяльодовиковий період і пов'язана з істотними коливаннями рівня води у морських акваторіях півдня Європи. Саме за таких умов сформувалися можливості для виникнення відокремлених популяцій безхребетних, які в наш час отримали назву «понтно-каспійські». Їхні рецентні популяції могли залишитись у деяких водних об'єктах гірських та передгірських територій Європи. В процесі активного розвитку штучних водних шляхів у Європі впродовж XIX—XX ст. ці організми мали змогу до поширення і були знайдені, серед інших і *H. invalida*, після активних гідробіологічних досліджень. Цю гіпотезу було сформульовано і підтримано рядом науковців, вона має палеогеологічне підґрунтя, що обумовлює її актуальність.

В екосистемах Дніпра та Волги інвазія *H. invalida* мала анадромний характер від нативних ареалів у пониззях цих річок до верхніх частин. У річках басейнів Північного і Середземного морів, а також Атлантичного океану спостерігається катадромне розповсюдження цієї поліхети з осередків у верхній частині басейну Дунаю. Цей процес є вагомим аргументом на користь гіпотези відносно «реліктової» природи інвазії *H. invalida* у водні об'єкти Центральної та Західної Європи.

У зв'язку з посиленням уваги дослідників-гідробіологів до явища інвазії гідробіонтів, особливо представників ПК фауністичного комплексу, у внутрішні води Європи та Північної Америки, слід очікувати появи інформації про знахідки *H. invalida*, а також нових ПК видів у різноманітних водних об'єктах, особливо малодосліджених і зовсім не досліджених в аспекті гідробіології.

Список використаної літератури

1. Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissenidae Евразии. *Тр. СПб общ-ва естествоиспытателей, отд. геологии и минералогии*. 1897. Т. 25. С. 1—683.
2. Андрусов Н.И. Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. *Изв. Рос. АН. Сер. 6*. 1918. Т. 12, № 8. С. 749—760.
3. Афанасьев С.О. Структура біотичних угруповань та оцінка екологічного статусу річок басейну Тиси. Київ : Інфодрук, 2006. 101 с.
4. Баканов А.И. База данных «Freshwater invasion» (Инвазии в пресных водах). Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Изд-во «Наука ДНЦ», 2010. С. 467—473.
5. Белинг Д.Е. Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения реки Днепра. *Тр. Всеукр. гос. Черномор.-Азов. науч.-промышл. опыт. ст.* Херсон, 1925. Т. 1. С. 1—72.
6. Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. *Тр. Волж. биол. ст.* Саратов, 1924. № 2. 398 с.
7. Березинська водна система: https://uk.wikipedia.org/wiki/Березинська_водна_система

8. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
9. Вишневський В.І. Гідролого-гідрохімічний режим дніпровських водосховищ. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 2. С. 103—120.
10. Волго-Балтийский водный путь: <https://www.locman.net/volgobalt>
11. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ / отв. ред. М.А. Шевченко. Киев : Наук. думка, 1989. 216 с.
12. Голоцен: <https://uk.wikipedia.org/wiki/голоцен>
13. Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев : Штиинца, 1980. 223 с.
14. Державин А.Н. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. *Тр. Ихтиол. лаб. упр. Касп.-Волж. рыбн. и тюленевых промыслов.* 1912. Т. 2, вып. 5. С. 1—44.
15. Джердапское водохранилище: [https://ru.wikipedia.org/wiki/Джердапское водохранилище](https://ru.wikipedia.org/wiki/Джердапское_водохранилище)
16. Дзюбан Н.А., Слободчиков Н.Б. *Hyrapia invalida* (Grube, 1860) в волжских водохранилищах и гидробиологический мониторинг. *Гидробиол. журн.* 1980. Т. 16, № 5. С. 56—59.
17. Дніпровсько-Бузький канал: [https://uk.wikipedia.org/wiki/Дніпровсько-Бузький канал](https://uk.wikipedia.org/wiki/Дніпровсько-Бузький_канал)
18. Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера, водохранилища СССР. Их фауна и флора. Москва : Гос. учебно-пед. изд-во, 1961. 597 с.
19. Жукинський В.Н., Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщение 1. Водные беспозвоночные. *Гидробиол. журн.* 2006. Т. 42, № 6. С. 58—69.
20. Журавель П.А. О фауне лиманного комплекса Днепровского водохранилища после его восстановления. *Вестн. Днепропетр. НИИ гидробиологии.* 1955. Т. 11. С. 121—145.
21. Журавель П.О. Про стан деяких представників фауни Mollusca та Crustacea у водосховищі Дніпрогесу. *Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст.* 1937. Т. 2. С. 149—160.
22. Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра. *Гидробиол. журн.* 1998. Т. 34, № 4. С. 88—96.
23. Зимбалевская Л.Н., Сергеев А.И., Плигин Ю.В., Емельянова Л.В. Современное состояние акклиматизированных беспозвоночных в водохранилищах Днепра. Итоги и перспективы акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР : тез. докл. (Махачкала, 23—25 сент. 1980 г.). Москва : Б. и., 1980. С. 50—52.
24. Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах. Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Ленинград : ГосНИОРХ, 1968. С. 7—29.
25. Каховське водоймище. Гідробіологічний нарис / Відп. ред. Я.Я. Цееб. Київ : Наук. думка, 1964. 304 с.
26. Крендовский М.Е. Исследования Бутского, Днепровского и других лиманов. *Тр. общ-ва естествоиспытателей природы при Харьков. ун-те.* 1885. Т. 18, № 1. С. 49—200.
27. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Ленинград : Наука, 1972. 548 с.
28. Ляшенко А.В., Силаева А.А. Донная макрофауна Тисы и ее притоков. Рук. деп. в ВИНТИ 25.6 92 г. № 2062—В92. Ред. Гидробиол. журн. Киев. 36 с.
29. Марковский Ю.М. Результаты работы Института гидробиологии Академии наук УССР по переселению некоторых кормовых беспозвоночных. *Тр. совещ. по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных.* Москва ; Ленинград, 1954. Вып. 3. С. 151—158.
30. Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепровско-Бутский лиман. Киев : Изд-во АН УССР, 1954 а. — 207 с.

31. Марковский Ю.М., Зеров К.К. Гидробиологический очерк среднего Днепра и прогноз биологического режима Кременчугского водохранилища. *Вопр. ихтиологии*. Москва : Изд-во АН СССР, 1955. Вып. 5. С. 150—162.
32. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.
33. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
34. Мороз Т.Г. Макрозообентос лиманов и низовьев рек Северо-Западного Причерноморья. Киев : Наук. думка, 1993. 188 с.
35. Мороз М.Д., Ліпінська Т.П. Аборигенні та чужорідні види макрозообентосу водотоків білоруської частини Центрального Європейського інвазивного коридору. *Гідробиол. журн.* 2020. Т. 56, № 2. С. 18—31.
36. Николаев И.И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов. Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах. *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. 1985. Вып. 232. С. 81—89.
37. Новский В.А. Находка *Dreissena polymorpha* в четвертичных слоях Рыбинского района Ярославской области. *Бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР*. 1960. № 8—9. С. 28—29.
38. Одра: <https://uk.wikipedia.org>
39. Оливари Г.А. Донное животное население Нижнего Днепра. Прогноз биологического режима Каховского водохранилища и низовьев Днепра. Киев : Изд-во АН УССР, 1953. С. 70—87.
40. Остроумов А.А. О гидробиологических исследованиях в устьях южнорусских рек в 1896 году. *Изв. Имп. Акад. наук*. 1897. Т. 6, № 4. С. 343—362.
41. Плигин Ю.В. Беспозвоночные Каспийского комплекса в бентосе днепровских водохранилищ. Гидробиологические исследования пресных вод. Киев : Наук. думка, 1985. С. 43—50.
42. Плигин Ю.В. Полихеты понто-каспийского комплекса в бентосе водохранилищ Днепра. *Природничий альманах. Сер.: Біологічні науки*. Херсон : ПП Вишемирський, 2006. Вип. 8. С. 185—191.
43. Плигин Ю.В., Матчинская С.Ф. Макрозообентос. Гидроэкологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС. Киев : Наук. думка, 1992. С. 116—123.
44. Романенко В.Д. Дніпровські водосховища, їхнє значення та проблеми. *Гідробиол. журн.* 2018. Т. 54, № 1. С. 3—12.
45. Семенченко В.П., Сон М.О., Новицкий Р.А. и др. Чужеродные макробеспозвоночные и рыбы в бассейне реки Днепр. *Росс. журн. биол. инвазий*. 2014. № 4. С. 76—96.
46. Совинский В.К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции. Киев, 1902. 216 с.
47. Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса : Друк, 2007. 132 с.
48. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград : Наука, 1970. 372 с.
49. Цееб Я.Я., Оливари Г.А., Гусынская С.Л. Кормовая база рыб Каховского и Кременчугского водохранилищ и возможности рыбохозяйственного использования их мелководий. Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев: Наук. думка, 1967. С. 365—386.
50. Шерстюк В.В., Северенчук Н.С. Беспозвоночные как кормовые объекты рыб. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1989. С. 117—135.
51. Щербина Г.Х. Автоакклиматизация каспийской полихеты *Hypurnia invalida* в бассейне Верхней Волги. *Зоол. журн.* 2001. Т. 80, № 3. С. 278—284.

