

ISSN 1996–1499

2017 №1



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

Редакционная коллегия

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

Тематика журнала

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

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

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

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

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

Индексирование журнала – SCOPUS, РИНЦ, Google Scholar, Academic OneFile,
Summon by Serial Solutions, OCLC, CAB International, Global Health

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

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

E-mail: invasjour@sevin.ru

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

Содержание

<i>Ермолаев И.В., Рублёва Е.А.</i> ИСТОРИЯ, СКОРОСТЬ И ФАКТОРЫ ИНВАЗИИ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ <i>PHYLLONORYCTER ISSIKII</i> (KUMATA, 1963) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В ЕВРАЗИИ	2
<i>Касьян В.В.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ КОПЕПОДЫ <i>PSEUDODIARTOMUS INOPINUS</i> BURCKHARDT, 1913 В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ	20
<i>Мартынов В.В., Никулина Т.В.</i> ВСПЫШКА ЧИСЛЕННОСТИ ИЛЬМОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА-ЗИГЗАГА (<i>APROCEROS LEUCOPODA</i> (TAKEUCHI, 1939): HYMENOPTERA: ARGIDAE) В СЕВЕРНОМ ПРИАЗОВЬЕ	25
<i>Орлова-Беньковская М.Я.</i> ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНВАЗИОННОГО ПРОЦЕССА У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	35
<i>Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С.</i> ИНВАЗИОННЫЕ И ПОТЕНЦИАЛЬНО ИНВАЗИОННЫЕ РАСТЕНИЯ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ	57
<i>Симакова У.В., Залота А.К., Спиридонов В.А.</i> ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЧУЖЕРОДНОГО СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОГО КРАБА <i>RHITHROPARANOPEUS HARRISII</i> (GOULD, 1841) В ВОДАХ ЧЕРНОМОРСКО- КАСПИЙСКОГО РЕГИОНА	70
<i>Стесько А.В., Манушин И.Е.</i> О РАСПРОСТРАНЕНИИ КАМЧАТСКОГО КРАБА В ГОРЛЕ БЕЛОГО МОРЯ	83

ИСТОРИЯ, СКОРОСТЬ И ФАКТОРЫ ИНВАЗИИ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ *PHYLLONORYCTER ISSIKII* (KUMATA, 1963) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В ЕВРАЗИИ

© 2016 Ермолаев И.В.^{1,2}, Рублёва Е.А.¹

¹ ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»,

² Тобольская комплексная научная станция УрО РАН

e-mail: ermolaev-i@udm.net

Поступила в редакцию 27.03.2016

Исследованы история, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963 (Lepidoptera, Gracillariidae) в Евразии. За 27 лет (с 1985 по 2011 г.) площадь ареала минёра в Европе и Западной Сибири составила 4 086 000 км², или 60.4% от всей площади ареала аборигенных видов рода *Tilia*. Показано, что в условиях Западной Евразии минёр проходит три фазы инвазии (появления, становления и распространения) за три года. Максимальные скорости инвазии (80–85 км в год) выявлены в направлении на запад и восток ареала-реципиента. Показано, что скорость инвазии моли замедляется на границе ареала дерева-хозяина. Высокая скорость инвазии липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* связана с рядом обстоятельств: широким распространением насаждений дерева-хозяина, отсутствием регулирующего влияния со стороны представителей третьего трофического уровня и прямых конкурентов минёра. Кроме того, этому способствует высокий репродукционный потенциал вида, особенность его расселения (анемохория) и возможность трансформации соотношения внутривидовых форм под влиянием плотности популяции.

Ключевые слова: липовая моль-пестрянка, *Phyllonorycter issikii*, липа, *Tilia*, история, скорость инвазии.

Введение

Экономическая глобализация способствует увеличению объёмов международной торговли и транснационального производства. Побочным эффектом этого являются биологические инвазии. Согласно современным представлениям [Vitousek et al., 1996; 1997], биологическую инвазию рассматривают как вторую по значимости после разрушения местообитаний угрозу для сохранения естественного биологического разнообразия.

В настоящее время известно 187 видов бабочек, расселяющихся в Европе [Lopez-Vaamonde et al., 2010]. При этом 90 видов являются аборигенными для этой части света. Инвазия этих видов связана с искусственным рас-

ширением ареала кормового растения. Другие 97 видов – экзотические виды, случайно интродуцированные человеком на новую территорию с потенциально пригодным кормовым объектом. Большинство экзотических видов попало в Европу во второй половине XX в. Для 78 видов из них установлено происхождение. При этом 28.9% являются выходцами из Азии. Африканское, североамериканское, австралийское и неотропическое происхождение имеют 21.6, 16.5, 7.2 и 5.2% видов, соответственно [Lopez-Vaamonde et al., 2010].

Цель настоящей работы – исследовать историю, скорость и факторы, способствующие инвазии липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в Евразии.

Материал и методика

Карты распространения липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* были сделаны в учебно-научной лаборатории геоинформационного картографирования Удмуртского государственного университета при помощи геоинформационной системы MapInfo Professional 12.5. При построении карты распространения ареала рода липы в Евразии были использованы следующие материалы: карта «Липа сердцевидная. *Tilia cordata* Mill.» [Атлас..., 1976], «Карта распределения *Tilia cordata*» и «Карта распределения *Tilia platyphyllos*» [Distribution..., 2009].

Особенности распространения вышедших из куколок бабочек липовой моли-пестрянки оценили 6–10 июля 2014 г. близ биостанции Удмуртского государственного университета «Сива» (56°83' с. ш., 53°91' в. д.). Для исследования был выбран пойменный разнотравный луг (350×400 м), вокруг которого полукольцом был расположен смешанный лес. В центре

луга был вбит шест. На нём был создан точечный источник бабочек моли. Для этого на вершину шеста (1.9 м от земли) закрепили несколько десятков ветвей липы мелколистной, содержащих листья с минами липовой моли-пестрянки. В минах находились куколки моли. Плотность заселения минёра на собранных ветвях составляла до 8–10 мин на лист. Ветви заблаговременно были собраны в г. Ижевске и привезены на биостанцию в больших пластиковых мешках. С помощью лазерного дальномера (Bosch GLM 80 professional) вокруг шеста в разные стороны горизонта (С, В, Ю, З, СВ, ЮВ, ЮЗ, СЗ) были установлены клеевые ловушки высотой 1.9 м и размером 1.0×0.8 м на расстоянии 10, 15, 25, 50 и 75 м. Показания температуры, влажности воздуха, направления и силы ветра ежечасно снимали с помощью портативной метеостанции WindMate 300. В качестве фиксатора насекомых использовали масляную суспензию сахарного сиропа.

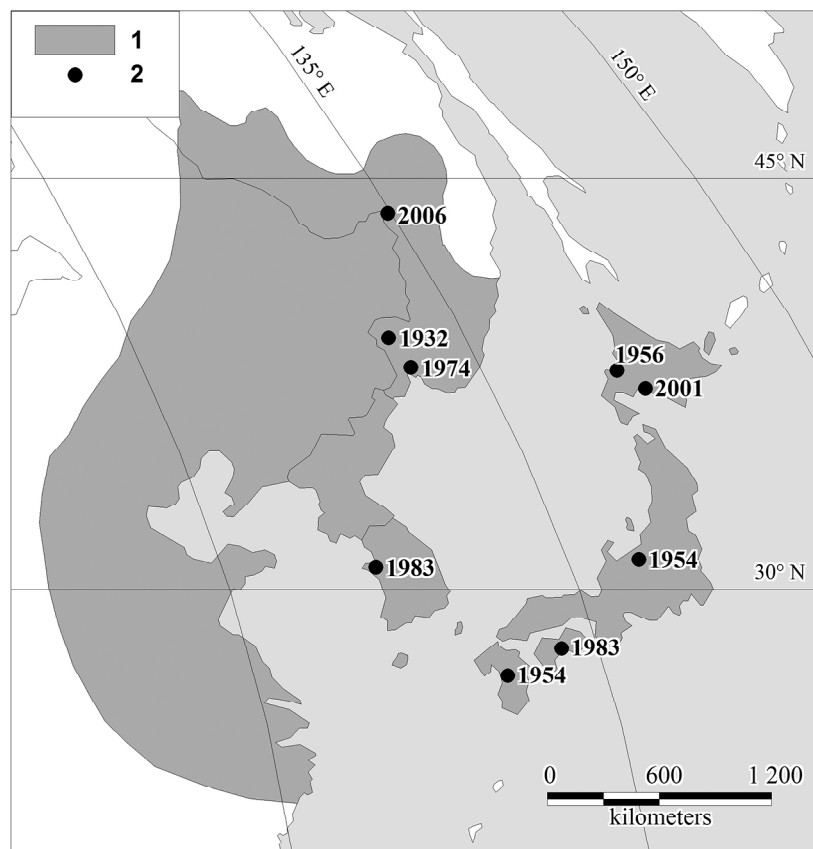


Рис. 1. Ареал липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* на Дальнем Востоке. 1 – ареал рода *Tilia*; 2 – точки обнаружения вида.

Результаты и их обсуждение

История инвазии. Липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* – дальневосточный вид (рис. 1), минирующий листья представителей рода *Tilia* [Ермолаев, 2014]. Первые находки минёра были сделаны ещё 23 июля 1932 г. в городе Уссурийске Л.В. Токаревой [Ермолаев, 1977]. Однако этот вид моли был описан лишь в 1963 г. Т. Кумата [Kumata, 1963] с островов Хоккайдо, Хонсю и Кюсю. В 1983 г. вид был обнаружен на японском острове Сикоку и полуострове Корея [Kumata et al., 1983]. Поиски минёра в Китае результата не принесли [Kumata et al., 1983]. Наличие минёра в Южном Приморье было повторно подтверждено в 1974 г. в заповеднике «Кедровая падь» (Хасанский район Приморского края) [Ермолаев, 1977]. В 2006 г. моль впервые отметили в Большехецирском заповеднике (Хабаровский район Хабаровского края) [Барышникова, Дубатолов, 2007].

Причина внезапного появления *Ph. issikii* в европейской части РФ осталась неизвестной. Гипотеза постепенного расширения ареала моли по ареалам представителей рода *Tilia* бесперспективна. В голоцене в результате послеледникового термического оптимума границы ареалов ряда широколиственных пород были значительно сокращены [Толмачёв, 1974]. Это привело к полному исчезновению лип на территории от Енисея до среднего Приамурья.

В литературе обсуждают два возможных варианта вектора липовой моли-пестрянки в европейской части РФ. Согласно первому из них, появление минёра произошло с интродукцией растений [Барышникова, Большаков, 2004]. Из трёх видов лип, растущих на российском Дальнем Востоке [Коропачинский, Встовская, 2002], два успешно интродуцированы в европейской части России. Липы амурская (*T. amurensis* Rupr.) и маньчжурская (*T. mandshurica* Rupr.) известны в виде культур в Москве, Санкт-Петербурге, Воронежской, Липецкой и Ульяновской областях, а также на Украине (Киев), начиная с 1958 г. [Васильев, 1958]. Согласно второму варианту, интродукция минёра произошла с транзитным грузом,

пришедшим с Дальнего Востока, возможно как с железнодорожным [Козлова, 2006; Гниненко, Козлова, 2007], так и с авиационным [Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Золотухин, 2002; Roques, Lees, 2010] транспортом.

Точное время появления *Ph. issikii* в европейской части России также неизвестно. Достоверно известно лишь то, что к моменту выхода в свет фундаментальной сводки по Gracillariidae [Кузнецов, 1981] этот вид не был известен в европейской части СССР. По всей вероятности, липовая моль-пестрянка была завезена в Европу в период 1980–1984 гг. Согласно устному сообщению С.А. Сачкова [Мищенко, Золотухин, 2003], минёр был известен в Ульяновской обл. ещё в 1982 г. По мнению В.В. Золотухина [2002], *Ph. issikii* могла попасть в г. Ульяновск непосредственно прямыми рейсами из Японии самолетов предприятия «Авиастар-СП». Одна из наиболее ранних находок вида датируется 1985 г. [Беднова, Белов, 1999]: липовая моль была обнаружена в зелёных насаждениях г. Москвы (в Фили-Кунцевском лесопарке, лесопарке «Сокольники», в сквере на Люблинской улице). Столь значительный разброс точек в городе свидетельствует о том, что моль впервые появилась в Москве до 1985 г. В дальнейшем расширение ареала минёра произошло как на запад, так и на восток по ареалу рода *Tilia* (рис. 2).