52. Эберзин А.Г. О происхождении плиоценовых родов кардиид в Эвксинском бассейне. *Тр. Палентол. ин-та АН СССР*. Т. 20. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1949. С. 209—232.
53. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Полихета *Hypania invalida* (Polychaeta: Ampharetidae) в Куйбышевском водохранилище: распределение, размерно-весовые характеристики. *Росс. журн. биол. инвазий*. 2010. № 1. С. 44—55.
54. Afanasyev S.A. Forming of hydrobiota of the river systems in the territory of Ukraine in view of history of hydrographic. *Hydrobiol. J.* 2015. Vol. 51, N 1. P. 3—12.
55. Akopian M., Garnier J., Usello-Polatera P. Invasive species impact on the macroinvertebrate community in the Lower Marne River. XXIX Congress Lahti Finland 8—14 august 2004: Book of Abstracts. 2004. P. 334.
56. Albrecht M.-L. Auswirkungen von Regulierungen der unteren Oder auf die Bodenbesiedlung. *Limnologische berichte der X Jubiläumstagung Donauforschung*. Bulgarien, 10—20 october 1966. Sofia, 1968. S. 397—401.
57. An der Lan H. Tiergeographie der Donau. *Limnologie der Donau*. L. 3. Stuttgart, 1967. S. 316—326.
58. B cesku M. Quelques observations sur la faune benthonique du defile roumain du Danube: son importance zoogéographique et pratique. *Ann. Sci. Univ. Jassy*. 1948. Vol. 31, N 2. P. 240—253.
59. Bernauer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions*. 2006. Vol. 1, N 2. P. 55—71.
60. Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 59. P. 1159—1174.
61. Devin S., Akopian M., Fruget J.-F. et al. Premières observations écologiques dans les hydrosystèmes français du polychète d'eau douce *Hypania invalida* introduit en Europe occidentale. *Vie et Milieu-Life and Environment*. 2006. Vol. 56, N. 3. P. 247—254.
62. Devin S., Beisel J.N., Usseglio-Polatera P., Moreteau J.-C. Changes in functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River. *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 542, N 1. P. 113—120.
63. Devin S., Bollache L., Noël P.-G., Beisel J.-N. Patterns of biological invasions in French freshwater systems by nonindigenous macroinvertebrates. *Ibid.* 2005. Vol. 551. P. 137—146.
64. Dudich E. Systematisches Verzeichnis der Tierwelt der Donau, mit einer zusammenfassenden Erläuterung. *Limnologie der Donau*. L. 3. Stuttgart, 1967. S. 4—69.
65. Eggers T.O., Anlauf A. *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) in der Mittleren Elbe. *Lauterbornia*. 2008. Vol. 62. P. 11—13.
66. Gallardo B., Aldridge D.C. Review of the ecological impact and invasion potential of Ponto Caspian invaders in Great Britain. Cambridge Environmental Consulting, 2013. 121 p.
67. Gollasch S., Nehring S. National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquatic Invasions*. 2006. Vol. 1, N 4. P. 245—269.
68. https://fr.wikipedia.org/wiki/Canal_de_la_Marne_au_Rhin
69. <https://ogeo.info/reki/elba>
70. https://uk.wikipedia.org/wiki/Канал_Рейн_Майн_Дунай
71. [https://uk.wikipedia.org/wiki/Пона_-_Рейн_\(канал\)](https://uk.wikipedia.org/wiki/Пона_-_Рейн_(канал))
72. <https://www.sb.by/articles/skolzyashchie-po-volnam.html>
73. Klink A.G., bij de Vaate A. *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) in the Lower Rhine — new to the Dutch fauna. *Lauterbornia*. 1996. Vol. 25. P. 57—60.
74. Kothé P. *Hypania invalida* (Polychaeta Sedentaria) und *Jaera sarsi* (Isopoda) erstmals in der deutschen Donau. *Arch. Hydrobiol.* 1968. Vol. 34. P. 88—114.

75. Krodkiewska M., Cebulska K., ukasz Gajda Ł., Swiątek P. Distribution of the invasive polychaete *Hypania invalida* (Grube, 1860) against the background of the benthic fauna in the upper Oder River catchment (Poland). *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2024. Vol. 425, N 2. P. 1—12.
76. Kureck A., Schulz B., Kniggendorf L., Norf H. The ponto-caspian polychaete *Hypania invalida*, a successful invader of European rivers. XXIX Congress Lahti Finland 8—14 august 2004: Book of Abstracts. 2004. P. 334.
77. Liashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Species richness of benthic invertebrates in the Lower Reaches of the Danube River in Ukraine and Romania. *Hydrobiol. J.* 2020. Vol. 56, N 6. P. 3—19.
78. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova Ye.Ye., Makovskiy V.V., Sanzhak Yu.O. Modern state of the Ponto-Caspian complex of the macrofauna of invertebrates in the Lower Reaches of the Danube River within the territory of Ukraine. *Ibid.* 2012. Vol. 48, N 4. P. 18—27.
79. Mills E., Rosenberg G., Spidle A. et al. A Review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America. *Amer. Zool.* 1996. Vol. 36, N 3. P. 271—286.
80. Motas C., Bacescu M. *Hypania invalida* (Grube) et *Hypaniola kowalewskii* (Grimm) en Roumanie. *Ann. Sci. Univ. Jassy.* 1938. Vol. 24, N 20. P. 337—345.
81. Müller R., Hendrich L., Klima M., Kopp J.H.E. Das Makrozoobenthos des Oder-Spree-Kanals und der Fürstenwalder Spree in Brandenburg. *Lauterbornia.* 2006. Vol. 56. P. 141—154.
82. Pligin Yu.V., Matchinskaya S.F. New data on the expansion of the area of distribution of brackishwater invertebrates in the Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J.* 2002. Vol. 38, N 6. P. 3—7.
83. Pligin Yu.V., Matchinskaya S.F., Zheleznyak N.I., Linchuk M.I. Long-term distribution of alien species of macroinvertebrates in the ecosystems of the Dnieper reservoirs. *Ibid.* 2014. Vol. 50, N 2. P. 3—17.
84. Pligin Yu.V., Yemel yanova L.V. Acclimatization of caspian invertebrates in Dnieper reservoirs. *Ibid.* 1989. Vol. 25, N 1. P. 1—9.
85. Pligin Yu.V., Zheleznyak N.I. Spread of Ponto-Caspian macro-invertebrates along the european invasion corridors: preconditions, consequences, prospects. *Ibid.* 2024. Vol. 60, N 2. P. 24—38.
86. Popescu-Marinescu V. Les populations d'*Hypania invalida* (Grube) dans la region Portile de Fier, avant et après la création du lac d'accumulation. *Revue Roumaine de Biologie, Série Biologia Animale.* 1992. Vol. 37. P. 131—139.
87. Russev B., Marinov T. The fauna of polychaetes and leeches in the Bulgarian Danube sector. *Izv. Zool. Inst.* 1964. Vol. 15. P. 191—197.
88. Schmidt W.-D., Kaiser I., Schuller I. Zwei Neuankömmlinge aus der Donau — *Hypania invalida* (Polychaeta) und *Jaera istri* (Isopoda) — haben den ganzen Main besiedelt. *Lauterbornia.* 1998. Vol. 33. P. 121—123.
89. Semenchenko V.P., Rizevski V.K., Mastitsky S.E. et al. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus. *Aquatic Invasions.* 2009. Vol. 4, N 2. P. 337—347.
90. Sibley P., Ferreira M., Innes C. First record of the Ponto-Caspian amphipod *Chelicorophium robustum* (G.O. Sars, 1895) in Great Britain with notes on the method of collection. *Bioinvasions Records.* 2022. Vol. 11, N 3. P. 758—765.
91. Straka M., Špaček J., Pařil P. First record of the invasive polychaete *Hypania invalida* (Grube, 1860) in the Czech Republic. *Ibid.* 2015. Vol. 4, N 2. P. 87—90.
92. Tischikov G.M., Tischikov I.G. Taxonomic composition of macrozoobenthic communities in the Zapadniy Bug and Narev rivers' basins. Proceed. of the 7th National sci. conf. «Use of the rivers Narev and Bug in the context of sustainable development». Warsaw-Debe. 2005. P. 175—191.