Инвазия *Ph. issikii* на территории РФ была стремительной. В 1986 г. рост численности минёра был отмечен как для Москвы, так и для Подмоскovie [Орлинский и др., 1991; Осипова, 1992]. В 1988 и 1989 гг. на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника повреждённость листьев липы минёром составляла лишь 7 и 9.5%, соответственно [Осипова, 1990]. В 1987 г. было замечено увеличение численности липовой моли близ п. Рамонь Воронежской области [Кузнецов и др., 1988; Козлов, Коричева, 1989; Козлов, 1991]. К 1991 г. липовая моль-пестрянка была обнаружена в городах Самара и Уфа [Козлов, 1991; Kozlov, Koricheva, 1991], а также в Ульяновской области [Мищенко, Золотухин, 2003]. В 1992 г. минёра нашли в Рязанской и Ленинградской областях [Осипова, 1992]. В 1995 г. моль была

выявлена в Ярославской обл. [Клепиков, 2005]. В 1999 г. вид *Ph. issikii* был найден в Удмуртской Республике [Ермолаев, Мотошкова, 2008]. В 2000 г. минёр был обнаружен в парке Лесотехнической академии г. Санкт-Петербурга [Поповичев, Бондаренко, 2010]. К 2002 г. липовая моль-пестрянка повреждала липы в Саратовской и Пензенской областях, а также в Республике Татарстан [Золотухин, 2002]. В этом же году минёра нашли в небольшом количестве в Нижегородской обл. на территории заповедника «Керженский» [Ануфриев, Баянов, 2002] и в г. Йошкар-Ола [Козлова, 2006]. В 2003 г. моль обнаружили в Калининградской обл. [Гниненко, Козлова, 2008] и в г. Белгороде [Стручаев, 2011], в 2004 г. – в Тульской [Барышникова, Большаков, 2004], Тверской [Гниненко, Козлова, 2008] и Калужской [Шмы-

това, 2005] областях. В 2005 г. минёра нашли в Смоленской обл. [Шмытова, 2005], а также в г. Тюмень и Курган [Гниненко, Козлова, 2006; 2007]. В 2008 г. бабочки *Ph. issikii* были собраны на световую ловушку близ деревни Лащ-Таяб Яльчикского района Чувашской Республики [Ластухин, 2010]. В этом же году минёра нашли в Новосибирске в дендрарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН [Кириченко и др., 2009 а; б]. При этом доля листьев с минами не превышала 10%. В 2010 г. липовая моль была обнаружена в значительном количестве в дендрарии научно-исследовательского института садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (г. Барнаул) [Кириченко, 2013]. Повреждённость листьев липы мелколистной достигала 70%. В 2012 г. единичные повреждения липы мелколистной

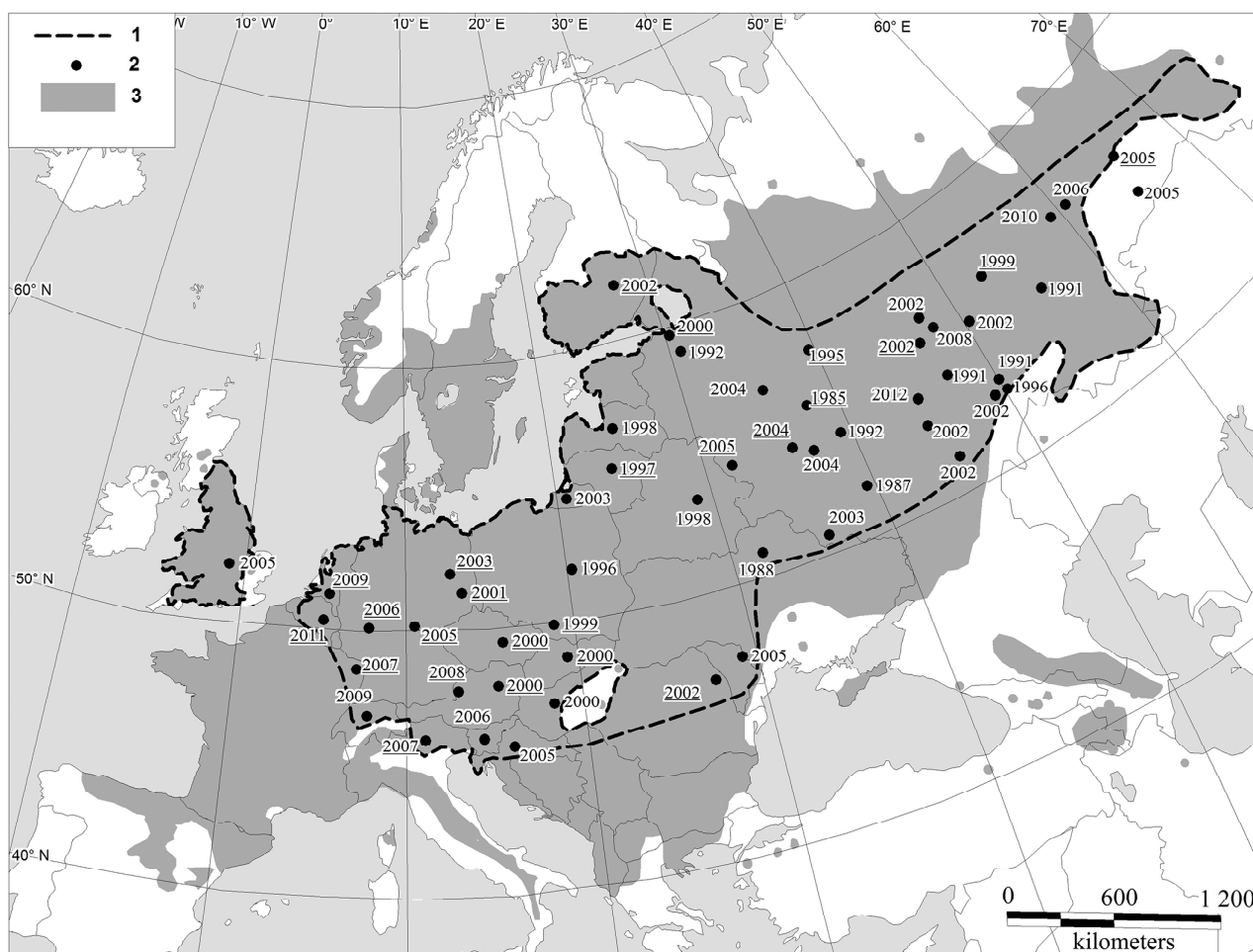


Рис. 2. Ареал липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в Западной Евразии. 1 – границы распространения минёра на 2011 г.; 2 – точки обнаружения вида; 3 – ареал рода *Tilia*. Подчёркнуты годы выявления вида на первой фазе инвазии.

Таблица 1. Данные литературы по первым находкам липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в странах Европы

Год	Страна	Точное место	Автор
1985	Россия	г. Москва	Беднова, Белов, 1999
1988*	Украина	г. Киев	Buszko, Mazurkiewicz, 1998
1996*	Польша	–	Buszko et al., 2000
1997	Литва	Шилутский район (парк Пагегю), г. Вильнюс (парк Вингис)	Noreika, 1998
1998*	Латвия	–	Buszko et al., 2000
1998*	Белоруссия	–	Buszko et al., 2000
2000	Чехия	ряд мест (в том числе Brno-Žebětín, Brno-Kohoutovice и др.)	Šefrová, 2002
2000	Словакия	д. Секуле (Sekule), г. Пезинок (Pezinok)	Šefrová, 2002
2000	Австрия	федеральная земля Нижняя Австрия (г. Рец, г. Мистельбах-ан-дер-Цайя)	Huemer, Rabitsch, 2002 Šefrová, 2002
2000*	Венгрия	–	Šefrová, 2002
2001	Германия	федеральные земли Саксония, Бранденбург (Jänschwalde-Ost, Groß Gastrose)	Graf et al., 2002 Lehmann, Stübner, 2004 a; b
2002*	Финляндия	–	Kullberg et al., 2002
2002	Румыния	близ г. Яссы (Gheorghitoaia и Frumușica)	Ureche, 2006 Stolnicu, Ureche, 2007
2005*	Приднестровье	–	Антюхова, 2010
2005*	Великобритания	–	Edmunds, Langmaid, 2005
2005*	Хорватия	г. Загреб	Matošević, 2007 a; b
2006*	Болгария	–	Томов, 2009
2006*	Словения	–	Jurc, 2012
2007	Италия	природный парк Шлерн (Schlern), Южный Тироль	Huemer, 2007
2007	Франция	Байнхайм, регион Эльзас	Reinhardt, Rennwald, 2007
2009	Голландия	провинция Лимбург, д. Постерхолт (Posterholt) и д. Синт-Одилиенберг (Sint Odiliënberg), провинция Южная Голландия, д. Шунревоерд (Schoonrewoerd)	Huisman et al., 2013 Doorenweerd et al., 2014
2009*	Швейцария	–	Meier et al., 2010
2011	Бельгия	Зютендааль (Zutendaal)	Wullaert, 2012
2011*	Молдавия	–	Timuș, 2015

Примечание: * – вид появился раньше указанного срока или состояние его популяций не указано.

были отмечены в Кузедеевской липовой роще (Кемеровская область) [Кириченко, 2013]. При этом повреждённость листьев нижней части кроны не превышала 8%.

За пределами РФ липовая моль-пестрянка была впервые отмечена в 1988 г. в парках г. Киева [Buszko, Mazurkiewicz, 1998]. При этом плотность заселения липы молью была значительной. В 1996 г. липовую моль нашли во многих местах восточной Польши [Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Buszko et al., 2000]. К 1999 г. вид-вселенец дошёл до столицы Силезского воеводства – г. Катовицы [Šefrová, 2002]. В

1997 г. минёра нашли в Литве (Шилутский район (парк Пагегю), г. Вильнюс (парк Вингис) [Noreika, 1998], а в 1998 г. – в Латвии и Белоруссии [Buszko et al., 2000]. Хронология дальнейшего распространения *Ph. issikii* в Европе представлена в таблице 1.

К 2011 г. липовая моль-пестрянка была обнаружена (в соответствии с ареалом рода *Tilia*) во всех странах Европы, за исключением Испании, Дании, Норвегии и Швеции. Кроме того, минёр до сих пор не отмечен и на Кавказе. Общая площадь ареала моли (на 2011 г.) в Европе и Западной Сибири составила

4 086 000 км², или 60.4% от всей площади ареала аборигенных видов *Tilia*.

Согласно современным представлениям, инвазия состоит из трёх фаз: появления, становления и распространения [Liebhold, Tobin, 2008]. Во время первой фазы особи попадают за пределы естественного ареала вида. Во второй фазе идёт формирование самостоятельной популяции вида на новой территории, в третьей – экспансия в новые местообитания, соответствующие экологическому стандарту вида.

В условиях Европы липовая моль-пестрянка может проходить три фазы инвазии за три календарных года. Так, если в 2005 г. в Словакии *Ph. issikii* был известен локально, то в 2006 г. – почти повсеместно [Zúbrik et al., 2007]. С момента обнаружения первых мин *Ph. issikii* в насаждениях г. Москвы в 1985 г. [Беднова, Белов, 1999] до момента образования первых очагов в несколько тысяч гектаров в 1987 г. минёру потребовалось всего три года, или шесть поколений [Белов, 2000]. Уже через три года после появления липовой моли-пестрянки липовые насаждения в Черновицкой обл. Украины имели высокую плотность заселения минёром [Гниненко, 2011]. При этом динамика роста плотности минёра в насаждении носила стре-

мительный характер. Экстремальное проявление абиотических факторов 2010 г. в виде жаркой и сухой погоды привело к исчезновению липовой моли-пестрянки по всем липовым насаждениям Удмуртии. В результате появилась уникальная возможность проследить динамику нарастания численности моли при заселении ею липняка. Если в 2011 г. плотность заселения первой генерации моли на пробной площади «Телевышка» была 1.6 ± 0.4 ($n=150$, где n – количество модельных деревьев) мин на 100 листьев, то в 2012 и 2013 гг. этот показатель составил 51.6 ± 7.9 ($n=143$) и 213.0 ± 12.3 ($n=140$) мин на 100 листьев, соответственно. Если в 2011 г. только отдельные модельные деревья липы на пробной площади были заселены молью, то уже в 2012 г. число заселённых деревьев составило 100%. Таким образом, уже к третьему году экспансии липовой моли-пестрянки в липняке плотности минёра могут достигать порога вредности [Ермолаев, 2014]. С повышением плотности *Ph. issikii* становится абсолютным доминантом среди всех филлофагов липы [Ермолаев, Сидорова, 2011]. Например, в 2015 г. в г. Ижевске плотность заселения минёром отдельных деревьев липы составляла 35 (!) и более мин на лист (рис. 3).



Рис. 3. Листья липы мелколистной с плотностью заселения липовой молью-пестрянкой *Ph. issikii* в 35 мин на лист (Ижевск, пробная площадь «Малиновая гора», 18.07.2015).

Для насекомых наиболее точным методом определения времени появления объекта в новом регионе (первая фаза инвазии) является феромонный мониторинг. Метод позволяет выявить чужеродный вид при наличии единичных особей. Однако применить этот метод по отношению к липовой моли-пестрянке не представляется возможным, поскольку феромоны вида до сих пор не исследованы.

Сложность реконструкции истории биологической инвазии *Ph. issikii* заключается в малочисленности существующих данных и часто значительном запаздывании между временем обнаружения вида на определённой территории

и публикацией информации об этом. Исследование популяций минёра в большинстве случаев носило случайный характер и было основано исключительно на визуальном методе обследования насаждений липы. При этом сами исследователи часто обращали внимание на минёра только на второй или даже третьей фазе инвазии. Например, анализ данных литературы по первым находкам *Ph. issikii* в регионах РФ (табл. 2) и в странах Европы (табл. 1), свидетельствует о том, что с помощью визуального обследования первая фаза инвазии минёра была выявлена только в 12 случаях из 29 и в 11 случаях из 24, соответственно.

Таблица 2. Данные литературы по первым находкам липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в регионах РФ

Год	Регион	Точное место	Авторы
1985	Московская обл.	г. Москва	Беднова, Белов, 1999
1987*	Воронежская обл.	п. Рамонь	Кузнецов и др., 1988
1991*	Самарская обл.	г. Самара	Козлов, 1991
1991*	Респ. Башкортостан	г. Уфа	Козлов, 1991
1991*	Ульяновская обл.	с. Шиловка Сенгилеевского р-на	Мищенко, Золотухин, 2003
1992*	Ленинградская обл.	–	Осипова, 1992
1992*	Рязанская обл.	–	Осипова, 1992
1995	Ярославская обл.	д. Артемьево Тутаевского р-на	Клепиков, 2005
1999	Удмуртская Респ.	г. Ижевск	Ермолаев, Мотошкова, 2008
2000	Ленинградская обл.	г. Санкт-Петербург	Поповичев, Бондаренко, 2010
2002*	Респ. Марий Эл	г. Йошкар-Ола	Козлова, 2006
2002	Нижегородская обл.	Заповедник «Керженский»	Ануфриев, Баянов, 2002
2002*	Пензенская обл.	–	Золотухин, 2002
2002*	Респ. Татарстан	–	Золотухин, 2002
2002*	Саратовская обл.	–	Золотухин, 2002
2003*	Белгородская обл.	г. Белгород	Стручаев, 2011, 2013
2003*	Калининградская обл.	Гвардейский лесхоз	Гниненко, Козлова, 2008
2004*	Тверская обл.	–	Гниненко, Козлова, 2008
2004*	Тульская обл.	–	Барышникова, Большаков, 2004
2004	Калужская обл.	с. Кцынь Ульяновского р-на	Шмытова, 2005
2005	Смоленская обл.	д. Юшково Вяземского р-на	Шмытова, 2005
2005	Курганская обл.	г. Курган	Гниненко, Козлова, 2006
2005	Тюменская обл.	г. Тюмень	Гниненко, Козлова, 2006
2006*	Свердловская обл.	г. Екатеринбург	Богачева, 2012
2008	Чувашская Респ.	д. Лац-Таяб Яльчикского р-на	Ластухин, 2010
2008	Новосибирская обл.	г. Новосибирск	Кириченко и др., 2009 а; б
2010*	Алтайский край	г. Барнаул	Кириченко, 2013
2012*	Респ. Мордовия	п. Калыша, Ичалковского р-на	Сусарев, 2014
2012	Кемеровская обл.	Куздеевская липовая роща	Кириченко, 2013

Примечание: * – вид появился раньше указанного срока или состояние его популяций не указано.

Скорость инвазии. Попыток оценить скорость инвазии *Ph. issikii* в Европе было несколько. Разные авторы оценивали этот показатель от 80 до 100 [Lehmann, Stübner, 2004 a; b; Lehmann, 2009; Kirichenko et al., 2014], в 110 [Šefrová, 2003] и даже в 200 км в год [Rodeland, 2007]. Однако во всех этих случаях принцип расчёта скорости инвазии минёра приведён не был.

В действительности скорость инвазии *Ph. issikii* – величина переменная, связанная с направлением движения и особенностями отдельного года. Максимальные скорости инвазии минёра были показаны в направлении на запад и восток ареала-реципиента. Так, к 2005 г. липовая моль-пестрянка была обнаружена (на первой фазе инвазии) на западе ареала в г. Эрфурт (Германия) [Rodeland, 2007], на востоке – в г. Тюмени [Гниненко, Козлова, 2006]. Расстояние по прямой от Москвы в первом случае составляет 1840, во втором – 1720 км. Легко подсчитать, что скорость инвазии *Ph. issikii* на запад составила 81.9, на восток – 87.6 км в год. Расстояние до г. Санкт-Петербурга (северо-западное направление) минёр преодолел к 2000 г. [Поповичев, Бондаренко, 2010], то есть скорость экспансии липовой моли составляла 40 км в год. В сторону Ярославской обл. [Клепиков, 2005] (северо-восточное направление) скорость инвазии вида составила только 24 км в год. Исходя из полученных выше данных (4 086 000 км² за 27 лет инвазии) легко подсчитать, что радиальная скорость инвазии [Tobin et al., 2015] *Ph. issikii* составила 42.2 км в год.

Скорость инвазии *Ph. issikii* может резко снижаться на границах ареала растения-хозяина. Так, в 1988 г. минёр был выявлен в г. Киеве [Buszko, Mazurkiewicz, 1998], а в г. Харькове (по прямой от Киева – 409 км) только спустя двадцать (!) лет, то есть в 2007 г. [Мешкова, Микулина, 2010]. При этом в липовых насаждениях г. Донецка (по прямой от Харькова – 246 км) минёра нет до сих пор. Согласно устному сообщению сотрудников лаборатории проблем биоинвазий и защиты растений ГУ Донецкого ботанического сада В.В. Мартынова и Т.В. Никулиной, специально проведённое

в 2014–2015 гг. исследование показало полное отсутствие *Ph. issikii* в окрестностях города. В Приднестровье липовая моль-пестрянка была впервые обнаружена в 2005 [Антюхова, 2010], а в соседней Молдавии – только в 2011 г. [Timus, 2015]. То же справедливо и для северной границы ареала липы. Согласно устному сообщению С.В. Пестова, специальное исследование 2014 г. не выявило минёра в посадках липы г. Сыктывкара. Хотя в г. Кирове (350 км южнее) липовая моль известна, по меньшей мере, с 2003 г.

Факторы, способствующие инвазии. Среди молей-пестрянок, расширяющих свои ареалы в Европе в настоящее время, *Ph. issikii* имеет самую высокую скорость распространения. Для сравнения *Ph. platani* (Staudinger, 1870) расширяет ареал со скоростью – 15, *Ph. leucographella* (Zeller, 1850) – 60, *Ph. medicaginella* (Gerasimov, 1930) – 20, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986 – 60–70 км в год [Šefrová, 2003]. На наш взгляд, высокая скорость инвазии *Ph. issikii* связана с рядом обстоятельств.

Инвазии способствует широкое распространение липовых насаждений в Западной Европе. Согласно нашим оценкам (рис. 2), общая площадь ареала аборигенных видов рода *Tilia* составляет 6 770 000 км². Повсеместная распространённость дерева-хозяина создаёт идеальные условия для успешного прохождения второй фазы инвазии.

В регионе-реципиенте *Ph. issikii* не имеет прямых аборигенных конкурентов. Например, в Западной Европе отмечено 10 видов, которые минируют листья липы [Pigott, 1991]: *Stigmella tiliae* (Frey, 1856) (Nepticulidae), *Incurvaria mascullella* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Incurvariidae), *Bucculatrix thoracella* (Thunberg, 1794) (Lyonetiidae), *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) (Gracillariidae), *Roeslerstammia erxlebella* (Fabricius, 1787) (Yponomeutidae), *Coleophora siccifolia* Stainton, 1856, *C. violacea* (Ström, 1783), *C. ahenella*, Heinemann, 1876, *C. anatipennella* (Hübner, 1796) (Coleophoridae), *Parna tenella* (Klug, 1814) (Tenthredinidae). В Восточной Европе было известно восемь минёров липы [Вреди-

тели леса, 1955]: *S. tiliae*, *Incurvaria koernerella* (Zeller, 1839), *I. oehlmanniella* (Hübner, 1796) (два последних – Incurvariidae), *B. thoracella*, *C. ahenella*, *C. anatipennella*, *P. tenella*, *Trachys minuta* (Linnaeus, 1758) (последний – Buprestidae). В общей сложности из тринадцати видов только два (*S. tiliae* и *P. tenella*) являются узкоспециализированными минёрами рода *Tilia*. При этом оба вида встречаются относительно редко и не создают эруптивную плотность заселения дерева-хозяина.

В Западной Евразии минёр встречается в отсутствие регулирующего влияния со стороны представителей третьего трофического уровня. Это приводит к высокой выживаемости генераций *Ph. issikii*. Исследования, проведённые в 1989 г. А.С. Осиповой [1990] в Приокско-Террасном биосферном заповеднике, показали, что выживаемость *Ph. issikii* первого поколения составила 70.3 ± 1.6 , второго – $67.4 \pm 5.9\%$. Схожие результаты были получены при обследовании популяций минёра в Фили-Кунцевском лесопарке г. Москвы [Мозолевская и др., 2000]: в 1998 г. выживаемость липовой моли была в диапазоне от 46.1 до 62.5%, в 1999 г. – от 71.0 до 92.7%. Исследование, проведённое в 2013 г. в трёх парках г. Санкт-Петербурга, показало, что выживаемость минёра может составлять до 53% [Тимофеева, 2014]. При этом общая смертность варьировала в диапазоне от 41 до 69%, из которых смертность от неустановленных причин – от 32 до 55, а от паразитоидов – от 9 до 17%. Наше исследование [Ермолаев и др., 2011], проведённое в 2001–2005 и в 2015 гг. на трёх пробных площадях в г. Ижевске, показало крайне высокую выживаемость (от 53.2 до 89.0%) куколок первой генерации *Ph. issikii* вне зависимости от структуры пробной площади. Несмотря на разнообразие комплекса паразитоидов смертность от них была незначительна (от 0.9 до 12.5%) и имела положительную и достоверную связь с плотностью заселения растений только в 2 случаях из 18. Низкая смертность минёра позволяет ему быстро увеличивать плотность заселения растений в новых местообитаниях.

К настоящему времени установлено, что среди патогенов *Ph. issikii* присутствует гриб

Lecanicillium aphanocladii Zare & W. Gams, 2001. Этот патоген неизвестного происхождения, выявленный в 2010–2011 г. в городе Вильнюсе (Литва), приводил к 21.9% смертности гусениц минёра [Pečiulytė, Kačergius, 2012]. Передача патогена происходит горизонтально: от растения к растению.

Комплекс хищников липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* изучен слабо. В Болгарии хищные членистоногие были отмечены как самый важный фактор смертности гусениц *Ph. issikii* [Томов, 2009]. Среди них наибольшее значение имел кузнечик *Meconema meridionale* (Costa, 1860). По всей вероятности, одним из наиболее обычных хищников минёра является евросибирский клоп *Anthocoris nemorum* (Linnaeus, 1761) (Anthocoridae). Питание клопа минёром отмечено в Подмоскowie [Осипова, 1992; 1995], Ульяновской обл. [Мищенко, 2011] и Удмуртской Республике [Ермолаев, Домрочев, 2016]. Клоп нападает на гусениц и куколок моли, прокалывая эпидермис листа хоботком над миной. Кроме того, личинок этого клопа можно обнаружить внутри повреждённой мины [Мищенко, 2011]. Помимо этого в качестве хищника был отмечен стафилин *Anthophagus caraboides* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Staphylinidae) [Осипова, 1992; Ермолаев, Домрочев, 2016].

Согласно последним данным (табл. 3), комплекс паразитоидов *Ph. issikii* состоит из 47 видов. При этом 42 вида (89.4%) – представители эвлофид (Eulophidae) из трёх подсемейств (Eulophinae, Entedoninae, Tetrastichinae), 1 вид (2.1%) из семейства Ichneumonidae и 4 вида (8.5%) из семейства Braconidae.

В комплекс паразитоидов *Ph. issikii* входят также неопределённые до вида представители родов: *Pnigalio* sp. [Осипова, 1992; Кириченко, 2013; Мешкова, Микулина, 2013], *Sympiesis* sp. [Осипова, 1992], *Elachertus* sp. [Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013], *Chrysocharis* sp. [Осипова, 1992; Hirao, Murakami, 2008; Кириченко, 2013], *Entedon* sp. [Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; 2010; Ермолаев, Аимбетова, 2016], *Achrysocharoides* sp. (три вида) [Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013],

Таблица 3. Видовая структура комплекса паразитоидов липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (на начало 2017 г.)