93. Tittizer T. Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den europäischen Wasserstrassen, erläutert am Beispiel des Main-Donau-Kanals. *Schriftenreihe des Bundesamtes für Wasserwirtschaft*. 1997. Vol. 4. S. 113—134.
94. Tittizer T. Neozoen in mitteleuropäischen Gewässern, Rundgespräche der Kommission für Ökologie. 2001. Bd. 22 «Gebietsfremde Arten, die Ökologie und der Naturschutz», Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München. S. 59—74.
95. Tittizer T., Schöll F., Banning M. et al. Aquatische Neozoen im Makrozoobenthos der Binnenwasserstrassen Deutschlands. *Lauterbornia*. 2000. N 39. S. 1—72.
96. Van den Bossche J.-P., Chérot F., Delooz E. et al. First record of the Pontocaspian invader *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) in the River Meuse (Belgium). *Belgian Journal of Zoology*. 2001. Vol. 131, N 2. P. 183—185.
97. Vučković N., Pozojević I., Urbanić G., Mihaljević Z. New evidence supporting upstream pathways of *Hypania invalida* (Grube, 1860) invasion. *Bioinvasions*. 2021. Vol. 10, N 3. P. 589—597.
98. Weber E. Süßwasserpolychaeten in der österreichischen Donau. *Arch. Hydrobiol. Suppl. Donauforschung*. 1964. Vol. 27 S. 381—385.
99. Woźniczka A., Gromisz C., Wolnomiejski N. *Hypania invalida* (Grube, 1960), a polychaete species new for the southern Baltic estuarine area: the Szczecin Lagoon and the River Odra mouth. *Aquatic Invasions*. 2011. Vol. 6, N 1. P. 39—46.
100. Žganec K., Lajtner J., Čuk R. et al. Maguire I. Alien macroinvertebrates in Croatian freshwaters. *Aquatic Invasions*. 2020. Vol. 15, N 4. P. 593—615.
101. Zorić K., Jakovčev-Todorović D., Dikanović V. et al. Distribution of the Ponto-Caspian polychaeta *Hypania invalida* (Grube, 1860) in inland waters of Serbia. *Aquatic Invasions*. 2011. Vol. 6, N 1. P. 33—38.

Надійшла 9.12.2024

Yu. V. Pligin, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine,
e-mail: ecovod.igb@gmail.com
ORCID 0009-0004-3840-8674

N.I. Zheleznyak, engineer
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
ORCID 0009-0003-8133-3199

PONTO-CASPIAN POLYCHAETA *HYPANIA INVALIDA* (GRUBE, 1860)
(POLYCHAETA, AMPHARETIDAE) IN THE INLAND WATERS OF EUROPE:
MODERN DISTRIBUTION AND HYPOTHESIS OF PALEOREFUGIUMS

The paper considers the state of research on the distribution of the invasive brackish-water Ponto-Caspian species of polychaete *Hypania invalida* (Grube, 1860) in water bodies of Europe. In the native (historical) area covering the lower reaches of the Danube, Dniro and Volga rivers, populations of this polychaete are known from hydrobiological studies of the late 19th and early 20th centuries. The main biotopes of its localization are deposits of gray silt, silty sand, silt with impurities of mollusk shells. After the creation of cascades of reservoirs on the Dnieper and Volga, against the background of increased mineralization of water masses, in the 1970s and 1980s, the dispersal of *H. invalida* from below in the middle section of these rivers was recorded.

In the middle and upper reaches of the Danube, settlements of *H. invalida* have been known since the 1930s.

The article analyzes data on the findings of *H. invalida* populations in many rivers and canals of Central and Western Europe, especially numerous - from publications of the be-

ginning of the 21st century. Most scientists believe that the polychaetes dispersal is facilitated by active logistics in the water network of the region.

The paper considers the hypothesis of *H. invalida* dispersal in the internal waters of Central and Western Europe from relict sites in the upper reaches of the PraDanube, which were formed at the end of the Holocene epoch 11—13 thousand years ago after the salinity of the waters of the Pontic (Ancient Black Sea) basin had increased significantly and the oligo- and mesohaline invertebrates species migrated to the upper reaches of the river.

Keywords: *Hypania invalida*, invasion, rivers and canals of Europe, dispersal mechanisms, history of European hydrography.