Вид	Европа			Европейская часть РФ			ДВ
	Словакия	Венгрия	Украина	Московск. обл.	Ульяновск. обл.	Удмуртск. Респ.	
Eulophidae							
<i>Diglyphus puzstensis</i> (Erdős & Novicky, 1951)*	+						
<i>Dicladocerus westwoodii</i> Westwood, 1832*						+	
<i>Pnigalio agraulis</i> (Walker, 1839)*				+			
<i>P. cristatus</i> (Ratzeburg, 1848)*					+		
<i>P. gyamiensis</i> Myartseva & Kurashev, 1990*					+		
<i>P. mediterraneus</i> Ferrière & Delucchi, 1957*			+				
<i>P. nemati</i> (Westwood, 1838)*						+	
<i>P. longulus</i> (Zetterstedt, 1838) *	+						
<i>P. soemius</i> (Walker, 1839)*	+	+	+		+	+ ¹	
<i>Sympiesis angustipennis</i> (Erdős, 1954)*		+					
<i>S. dolichogaster</i> Ashmead, 1888*	+	+				+	
<i>S. gordius</i> (Walker, 1839)*	+	+ ²	+ ¹		+ ¹	+ ²	
<i>S. laevifrons</i> Kamijo, 1965*							+
<i>S. sericeicornis</i> (Nees, 1834)*	+ ³	+ ³	+ ²		+	+	+
<i>Cirrospilus diallus</i> Walker, 1838*					+	+	
<i>C. elegantissimus</i> Westwood, 1832*		+	+ ³		+		
<i>C. lynceus</i> Walker, 1838*	+	+			+	+	
<i>C. pictus</i> Nees, 1834*	+		+			+	
<i>C. viticola</i> (Rondani, 1877)*		+			+		
<i>C. vittatus</i> Walker, 1838*	+					+	
<i>Elachertus fenestratus</i> Nees, 1834*						+	+
<i>E. inunctus</i> Nees, 1834*	+				+		
<i>Hyssopus geniculatus</i> (Hartig, 1838)*				+	+	+	
<i>H. nigrifrons</i> (Zetterstedt, 1838)*						+	
<i>Pediobius cassidae</i> Erdős, 1958					+		
<i>P. metallicus</i> (Nees, 1834)	+				+		
<i>P. saulius</i> (Walker, 1839)	+ ²	+	+				
<i>Pleurotropopsis japonica</i> (Kamijo, 1977)							+
<i>Chrysocharis laomedon</i> Walker, 1839			+	+	+ ³	+ ³	+
<i>Ch. nephereus</i> Walker, 1839	+					+	
<i>Ch. phryne</i> Walker, 1839	+					+	
<i>Ch. pubicornis</i> Zetterstedt, 1838	+				+	+	
<i>Ch. ujiyei</i> Kamijo, 1977							+
<i>Neochrysocharis formosus</i> (Westwood, 1833)						+	
<i>N. cuprifrons</i> Erdős, 1954						+	
<i>Omphale versicolor</i> (Nees, 1834)		+					
<i>Achrysocharoides cilla</i> (Walker, 1839)		+					
<i>Aprostocetus zoilus</i> (Walker, 1839)					+		
<i>Baryscapus nigroviolaceus</i> (Nees, 1834)	+						
<i>Minotetrastichus frontalis</i> Nees, 1834*	+ ¹	+ ¹	+		+ ²	+	
<i>Mischotetrastichus petiolatus</i> (Erdős, 1961)*	+			+	+	+	+?
<i>Oomyzus incertus</i> (Ratzeburg, 1844)	+				+	+	
Ichneumonidae							
<i>Eudelus simillimus</i> (Taschenberg, 1865) *	+						
Braconidae							
<i>Dolichogenidea dilecta</i> (Haliday, 1834)							+
<i>Colastes braconius</i> Haliday, 1833 *	+						
<i>Pholetesor circumscriptus</i> (Nees, 1834)	+						
<i>Ph. exiguus</i> (Haliday, 1834)	+						
Всего:	23	12	9	4	19	22	8

Примечание. Материалы по Словакии – [Ермолаев, Аимбетова, 2016], Венгрии – [Szöcs et al., 2014], Украине – [Меу, 1991; Мешкова, Микулина, 2013], Московской обл. – [Gokhman et al., 2014], Ульяновской обл. – [Егоренкова, 2008; Ефремова, Мищенко, 2008, 2010; Мищенко, 2014], Удмуртской Республике – [Ермолаев и др., 2011], Японии – [Kamijo, 1965; 1977 a; b; Kamijo, Ikeda, 1997; Hiraio, Murakami, 2008]. +¹, +², +³ – место среди доминирующих видов. * – эктопаразитоид. ДВ – Дальний Восток.

Aprostocetus sp. [Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; 2009, 2010; Ефремова и др., 2009; Szöcs et al., 2014] (Eulophidae); *Holcothorax* sp. [Hirao, Murakami, 2008] (Encyrtidae); *Trichogramma* sp. [Осипова, 1992] (Trichogrammatidae), *Pholetesor* sp. [Hirao, Murakami, 2008], *Apanteles* sp. [Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; 2010; Ермолаев и др., 2011; Yefremova, Mishchenko, 2012; Szöcs et al., 2014] (Braconidae).

Общая заражённость паразитоидами *Ph. issikii* в европейской части ареала моли крайне низка. Так, в период 2011–2013 гг. общая средняя заражённость паразитоидами *Ph. issikii* в парках г. Братиславы составила 22.1 ± 1.1 ($n=60$) [Ермолаев, Аимбетова, 2016]. Величина данного показателя в 16 точках Венгрии [Szöcs et al., 2014] в 2011 г. была 37.2%, в 2012 и 2013 гг. – 28 и 9.6%, соответственно. В 2006 г. общая средняя заражённость паразитоидами *Ph. issikii* в 22 пунктах Ульяновской обл. составила 21.4 ± 1.8 [Ефремова, Мищенко, 2008]. В период 2001–2005 гг. в Удмуртской Республике на трёх пробных площадях этот показатель варьировал от 0.9 ± 0.2 до $12.5 \pm 0.9\%$ [Ермолаев и др., 2011].

Из таблицы 3 видно, что в странах Центральной Европы среди паразитоидов *Ph. issikii* доминирует гregarный личиночно-кукольный эктопаразитоид *Minotetrastichus frontalis*. Так, в период 2011–2013 гг. в парках г. Братиславы доля вида в паразитокомплексе составляла $31.8 \pm 2.3\%$ ($n=60$) [Ермолаев, Аимбетова, 2016]. В эти же годы общая доля *M. frontalis* в сборах по 16 пунктам Венгрии достигала 83.7% [Szöcs et al., 2014]. Помимо этого (в 2006 г.) *M. frontalis* был вторым по численности в Ульяновской обл. Доля этого вида составила $19.3 \pm 3.8\%$ ($n=22$) [Ефремова, Мищенко, 2008].

Одиночный эктопаразитоид личинок и куколок насекомых минёров *Sympiesis gordius* преобладал в сборах паразитоидов *Ph. issikii* на Украине и в Ульяновской обл. Так, доля *S. gordius* в комплексе паразитоидов, собранных в 1988 г. на трёх точках г. Киева, составила 46.4% [Meу, 1991]. В Ульяновской обл. эта величина достигала $43.1 \pm 3.7\%$ ($n=22$) [Ефремова, Мищенко, 2008]. Помимо этого *S. gordius*

был вторым по численности в Венгрии и Удмуртской Республике. Так, доля *S. gordius* в сборах паразитоидов в Венгрии составила 5.3% [Szöcs et al., 2014], а в Удмуртской Республике – до 32.5% [Ермолаев и др., 2011].

В северо-восточной части ареала липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) среди паразитоидов *Ph. issikii* доминировал *Pnigalio soemius*. Доля вида в сборах достигала 60% (площадь № 3, 2003 г.) [Ермолаев и др., 2011]. При этом смертность минёра от *P. soemius* не имела достоверной положительной связи с плотностью заселения *Ph. issikii* ни в одном из пятнадцати изученных случаев.

Для выявления наиболее эффективных энтомофагов и патогенов *Ph. issikii* необходимо комплексное исследование представителей третьего трофического уровня минёра в регионе-доноре.

Быстрому темпу увеличения плотности заселения лип *Ph. issikii* в новом насаждении способствует высокий репродукционный потенциал вида. Минёр в течение сезона даёт две генерации. Эта особенность была отмечена на территории Японии [Kumata, 1963], Приморского края [Ермолаев, 1977], а также в Европе: Великобритании [Edmunds, Langmaid, 2005], Голландии [Doogenweerd et al., 2014], Чехии, Словакии [Šefrová, 2002], Австрии [Šefrová, 2002; Huemer, Erlebach, 2003; Perny, 2007], Словении [Jurg, 2012], Хорватии [Matošević, 2007a; b], Румынии [Ureche, 2006; Stolnicu, Ureche, 2007], Приднестровье [Антюхова, 2010; Антюхова, Мешкова, 2011], Польше [Jaworski, 2009; Soika, Łabanowski, 2014], Украине [Meshkova et al., 2013] и Белоруссии [Евдошенко, 2012; Евдошенко, Сауткин, 2012]. На территории РФ два поколения минёра отмечали в Ленинградской [Щербакова и др., 2011; Селиховкин, Тимофеева, 2012; Селиховкин и др., 2012; Тимофеева, 2014], Московской [Осипова, 1990; 1992; 1995; Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Белов, 2011], Тульской [Барышникова, Большаков, 2004], Воронежской [Козлов, 1991], Самарской [Сачков и др., 1996], Новосибирской [Кириченко, 2013] областях. Однако на северной границе своего распространения (например, в

Ярославской обл. [Клепиков, 2005], Удмуртской Республике [Ермолаев, Мотошкова, 2008]) второе поколение минёра часто не успевает завершить своё развитие. В некоторых работах [Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Perny, 2007; Белов, 2011; Золотухин, 2002; Ефремова, Мищенко, 2008; 2010; Осипова, 1995; Meshkova et al., 2013] указывается на возможность в отдельные сезоны с тёплой осенью формирования третьего поколения *Ph. issikii*. При этом часть гусениц третьего поколения погибает из-за листопада и холодов [Беднова, Белов, 1999; Гниненко, Козлова, 2008].

Высокая скорость инвазии *Ph. issikii* может быть связана со спецификой расселения вида. Общеизвестно, этот процесс у микрочешуекрылых происходит пассивно, главным образом, посредством ветра, или анемохории [Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Šefrová, 2002]. Именно поэтому такие объекты называют воздушным планктоном [Huemer, Erlebach, 2003].

Расселение *Ph. issikii* происходит на стадии имаго. Результаты нашего исследования показали, что лёт *Ph. issikii* начинался в вечерние часы (с 19.30–19.40), когда на точечный источник начинала падать тень деревьев с опушки. Массовый лёт бабочек наблюдали с 20 до 21 ч. Например, 9 июля с 19 до 20 ч с источника взлетело 39 бабочек, с 20 до 21 и с 21 до 22 ч – 221 и 14 экземпляров моли, соответственно. Последние бабочки покидали источник к 22 ч. Лёт бабочек прекращался при температуре воздуха ниже 15 °С (влажность воздуха 76.3%). На протяжении остального времени суток бабочки сидели неподвижно или незначительно передвигались по листьям липы. Абсолютное большинство взлетающих бабочек стремительно набирало высоту, так что на расстоянии от 10 до 25 м от источника наблюдателю с земли их уже не было видно. При такой особенности лёта лишь отдельные особи попадали в ловушки, расположенные на расстоянии 10 и 25 м. В ловушках на расстоянии 50 и 75 м было по одному экземпляру моли. Использование восходящих от земли потоков воздуха позволяет бабочкам липовой моли-пестрянки быстро набирать высоту и, по-

видимому, перемещаться на значительные расстояния.

Благодаря анемохории инвазия *Ph. issikii* не идёт сплошным фронтом. Заселение определённых территорий минёром носит, по-видимому, точечный характер. Так, в августе 1988 г. повреждённость липы *Ph. issikii* близ посёлка Рамонь (Воронежская обл.) составляла 98%, плотность заселения – 4–6 мин на лист [Козлов, 1991]. При этом в 40 км от Рамони в г. Воронеже минёр не был обнаружен. Несмотря на появление минёра в 1999 г. в г. Ижевске наше исследование многих древостоев с участием липы на территории Удмуртии показало отсутствие этого вида. Липовая моль-пестрянка была обнаружена в Калужской и Смоленской областях на первой фазе инвазии в 2004 и 2005 гг. [Шмытова, 2005], соответственно. Хотя значительно западнее (в Белоруссии) вид был отмечен ещё в 1998 г. [Buszko et al., 2000].

По сравнению с другими инвазионными молями-пестрянками Европы расселение *Ph. issikii* меньше зависит от антропогенного транспорта [Šefrová, 2003]. Анализ распространения минёра не выявил каких-либо заметных концентраций вида близ дорог и иных коммуникаций [Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Љefrovб, 2002]. Тем не менее, для *Ph. issikii* возможность передвигаться на транспорте несомненна. Этому может способствовать две особенности моли. С одной стороны – зимовка на стадии имаго, с другой – возможность использовать в качестве места для зимовки любые щели, в том числе и в упаковке транзитного груза. Именно этим можно объяснить тот факт, что в 1991 г. минёр был известен в городах Киев, Самара и Уфа [Козлов, 1991]. Это по прямой 760, 857 и 1170 км от г. Москвы, соответственно. С этим же, по-видимому, связано и появление *Ph. issikii* в 2005 г. в Великобритании [Edmunds, Langmaid, 2005]. Хотя к этому времени вид не достиг даже западных границ Германии, и тем более Ла-Манша.

Уникальность случая с липовой молью-пестрянкой заключается в том, что изменение плотности заселения минёром дерева-хозяина

оказывает влияние на соотношение внутривидовых форм [Ермолаев, Ижболдина, 2012]. Увеличение плотности заселения растения-хозяина приводит к повышению доли «тёмных» форм бабочек, отличающихся большей длиной крыла и плодовитостью. Длиннокрылость может обеспечить большую парусность крыльев и, следовательно, оказывать влияние на дальность расселения, а сравнительно высокая плодовитость определяет успешность освоения нового участка.

Таким образом, высокая скорость инвазии липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* связана с рядом обстоятельств: широким распространением насаждений дерева-хозяина, отсутствием регулирующего влияния со стороны представителей третьего трофического уровня и прямых конкурентов минёра. Кроме того, этому способствует высокий репродукционный потенциал вида, особенность его расселения (анемохория) и возможность трансформации соотношения внутривидовых форм под влиянием плотности популяции.

Благодарности

Выражаем благодарность сотрудникам лаборатории проблем биоинвазий и защиты растений ГУ Донецкого ботанического сада В.В. Мартынову и Т.В. Никулиной, сотруднику лаборатории наземных и почвенных беспозвоночных Института биологии НЦ УРО РАН С.В. Пестову за любезно предоставленную ими информацию. Благодарим Ю.Н. Баранчикова (Институт леса СО РАН) за идею использованного метода оценки дальности разлёта бабочек минёра, С.Ю. Синёва (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкина (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах её выполнения. Работа выполнена в рамках базовой части государственного задания Минобрнауки РФ (грант 1.1.2404).

Литература

Антюхова О.В. Биоэкологические особенности минирующих молей и защита от них декоративных растений-интродуцентов в Приднестровье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.01.07 / Антюхова Ольга Владимировна. СПб.: ВНИИЗР РАСХН, 2010. 20 с.

- Антюхова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь: ПГУ, 2011. 204 с.
- Ануфриев Г.А., Баянов Н.Г. Фауна беспозвоночных Керженского заповедника по результатам исследований 1993–2001 годов // Материалы по фауне Нижегородского Заволжья. Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Нижний Новгород, 2002. Т. 2. С. 152–354.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Под общ. ред. П.С. Чикова. М.: ГУГК, 1976. 340 с.
- Барышникова С.В., Большаков Л.В. *Microlepidoptera* Тульской области. 15. Молеобразные чешуекрылые семейств Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae (Hexapoda: Lepidoptera) // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сборник научных статей. Тула, 2004. Вып. 4. С. 31–37.
- Барышникова С.В., Дубатов В.В. К изучению молевидных чешуекрылых (*Microlepidoptera*) Большехецирского заповедника (Хабаровский район): Сообщение 2. Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae // Животный мир Дальнего Востока. Благовещенск, 2007. Вып. 6. С. 47–50.
- Беднова О.В., Белов Д.А. Липовая моль-пестрянка (*Lepidoptera*, Gracillariidae) в зелёных насаждениях Москвы и Подмосквы // Лесной вестник. 1999. № 2. С. 172–177.
- Белов Д.А. Вспышки массового размножения листогрызущих насекомых и минёров и характеристика их очагов в Москве // Лесной вестник. 2000. № 6. С. 124–131.
- Белов Д.А. Особенности комплекса минирующих насекомых в г. Москве // Лесной вестник. 2011. № 7. С. 105–110.
- Белова Н.К., Култкова Е.Г., Шарапа Т.В., Сураппаева В.М., Беднова О.В., Белов Д.А. Вредители зелёных насаждений // Лесной вестник. 1998. № 2. С. 40–53.
- Богачева И.А. Обзор насекомых-филлофагов зелёных насаждений г. Екатеринбурга: сезонная динамика сообществ и факторы, её модифицирующие // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 129–137.
- Васильев И.В. Липовые – Tiliaceae Juss. // Деревья и кустарники СССР / Под ред. С.Я. Соколова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 659–727.
- Вредители леса / Под ред. А.А. Штакельберга. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 1, 2. 1097 с.
- Гниненко Ю.И. Массовые размножения инвазивных насекомых в лесу // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2011. Вып. 196. С. 209–216.
- Гниненко Ю.И., Козлова Е.И. Липовая моль-пестрянка в России и проблемы биологической защиты лип // Биологический метод защиты растений в интегрированных технологиях растениеводства: Конференция, 15–19 мая 2006 г. Познань, Польша. 2006. С. 16.

- Гниненко Ю.И., Козлова Е.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Прибалтике // Информационный бюллетень ВПРС МОББ. Биологические методы в интегрированной защите плодовых и лесных насаждений. Познань; Пушкино. 2007. № 37. С. 18–21.
- Гниненко Ю.И., Козлова Е.И. Прогрессирующие вредители липы в городских посадках // Защита и карантин растений. 2008. № 1. С. 47.
- Евдошенко С.И. Фенологические группы дендрофильных минёров-филлобионтов в зелёных насаждениях города Бреста // Биологические ритмы. Материалы международной научно-практической конференции. Брест, 11–12 октября 2012 г. Брест: Изд-во БрГУ, 2012. С. 79–82.
- Евдошенко С.И., Сауткин Ф.В. Моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредители декоративных деревьев и кустарников зелёных насаждений Беларуси. Часть 1: подсемейство Lithocolletinae // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. 2012. № 3 (139). С. 128–135.
- Егоренкова Е.Н. Фауна наездников-тетрастихин (Hymenoptera, Eulophidae, Tetrastichinae) лесостепной части Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2008. 18 с.
- Ермолаев В.П. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья // Фауна насекомых Дальнего Востока: Сборник статей. Труды Зоологического института АН СССР. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. Т. 70. С. 98–116.
- Ермолаев И.В. Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе // Сибирский экологический журнал. 2014. № 3. С. 423–433.
- Ермолаев И.В., Аимбетова С.И. Паразиты (Hymenoptera, Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2016. Вып. 1. С. 118–125.
- Ермолаев И.В., Домрочев Т.Б. Членистоногие, связанные с минами липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) // IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: Материалы международной конф. Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 г. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 29.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В. Паразиты как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 1. С. 24–32.
- Ермолаев И.В., Ижболдина Н.В. Влияние плотности популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) на соотношение внутривидовых форм // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91, вып. 1. С. 131–142.
- Ермолаев И.В., Мотошкова Н.В. Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Lithocolletis issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae): особенности взаимоотношения минёра с кормовым растением // Энтомологическое обозрение. 2008. Т. 87. № 1. С. 15–25.
- Ермолаев И.В., Сидорова О.В. Сезонная динамика повреждения липы мелколистной комплексом членистоногих-филлофагов // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 5. С. 552–558.
- Ефремова З.А., Краюшкина А.В., Мищенко А.В. Комплексы паразитов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 10. С. 1213–1221.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. Комплекс наездников-паразитов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 189–196.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. Новые данные о трофических связях наездников-эвлофид (Hymenoptera, Eulophidae) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Ульяновской области // Энтомологическое обозрение. 2009. Т. 88. № 1. С. 29–37.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. Динамика численности популяций доминирующих паразитов (Hymenoptera, Eulophidae) бабочки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) на Средней Волге // Труды Русского энтомологического общества. СПб., 2010. Т. 80 (2). С. 64–75.
- Золотухин В.В. О некоторых членистоногих-вселенцах на территории Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск, 2002. Вып. 2. С. 200–203.
- Кириченко Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 813–822.
- Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н., Томошевич М.В., Кенис М. Повреждение листьев древесных растений-интродуцентов членистоногими и грибными патогенами в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН // Проблемы современной дендрологии. Материалы международной научной конф., посвященной 100-летию со дня рождения член-корр. АН СССР П.И. Лапина (30 июня – 2 июля 2009 г., Москва). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009 а. С. 758–762.
- Кириченко Н.И., Лоскутов Р.И., Седаева М.Л., Томошевич М.В., Кенис М. Освоение листьев древесных растений-интродуцентов насекомыми-минёрами в сибирских дендрариях // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2009 б. Вып. 187. С. 140–148.

- Клепиков М.А. Обзор фауны кривоусых крохоток-молей и молей-пестрянок (Lepidoptera: Bucculatricidae, Gracillariidae) Ярославской области // Эверсмания: Энтомологические исследования в Европейской России и соседних регионах. Тула: Гриф и К, 2005. Вып. 3–4. С. 56–62.
- Козлов М.В. Минирующая моль-пестрянка – вредитель липы // Защита растений. 1991. № 4. С. 46.
- Козлов М.В., Коричева Ю.Г. Распределение мин дендрофильных чешуекрылых семейств Nepticulidae, Tischeriidae и Gracillariidae (Lepidoptera) по кормовым растениям // Вестник ЛГУ. Сер 3. 1989. Вып. 1 (№ 3). С. 8–18.
- Козлова Е.И. Липовая минирующая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* Kumata – вредитель липы в европейской части России // Защита леса от вредителей и болезней: Сборник статей. М.: ВНИИЛМ, 2006. С. 75–77.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 707 с.
- Кузнецов В.И. Семейство Gracillariidae – моли-пестрянки // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Чешуекрылые. 2-я часть. Л.: Наука, 1981. С. 149–311.
- Кузнецов В.И., Козлов М.В., Сексяева С.В. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Bucculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учётом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов // Труды зоологического института АН СССР. Т. 176. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 52–71.
- Ластухин А.А. Летний спектр бабочек в окрестностях Яльчикского участка ГПЗ «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары, 2010. Т. 24. С. 80–86.
- Мешкова В.Л., Микулина И.Н. Особенности распространения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera: Gracillariidae) в зелёных насаждениях города Харькова // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Материалы XI Международной научно-практической экологической конф. 20–25 сентября 2010 г., г. Белгород. Белгород: ИПЦ ПОЛИТЕРРА, 2010. С. 172.
- Мешкова В.Л., Микулина И.Н. Энтомофаги адвентивных молей-минёров в зелёных насаждениях Харьковщины // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития. Материалы международной научно-практической конф. Гомель, 9–11 октября 2013 г. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2013. С. 92–96.
- Мищенко А.В. Энтомофауна листовых мин // Вестник ТГПУ. 2011. Вып. 5. С. 101–106.
- Мищенко А.В. Новые данные о паразитизме наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на моли-пестрянке *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредителя липы в Среднем Поволжье (Россия) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2014. Т. 10 (1). С. 131–136.
- Мищенко А.В., Ефремова З.А., Краюшкина А.В. Динамика популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) и комплекс её паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) в Среднем Поволжье // Природа Симбирского Поволжья. Вып. 8. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2007. С. 169–175.
- Мищенко А.В., Золотухин В.В. Минирующие моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) фауны Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. Вып. 4. Ульяновск: СНЦ, 2003. С. 47–52.
- Мозолевская Е.Г., Белова Н.К., Шарапа Т.В., Соколова Э.С., Беднова О.В., Белов Д.А., Галасьева Т.В., Лебедева Г.С., Липаткин В.А., Сураппаева В.М., Смирнова О.М., Стрепенюк А.В., Савельева А.В., Семёнова Е.И., Харлашина А.В., Фоломкина Т.Е. Итоги мониторинга состояния зелёного фонда Москвы в 1999 г. // Лесной вестник. 2000. № 6. С. 71–88.
- Орлинский А.Д., Шахраманов И.К., Муханов С.Ю., Масляков В.Ю. Потенциальные карантинные вредители леса // Защита растений. 1991. № 11. С. 37–42.
- Осипова А.С. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) и её роль в комплексе филофагов липовых насаждений Приокско-Террасного биосферного заповедника // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Ч. 2. Зоологические исследования. Тезисы докладов Всесоюзной конференции. Новгород, 1990. С. 107–109.
- Осипова А.С. Липовая моль-пестрянка – распространяющийся вредитель липы // Экология и защита леса. СПб.: СПбЛТА, 1992. С. 75–77.
- Осипова А.С. Комплекс беспозвоночных-филофагов Приокско-Террасного биосферного заповедника и его использование в лесном мониторинге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Осипова Анна Семёновна. М.: МГУЛ, 1995. 22 с.
- Поповичев Б.Г., Бондаренко Е.А. Особенности распределения мин липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* Kumata) на кормовом растении // Вестник МАНЭБ. СПб., 2010. Т. 14. Вып. 4. С. 5–9.
- Сачков А.С., Антонова Е.М., Свиридов А.В. Чешуекрылые (Lepidoptera) // Флора и фауна заповедников. Вып. 61. Беспозвоночные Жигулёвского заповедника. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1996. С. 48–128.
- Селиховкин А.В., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Динамика плотности популяций минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 148–159.
- Селиховкин А.В., Тимофеева Ю.А. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск, 25–

- 27 сентября 2012 г. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, 2012. С. 175–178.
- Стручаев В.В. Скрытоживущие членистоногие филлофаги древесной растительности города Белгорода // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. 2011. № 9. Вып. 15. С. 62–66.
- Стручаев В.В. Инвазионные членистоногие филлофаги деревьев Белгородской области // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. 2013. № 3. Вып. 22. С. 50–54.
- Сусарев С.В. Новые виды микрочешуекрылых (Microlepidoptera) Мордовии // Труды Мордовского государственного заповедника имени П.Г. Смиловича. Саранск: Пушта, 2014. Вып. 12. С. 440–445.
- Тимофеева Ю.А. Особенности экологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 149–158.
- Толмачёв А.И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
- Томов Р. Листоминирующие молчи като част от биоразнообразието на България // Лесовъдска мисъл. 2009. № 1. С. 233–241.
- Шмытова И.В. Новые данные по видовому составу молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Калужской и Смоленской областей // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Материалы XI Всероссийской научной конференции 5–7 апреля 2005 г. Калуга: ООО «Полиграф-Информ», 2005. С. 350–353.
- Щербакова Л.Н., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Оценка экологической плотности *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera) в парках Санкт-Петербурга // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2011. С. 179.
- Buszko J., Mazurkiewicz A. Rapid expansion of *Phyllonorycter issikii* (Mats.) (Lep. Gracillariidae) in Poland // The SEL XIth European Congress of Lepidopterology. Malle (Belgium) 22–26 March 1998. Programme and abstracts. List of participants. 1998. P. 37.
- Buszko J., Šefrova H., Laštůvka Z. Invasive species of Lithocolletinae in Europe and their spreading (Gracillariidae) // XIIth European Congress of Lepidopterology. Białowieża (Poland). 29 May – 2 June 2000. Programme and abstracts. List of participants. 2000. P. 22–23.
- Distribution maps (Электронный документ) // Euforgen. 2009 // (<http://www.euforgen.org/distribution-maps>). Проверено 20.02.2016.
- Doorenweerd C., van As B., Scheffers J. Explosieve verspreiding van de lindevouwmot: nu ook in Nederland? // Entomologische Berichten. 2014. 74 (3). P. 111–114.
- Edmunds R., Langmaid J. *Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963 Miner matters – September 2005 // British Leaf-miners. By Rob Edmunds etc. England // (<http://www.leafmines.co.uk/html/newsletter23.htm>). Проверено 20.02.2016.
- Gokhman V.E., Yefremova Z.A., Yegorenkova E.N. Karyotypes of parasitic wasps of the family Eulophidae (Hymenoptera) attacking leaf-mining Lepidoptera (Gracillariidae, Gelechiidae) // Comparative Cytogenetics. 2014. Vol. 8(1). P. 31–41.
- Graf F., Leutsch H., Nuss M., Stübner A., Wauer S. Aktuelle Daten zur Kleinschmetterlingsfauna von Sachsen mit Hinweisen zu anderen Bundesländern (Lep.) III. // Entomologische Nachrichten und Berichte. 2002. Bd. 46. S. 99–104.
- Hirao T., Murakami M. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest // Ecological Research. 2008. Vol. 23 (1). P. 159–168.
- Huemer P. Biodiversität von Schmetterlingen (Lepidoptera) im Gebiet des Naturparks Schlern // Gredleriana. 2007. Vol. 7. P. 233–306.
- Huemer P., Erlebach S. Beitrag zur Kenntnis blattminierender Schmetterlinge (Lepidoptera) der Südoststeiermark, Österreich // Beiträge zur Entomofaunistik. 2003. Bd. 4. S. 107–113.
- Huemer P., Rabitsch W. Schmetterlinge (Lepidoptera) // Neobiota in Österreich. Wien; Umweltbundesamt, 2002. S. 354–362.
- Huisman K.J., Koster J.C., Muus T.S.T., van Nieukerken E.J. Microlepidoptera in Nederland, vooral in 2007–2010 met een terugblik op 30 jaar faunistisch onderzoek // Entomologische Berichten. 2013. 73 (3). P. 91–117.
- Jaworski T. Szrotówek lipowiaczek *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) w Polsce // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2009. 70 (1). S. 89–91.
- Jurc M. Lipin moljac miner (*Phyllonorycter issikii*) u Sloveniji // Šumarski list. 2012. No 3–4. S. 119–127.
- Kamijo K. Descriptions of five new species of Eulophinae from Japan and other notes // Insecta Matsumurana. 1965. Vol. 28. No 1. P. 69–78.
- Kamijo K. Description of a new species of *Chrysocharis* Foerster from Japan, with notes on two species (Hymenoptera: Eulophidae) // Akitu (new series). 1977 a. Vol. 13. P. 1–6.
- Kamijo K. Five new species of Cotterellia (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan // Kontyu. 1977 b. Vol. 45 (2). P. 253–261.
- Kamijo K., Ikeda E. A revision of *Citrostichus* and *Mischotetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae), with descriptions of a new genus and new species // Japanese Journal of Entomology. 1997. Vol. 65 (3). P. 562–582.
- Kirichenko N.I., Triberti P., Augustin S., Roques A., Lopez-Vaamonde C. From the east to the west: rapid range expansion of the lime leaf miner in Eurasia // International LE STUDIUM conference «Invasive insects in a changing world», 17–19 December 2014, Orleans, France. 2014. P. 19.
- Kozlov M.V., Koricheva Y.G. The within-tree distribution of caterpillar mines // Forest insect guilds: patterns of

- interaction with host trees. U.S. Dep. Agric. For. Ser. Gen. Tech. Rep. NE-153. 1991. P. 240–255.
- Kullberg J., Albrecht A., Kaila L., Varis V. Checklist of Finnish Lepidoptera – Suomen perhosten luettelo // Sahlbergia. 2002. Vol. 6 (2). P. 45–190.
- Kumata T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae). Part I // Insecta matsumurana. 1963. Vol. 25 (2). P. 53–90.
- Kumata T., Kuroko H., Park K.T. Some Korean species of the subfamily Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera) // Korean Journal of Plant Protection. 1983. Vol. 22 (3). P. 213–227.
- Lehmann M. Lindenminiermotte – ein neuer Schädling entdeckt Europa. Intensive Parasitierung verhindert starke Schadensentwicklungen // LWF aktuell. 2009. Bd. 73. S. 20–21.
- Lehmann M., Stübner A. Erste Erfahrungen mit der Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii* in Brandenburg // Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft. 54. Deutsche Pflanzenschutztagung in Hamburg 20–23. September 2004. Berlin. 2004 a. Heft 396. S. 588.
- Lehmann M., Stübner A. Recent situation of invasion by *Phyllonorycter issikii* in Brandenburg // 1st International Cameraria Symposium. *Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miners in Europe. Department of Natural Products, Institute of Organic Chemistry and Biochemistry ASCR. Prague, March 24–27, 2004. 2004 b. P. 26.
- Liebholt A.M., Tobin P.C. Population ecology of insect invasions and their management // Annual Review of Entomology. 2008. Vol. 53. P. 387–408.
- Lopez-Vaamonde C., Agassiz D., Augustin S., De Prins J., De Prins W., Gomboc S., Ivinskis P., Karsholt O., Koutroumpas A., Kouttoupas F., Laštůvka Z., Marabuto E., Olivella E., Przybylowicz L., Roques A., Ryrholm N., Šefrová H., Šima P., Sims P., Sinev S., Skulev B., Tomov R., Zilli A., Lees D. Chapter 11. Lepidoptera // Alien terrestrial arthropods of Europe / Eds. A. Roques et al. BioRisk. 2010. Vol. 4 (2). P. 603–668.
- Matošević D. Prvi nalaz vrste *Phyllonorycter issikii* i rasprostranjenost invazivnih vrsta lisnih minera iz porodice Gracillariidae u Hrvatskoj // Šumarski institut, Jastrebarsko. 2007 a. 42 (2). P. 127–142.
- Matošević D. Lisni mineri drvenastog bilja u hrvatskoj i njihovi parazitoidi Disertacija. Zagreb, 2007 b. 195 s.
- Meier F., Engesser R., Forster B., Odermatt O., Angst A. Forstschutz-Überblick 2009 – Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf. 2010. 24 s.
- Meshkova V., Mikulina I., Shatrovskaja V. Host specificity of some gracillariid leafminers // Recent Developments in Research and Application of Viruses in Forest Health Protection. China Forestry Publishing House. 2013. P. 13–27.
- Mey W. Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexpanion von vier *Phyllonorycter*-Arten im Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1991. Bd. 67 (1). S. 177–194.
- Noreika R. *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania // Acta Zoologica Lituonica. Entomologia. 1998. Vol. 8 (3). P. 34–37.
- Pečiulytė D., Kačergius A. *Lecanicillium aphanocladii* – a new species to the mycoflora of Lithuania and new pathogen of tree leaves mining insects // Botanica Lithuanica. 2012. Vol. 18 (2). P. 133–146.
- Perny B. Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii*: Vorkommen in Österreich nach mehreren Verdachtsfällen nun bestätigt // Fortschritt Aktuell. 2007. Bd. 38. S. 9–11.
- Pigott C.D. *Tilia cordata* Miller (*T. europaea* L. pro parte, *T. parvifolia* Ehrh. ex Hoffm., *T. sylvestris* Desf., *T. foemina folio minore* Bauhin) // Journal of Ecology. 1991. Vol. 79. P. 1147–1207.
- Reinhardt R., Rennwald E. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) jetzt auch in Sachsen-Anhalt – mit einem Überblick über den gegenwärtigen Stand der Arealerweiterung in Deutschland (Lepidoptera: Gracillariidae) // Entomologische Nachrichten und Berichte. 2007. Bd. 51 (3–4). S. 233.
- Rodeland J. Erstnachweis von *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) für Rheinland-Pfalz // Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv. 2007. Bd. 45. S. 279–281.
- Roques A., Lees D. Factsheets for 80 representative alien species. Chapter 14 // Arthropod invasions in Europe. BioRisk. 2010. Vol. 4 (2). P. 855–1021.
- Šefrová H. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculture Mendelianae Brunensis. 2002. 50 (3). P. 99–104.
- Šefrová H. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) // Ekolygia (Bratislava). 2003. Vol. 22 (2). P. 132–142.
- Soika G., Łabanowski G. Organizmy inwazyjne wykrywane w polskich szkółkach. Instrukcja rozpoznawania roztoczy iowadów inwazyjnych na podstawie wyglądu i cech diagnostycznych. Skierniewice: Instytut Ogrodnictwa. 2014. 74 S.
- Stolnicu A.-M., Ureche C. Data regarding the presence of the *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in Romanian fauna // Analele Științifice ale Universității “Al. I. Cuza” Iași, s. Biologia animal. 2007. T. 53. P. 103–108.
- Szöcs L., Melika G., Thuróczy Cs., Csóka Gy. Adatok az invázió hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963) magyarországi parazitoid együttesének ismeretéhez // Növényvédelem. 2014. 50 (10). O. 445–451.
- Timuş A.M. The invasive entomofauna of the Holometabola group, superorder Mecopteroidea for Republic of Moldova // Current Trends in Natural Sciences. 2015. Vol. 4 (7). P. 50–58.

- Tobin P.C., Liebhold A.M., Roberts E.A., Blackburn L.M. Chapter: 9. Estimating spread rates of non-native species: the gypsy moth as a case study // Pest risk modeling and mapping for invasive alien species / Ed. R.C. Venette. 2015. P. 131–144.
- Tomov R. A review of mortality factors of three invasive leafminer moths (Lepidoptera) in Bulgaria // VI Congress of plant protection (Book 2). Zlatibor, November, 23–27, 2009. P. 83–85.
- Ureche C. Invasive leaf miner insects in Romania // 7th Workshop on Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe. IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop 2006. Gmunden, Austria. 11–14 September 2006. P. 259–262.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Westbrooks R. Biological invasions as global environment change // American Scientist. 1996. Vol. 84. P. 468–478.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. Introduced species: a significant component of human-caused global change // New Zealand Journal of Ecology. 1997. Vol. 21. P. 1–16.
- Wullaert S. *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae), new to the Belgian fauna // Phegea. 2012. Vol. 40 (3). P. 63–65.
- Yefremova Z., Mishchenko A. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. 2012. Vol. 46. P. 1283–1305.
- Zúbrik M., Kunca A., Vakula J., Leontovyč R., Gubka A. Invading insects and pathogens in Slovakia forests with focusing on *Dreyfusia nordmanniana* as a regular pest in mountain areas // Alien invasive species and international Trade. Warsaw, 2007. P. 94–100.

HISTORY, RATE AND FACTORS OF INVASION OF LIME LEAFMINER *PHYLLONORYCTER ISSIKII* (KUMATA, 1963) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) IN EURASIA

© 2016 Ermolaev I.V.^{1,2}, Rubleva E.A.¹

¹ Udmurt State University,

² Tobolsk complex research station of Ural branch of RAS

e-mail: ermolaev-i@udm.net

This study looks into the history, rate and factors of the invasion of lime leafminer *Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963 (Lepidoptera, Gracillariidae) in Eurasia. For 27 years (since 1985 to 2011), the range of leafminer in Europe and Western Siberia had reached 4 086 000 km² or 60.4% of the total range of aboriginal species of the *Tilia* genus. This study finds that the leafminer undergoes three stages of invasion (appearance, establishment and spread) over a period of three years. The maximum rate of invasion (from 80 to 85 km. per year) was observed mainly to the west and east of the recipient range. The study demonstrates that the rate of invasion slows down on the boundary of a host-plant range. The high rate of invasion of the lime leafminer *Ph. issikii* is associated with the following conditions: wide spreading of plantations of host plants, absence of the regulating influence from representatives of the third trophic level and direct competitors of the leafminer. Besides, high reproductive potential of the leafminer, specific nature of expansion (anemochory) and possibility of transformation of the ratio of intra-population forms under influence of population density also favor this process.

Key words: lime leafminer, *Phyllonorycter issikii*, lime, *Tilia*, history, rate of invasion.

УДК 574.5 (262.54)

ОБНАРУЖЕНИЕ КОПЕПОДЫ *PSEUDODIAPTOMUS INOPINUS* BURCKHARDT, 1913 В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2016 Касьян В.В.

Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН,
Владивосток 690041.e-mail: valentina-k@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2016

Исследованы плотность популяции и распространение в зал. Петра Великого (устье р. Раздольная Амурского залива и залив Посьета) копеподы *Pseudodiaptomus inopinus* Burckhardt, 1913 – нового элемента фауны для этой части Японского моря. Первое обнаружение вида было отмечено в устье р. Раздольная в августе 2005 г. плотностью до 225 экз/м³. Наибольшие концентрации вида (до 354 экз/м³) зарегистрированы в августе 2015 г. в устье р. Раздольная. Можно предположить, что вид был занесён с балластными водами коммерческих судов. Увеличение доли *P. inopinus* в общем зоопланктоне с 2005 по 2015 г. с 3 до 7% указывало на постепенную натурализацию его в экосистеме залива.

Ключевые слова: *Pseudodiaptomus inopinus* Burckhardt, 1913, копеподы, случайная интродукция, залив Петра Великого, Японское море.

Введение

Важнейшая экологическая проблема настоящего времени – вселение чужеродных видов. Для водных экосистем она в значительной степени обусловлена бурным развитием судоходства и переносом экзотических видов с помощью судовых балластных вод. В последние время участились случаи единичных находок и локальных вспышек численности чужеродных видов копепод в южных и северных морях России. Границы их распространения и численность с каждым годом увеличиваются [Селифонова, 2011]. Исследование биоинвазий в дальневосточных морях России показало, что число чужеродных видов в этом регионе не превышает 3% от общего числа обитающих здесь видов.

Большинство из отмеченных видов находятся на ранних стадиях натурализации [Звягинцев и др., 2014]. Азиатский северотихоокеанский регион в большей степени является донором видов, которые расселяются в другие регионы Мирового океана. Поэтому серьёзных экологических катастроф, вызванных морскими

биоинвазиями, как это произошло в европейских морях России, в дальневосточных морях до настоящего времени не зарегистрировано. Однако даже незначительное изменение климата, в частности – повышение температуры воды, может привести к непредсказуемым последствиям.

Залив Петра Великого Японского моря, расположенный на границе бореальной и субтропической зон, в наибольшей степени подвержен биоинвазиям. Наиболее важными характеристиками зал. Петра Великого являются неустойчивый солевой режим и достаточно высокий спектр солёности в различных частях [Зуенко, Юрасов, 1995], что создаёт необходимые условия для адаптации новых морских и солоноватоводных видов. Веслоногие ракообразные (Copepoda) – лидирующая группа в зоопланктоне зал. Петра Великого [Бродский, 1957; Касьян, 2004; Касьян, Чавтур, 2006; Надточий, 2012]. Ранее в пробах из балластных вод судов, прибывших в порт Владивосток (зал. Петра Великого, Японское море) из портов Японии (Японское море и Тихий океан) и Китая (Жёлтое море и р. Янцзы) выявля-

Таблица 1. Сроки проведения работ и количество проб зоопланктона, собранных в заливе Петра Великого в 2005–2015 гг.

Место сбора проб	Даты сбора	Число проб
Амурский залив		
Устье реки Раздольная	июнь – октябрь 2005 г.	40
	июль – сентябрь 2015 г.	18
Порт Владивосток (Нефтебаза)	апрель – ноябрь 2009 г.	16
Пролив Босфор-Восточный	сентябрь 2010 г.	4
Залив Посьета		
Дальневосточный морской заповедник	июнь–сентябрь 2012 г.	40

но 8 чужеродных видов веслоногих ракообразных – *Pseudodiaptomus inopinus*, *Calanus sinicus*, *Parvocalanus crassirostris*, *Tortanus spinicaudatus*, *Labidocera euchaeta*, *Acartia bifilosa*, *Oithona davisae* и *Dioithona rigida* [Касьян, 2010]. Необходимо отметить, что обнаруженные виды при подходящих условиях могут образовать независимые популяции в водах зал. Петра Великого.

Цель данной работы – исследование плотности популяции и распределения копеподы *Pseudodiaptomus inopinus* Burckhardt, 1913 в зал. Петра Великого Японского моря.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили сборы зоопланктона в разные сезоны 2005,

2009, 2010, 2012 и 2015 гг. в прибрежных водах зал. Петра Великого. Сроки проведения работ, районы сборов и количество проб приведены в таблице 1, схема станций отбора проб – на рисунке.

Пробы зоопланктона собирали методом тотальных ловов. Орудием лова служила большая сеть Джеди (диаметр входного отверстия 38 см и фильтрующее сито с ячейкой 168 мкм). На всех станциях производился вертикальный лов дно – поверхность (0–10 м), в районе устья р. Раздольная – горизонтальный (0–1 м). Всего было собрано и обработано 118 планктонных проб.

Одновременно с отбором проб на каждой станции измеряли температуру поверхностного слоя воды (0–0.5 м); воду набирали в бу-

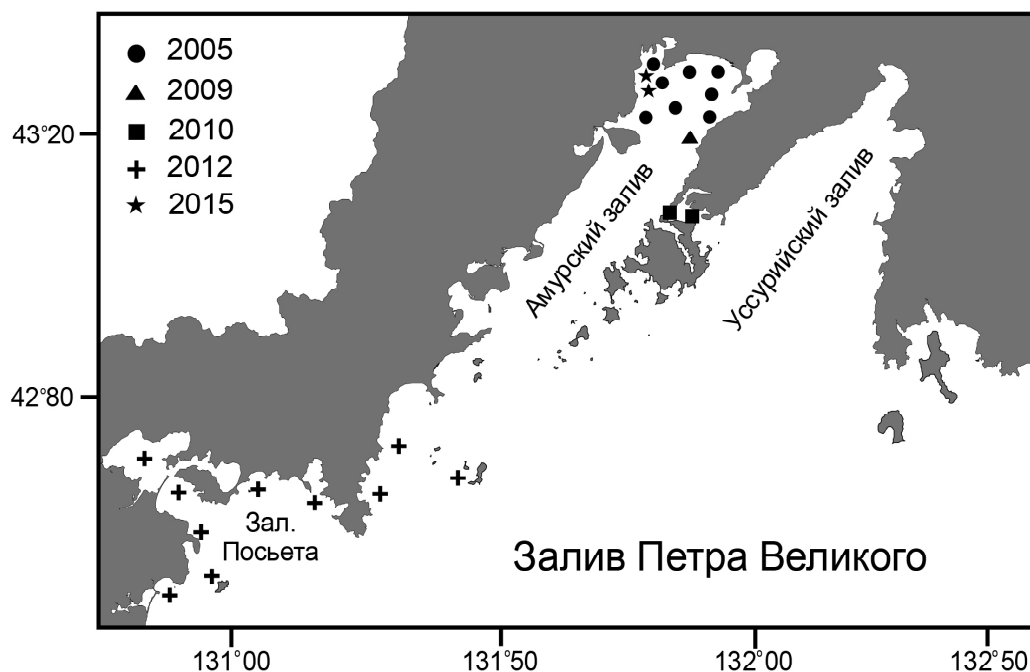


Рисунок. Схема станций сбора планктонных проб в зал. Петра Великого в 2005–2015 гг.

тылки для дальнейшего определения солёности в лабораторных условиях. Пробы планктона фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Количественный подсчёт проводили в соответствии со стандартными гидробиологическими методиками [Инструкция..., 1982].

Результаты и обсуждение

Род *Pseudodiaptomus* Herrick, 1884 насчитывает 89 видов [World Register..., 2016], которые встречаются преимущественно в устьевых и прибрежных морских водах. *Pseudodiaptomus inopinatus* Burckhardt, 1913 – тропическо-субтропический вид, который в 1913 г. был описан из озера в Китае [Burckhardt, 1913]. Вид широко распространён в Жёлтом, Восточно-Китайском, Южно-Китайском морях, заливах Бохайском и Муйне, эстуариях рек Янцзы, Кун-Маньё, Тикуга, Мидори, Кума и Колумбия (провинция Британская Колумбия), в прибрежье островов Нансей и Сахалин, у южного и западного побережья Кореи, у восточного и южного побережья Японии [Razouls C. et al., 2005–2017]. *P. inopinatus* обитает в водах с пониженной солёностью (от 0 до 12‰) и достигает максимальных значений плотности в августе-сентябре при солёности 0–6‰ и температуре воды свыше 20 °С [Cordell et al., 2007].

Первое обнаружение тепловодной копеподы *P. inopinatus* в Амурском заливе зарегистрировано в августе – сентябре 2005 г. в приустьевом участке водоёма (131°47'48"E; 43°17'01"N) (табл. 2). Солёность в августе – сентябре колебалась от 0.1‰ в приустьевом участке до 15–

19‰ в центральной части залива. Температура воды изменялась от 23.6 до 24.2 °С, соответственно. В северной (устье р. Раздольная) и северо-западной частях залива, где солёность воды не превышала 0.1–1.5‰, плотность *P. inopinatus* достигала высоких значений от 182 до 225 экз/м³, составляя менее 3% от всех копепод. В северо-восточной части, где солёность изменялась в пределах 7.5–9‰ плотность *P. inopinatus* не превышала 100 экз/м³. Во всех пробах встречались только половозрелые особи *P. inopinatus* (самцы и самки).

Вид был обнаружен в 2009 г. в портовой акватории Амурского залива (район нефтебазы ОАО «Приморнефтепродукт») в августе при температуре воды 23.1–24 °С и солёности 6.8–8.7‰ (табл. 2). Плотность *P. inopinatus* не превышала 100 экз/м³. В пробах присутствовали половозрелые самки и самцы. В начале сентября 2010 г. вид был отмечен в прол. Босфор-Восточный. Плотность *P. inopinatus* не превышала 10 экз/м³. Температурный диапазон составлял 22.3–23 °С, солёность изменялась от 8.4 до 32‰. Популяция данного вида состояла только из половозрелых особей (самцы и самки).

В августе 2012 г. *P. inopinatus* появился в водах зал. Посьета в районе Дальневосточного морского заповедника (ДВГМЗ) (табл. 2). Ранее в этой части зал. Петра Великого вид не отмечался [Бродский, 1957; Школдина, Погоди́н, 1999; Дальневосточный..., 2004]. В зал. Посьета (Посьетский рейд) плотность данного вида не превышала 50 экз./м³ (менее 1% от общей плотности копепод). Солёность в этом

Таблица 2. Плотность популяции *Pseudodiaptomus inopinatus* (экз/м³), температура (°С) и солёность (‰) в разных районах залива Петра Великого в 2005–2015 гг.

Место и дата обнаружения вида	Плотность, экз/м ³	Температура, (°С)	Солёность, (‰)	
Устье реки Раздольная (Амурский залив)				
2005 г.	август	8–225	23–24.2	0.1–14.8
	сентябрь	3–100	19.5–23.6	2.9–19
2015 г.	август	132–354	21.6–23.2	0.2–15
Порт Владивосток (Нефтебаза)				
2009	август	10–97	23.1–24	6.8–8.7
Пролив Босфор-Восточный				
2010	сентябрь	1–8	22.3–23	8.4–32
Дальневосточный морской заповедник (залив Посьета)				
2012	август	12–47	21.1–23.2	9–22

районе колебалась от 9 до 22‰, температура воды – от 21.1 до 23.2 °С. В планктоне встречались только половозрелые самцы и самки.

Повторное обнаружение вида в северной приустьевой части Амурского залива выявлено в августе 2015 г. (табл. 2). После прохождения циклона во время ветровых перемещений водных масс и поступления воды из р. – Раздольная солёность воды изменялась от 0.2‰ в северной части до 15‰ в центральной части залива. Температура воды варьировала в пределах 21.6–23.2 °С. В этот период в планктоне в значительных количествах встречались различные солоноватоводные виды копепоид. Плотность *P. inopinus* изменялась от 132 экз/м³ в начале августа до 354 экз/м³ в конце августа. Доля вида в общем зоопланктоне не превышала 7%. Во всех пробах были отмечены половозрелые самцы и самки.

Первое упоминание об обнаружении в российских водах Японского моря ряда чужеродных видов, в том числе *P. inopinus*, было сделано М.С. Кос [1960]. *P. inopinus* был отмечен в планктоне бухт северного Приморья и Южно-Курильских островов. Значения плотности были не более 10 экз/м³. Позже вид был обнаружен в планктоне южного шельфа о. Сахалин Охотского моря [Кос, 1985]. Согласно данным отечественных авторов [Бродский, 1957; Кун, 1975; Надточий, Зуенко, 2000; Долганова и др., 2004; Касьян, Чавтур, 2006; Надточий, 2012], в планктоне зал. Петра Великого особи *P. inopinus* ранее отмечены не были. К.А. Бродский [1981] указывал на сокращение ареалов теплолюбивых видов в планктоне различных районов Японского моря, вызванное наступившим здесь в последние десятилетия похолоданием. В 1965 г. субтропические виды были найдены лишь единичными особями, а некоторые тропические исчезли из планктона зал. Петра Великого. Впоследствии происходило дальнейшее уменьшение количества особей тепловодных элементов планктона. Тот факт, что вид сейчас найден в зал. Петра Великого, может свидетельствовать о таксономической недоисследованности видов рода *Pseudodiaptomus* в этом районе ранее или о том, что ареал вида в Японском море расши-

рился. Кроме того, можно предположить, что вид был занесён с балластными водами из Жёлтого моря (эстуария р. Янцзы). По данным администрации порта Владивосток, ежегодно в порты зал. Петра Великого заходит 16 тыс. судов (10 тыс. только в порт Владивосток), из которых 8 тыс. совершают международные рейсы. В этих условиях в воды залива попадает около 1 млн тонн необработанных балластных вод из разных районов Мирового океана. Возможно развитие *P. inopinus* связано с частичной заменой им таксономически и экологически близкородственного вида *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913, нативного для прибрежных районов зал. Петра Великого [Бродский, 1957]. Увеличение доли *P. inopinus* в общем зоопланктоне с 2005 по 2015 г. с 3 до 7% указывает на постепенную натурализацию его в экосистеме залива. Поэтому необходим дальнейший мониторинг прибрежных, а особенно устьевых участков акватории для изучения распределения и динамики численности нового элемента фауны каланоидных копепоид в зал. Петра Великого.

Благодарности

Автор выражает благодарность И.А. Кашину, А.Н. Городкову и А.А. Бегуну за отбор проб планктона в портовой акватории Амурского залива в 2009 г. и в зал. Посъета в 2012 г.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта ДВО РАН № 0268-2015-0020 «Динамика высокопродуктивных морских экосистем дальневосточных морей России в условиях глобальных климатических изменений и всевозрастающей антропогенной нагрузки».

Литература

- Бродский К.А. Фауна веслоногих рачков (Calanoida) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 222 с.
- Бродский К.А. Изменение видового состава копепоид и кладоцер заливов Посъета и Амурского (Японское море) в связи с многолетними колебаниями температуры // Биология моря. 1981. № 5. С. 21–27.
- Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота / Отв. ред. А.Н. Тюрин, А.Л. Дроздов. Владивосток: Дальнаука, 2004. Т. 2. 848 с.

- Долганова Н.Т., Косенок Н.С., Зуенко Ю.И. Особенности летнего зоопланктона в некоторых бухтах побережья Приморья // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 136. С. 249–263.
- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Бегун А.А. и др. Исследование чужеродных видов в дальневосточных морях России // Биологическая безопасность дальневосточных морей Российской Федерации: Материалы Целевой комплексной программы ориентированных фундаментальных научных исследований Дальневосточного отделения РАН на 2007–2012 гг. / Отв. ред. А.В. Адрианов. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 181–229.
- Зуенко Ю.И., Юрасов Г.И. Водные массы северо-западной части Японского моря // Метеорология и гидрология. 1995. № 8. С. 50–57.
- Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона / Под ред. Е.П. Каредина. Владивосток: ТИНРО, 1982. 29 с.
- Касьян В.В. Распределение и сезонная динамика обилия *Centropages abdominalis* и *C. tenuiremis* (Copepoda) в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 2004. Т. 30. № 2. С. 105–113.
- Касьян В.В. Представители голопланктона в балластных водах судов в порту Владивосток // Биология моря. 2010. Т. 36. № 3. С. 174–185.
- Касьян В.В., Чавтур В.Г. Распределение и сезонная динамика зоопланктона в Амурском заливе Японского моря. 1. Веслоногие ракообразные // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 312–330.
- Кос М.С. Copepoda и Cladocera неритического планктона Приморья и Южно Курильских островов // Зоологический журнал. 1960. Т. 39, вып. 5. С. 655–660.
- Кос М.С. Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина // Исследования фауны морей / Ред. О.А. Скарлато. 1985. Т. 30 (38). С. 225–258.
- Кун М.С. Зоопланктон дальневосточных морей. М.: Пищевая пром-ть. 1975. 152 с.
- Надточий В.В., Зуенко Ю.И. Межгодовая изменчивость весенне-летнего планктона в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 281–300.
- Надточий В.В. Сезонная динамика планктона Амурского залива // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 147–161.
- Селифонова Ж.П. Вселенец в Чёрное и Азовское моря – *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoidea) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 142–150.
- Школдина Л.С., Погодин А.Г. Состав планктона и биоиндикация вод юго-западной части залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. 1999. Т. 25. № 2. С. 178–180.
- Burckhardt G. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise um die Erde von M. Pernod und C. Schröter. III. Zooplankton aus ost- und süd-asiatische Binnengewässern // Zool. J. Syst. 1913. Vol. 34 (4). P. 341–472.
- Cordell J.R., Rasmussen M., Bollens S.M. Biology of the introduced copepod *Pseudodiaptomus inopinus* in a northeast Pacific estuary // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2007. Vol. 333. P. 213–227.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. et Desreumaux N. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. 2005–2017 (Электронный документ) // (<http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>). Проверено 20.12.2016.
- World Register of Marine Species (Электронный документ) // (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=157680>). Проверено 20.12.2016.

FIND OF *PSEUDODIAPTOMUS INOPINUS* BURCKHARDT, 1913 IN THE PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN

© 2016 Kasyan V.V.

National Scientific Center of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences
, Vladivostok, 690041.
e-mail: valentina-k@yandex.ru

Density and distribution of a new to the fauna of the part of the Sea of Japan copepod species, *Pseudodiaptomus inopinus* Burckhardt, 1913 (more precisely, in the Razdolnaya River estuary of the Amursky Bay and Poset Bay of the Peter the Great Bay), were studied. The first copepods in Razdolnaya River estuary were found in August 2005 (density up to 225 indiv./m³). The highest density of copepods (up to 354 indiv./m³) in Razdolnaya River estuary was observed in August 2015. It can be assumed that the species has been introduced with the ballast water of commercial ships. The contribution of *P. inopinus* to all zooplankton communities from 2005 to 2015 increased from 3 to 7% and indicated its gradual naturalization in the bay ecosystem.

Key words: *Pseudodiaptomus inopinus* Burckhardt, 1913, Copepoda, introduction, Peter the Great Bay, Sea of Japan.

УДК 595.793:632.937.21

ВСПЫШКА ЧИСЛЕННОСТИ ИЛЬМОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА-ЗИГЗАГА (*APROCEROS LEUCOPODA* (TAKEUCHI, 1939): HYMENOPTERA: ARGIDAE) В СЕВЕРНОМ ПРИАЗОВЬЕ

© 2015 Мартынов В.В.¹, Никулина Т.В.²

Государственное учреждение Донецкий ботанический сад, Донецк 83059, пр. Ильича, 110.
e-mail: ¹martynov.scarab@yandex.ua, ²nikulinatanya@mail.ru

Поступила в редакцию 30.10.2015

Ильмовый пилильщик-зигзаг *Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939) – опасный инвазивный вредитель ильмовых пород, быстро расселяющийся по Европе. Исходный ареал *A. leucopoda* охватывает Японию, восток Китая, Корейский полуостров и российский Дальний Восток. На территории Украины вид впервые отмечен в 2006 г. в Луганской области. Летом 2014 г. на юге Донецкой и Запорожской областей в искусственных насаждениях вяза приземистого (*Ulmus pumila*) впервые зарегистрирована вспышка численности пилильщика-зигзага, которая привела к полной дефолиации насаждений на значительных площадях. Широта распространения, численность и масштаб нанесённых повреждений свидетельствуют о том, что вид полностью натурализовался в регионе. Появление нового опасного вредителя требует разработки и внедрения мероприятий по контролю состояния его популяций.

Ключевые слова: инвазия, *Aproceros leucopoda*, ильмовый пилильщик-зигзаг, *Ulmus*, вспышка численности.

Введение

На территории Донбасса представители рода Ильм (*Ulmus* L.) входят в число основных лесообразующих пород и широко используются при создании декоративных, защитных и придорожных насаждений. Из четырёх видов рода, зарегистрированных в Донбассе [Остапко и др., 2010], к числу интродуцентов относится только вяз приземистый (*Ulmus pumila* L.). Засухоустойчивость и морозостойкость, а также нечувствительность к голландской болезни способствовали широкому использованию *U. pumila* для создания искусственных лесонасаждений различного назначения и конструкции в засушливых районах. До настоящего времени к числу высокоспециализированных листогрызущих вредителей, имеющих хозяйственное значение в регионе, можно было отнести только ильмового листоёда *Xanthogaleruca luteola* (O. F. Müller, 1766) (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae),

периодические вспышки численности которого наносят существенный вред насаждениям. В 2014 г. в южной части Донбасса в насаждениях вяза приземистого впервые отмечена широкомасштабная вспышка численности нового для региона инвазивного вида *Aproceros leucopoda*, которая привела к полной дефолиации вяза приземистого на значительных площадях. Время проникновения вредителя в Северное Приазовье не установлено, но судя по широте распространения, численности и масштабам нанесённых повреждений, вид достаточно давно проник на эту территорию и полностью натурализовался в регионе.

В задачи наших исследований входило выяснение распространения *A. leucopoda* в Северном Приазовье, изучение фенологии (периодов лётной активности имаго и продолжительности развития преимагинальных фаз), определение количества и продолжительности развития генераций, степени дефолиации

U. pumila в различных лесорастительных условиях, предварительная оценка воздействия хищников и паразитов на состояние популяций *A. leucopoda* в регионе.

Материал и методика

Сбор материала и фенологические наблюдения были проведены авторами в период с 2014 по 2015 г. на территории Северного Приазовья. Были обследованы городские, полезащитные и санитарно-защитные насаждения в ряде пунктов Розовского и Куйбышевского районов Запорожской обл., Старобешевского, Володарского, Волновахского, Тельмановского, Новоазовского и Амвросиевского районов Донецкой обл. Для сравнительного анализа привлекались личные данные, полученные в ходе экспедиционных выездов по Ростовской обл., Краснодарскому и Ставропольскому краям, Северному Кавказу (Кабардино-Балкария, Северная Осетия-Алания). Биология *A. leucopoda* изучалась в естественных и лаборатор-

ных условиях при содержании в садках. Определение степени дефолиации (отчуждения) проводили на модельных деревьях, выбранных случайным образом, в каждом из пунктов наблюдения. С модельного дерева отбирали по 100 листьев из нижнего, среднего и верхнего яруса. Отчуждение вычисляли как долю повреждённых листьев к общему количеству листьев в выборке (в %). Для выявления комплекса паразитов коконы собирались на территории г. Донецка и в полезащитных насаждениях Новоазовского района Донецкой обл. (с. Клинкино). Процент поражения определялся по результатам выхода имаго паразитов.

Результаты и обсуждение

Ильмовый пилильщик-зигзаг *Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939) (Hymenoptera, Argidae) был описан из Японии (о. Хоккайдо) в 1939 г. [Takeuchi, 1939]. На территории России вид впервые отмечен в лесах Дальнего Востока в 1995 г. [Желоховцев, Зиновьев,

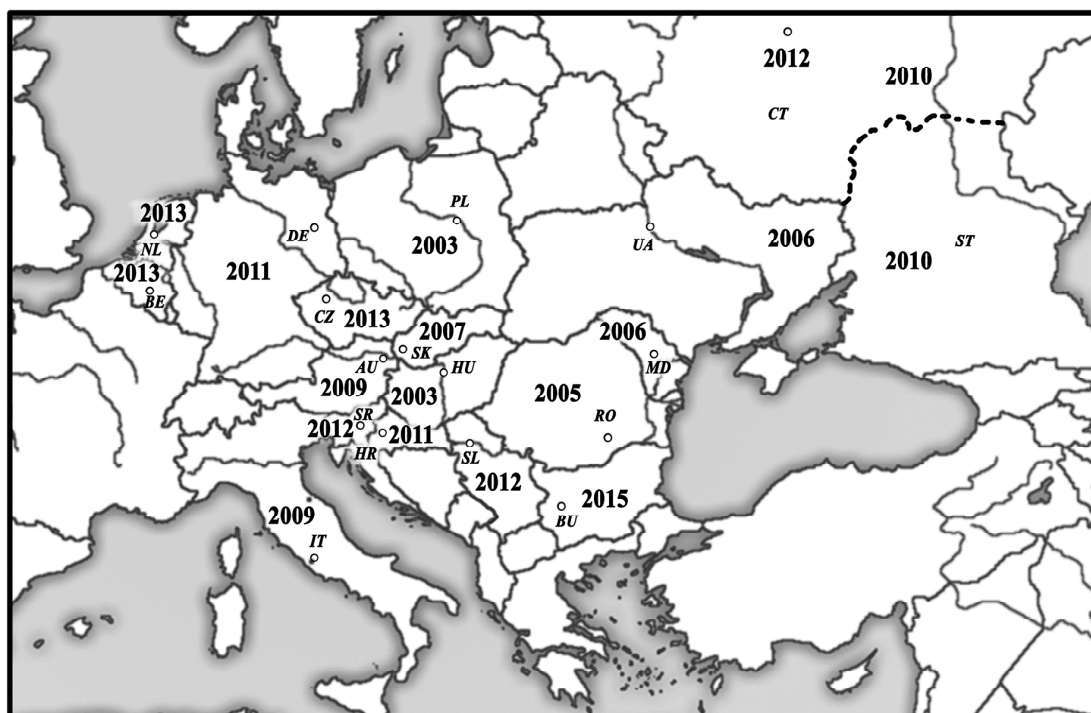


Рис. 1. Карта-схема современного распространения и даты первых находок *A. leucopoda* в Европе [по: Blank et al., 2010; Kraus et al., 2011; Zandigiacomo et al., 2011; Ленгесова, 2012; Щуров и др., 2012; Matošević, 2012; Seljak, 2012; Voevé, 2013; Glavendekić et al., 2013; Jurášková et al., 2014; Doychev, 2015; Mol, Vonk, 2015]. AU – Австрия, BE – Бельгия, BU – Болгария, CT – Центральная часть Европейской России, CZ – Чехия, DE – Германия, HR – Хорватия, HU – Венгрия, IT – Италия, MD – Молдова, NL – Нидерланды, PL – Польша, RO – Румыния, SK – Словакия, SL – Словения, SR – Сербия, ST – Южная часть Европейской России, UA – Украина.

1995], но является он аборигенным или проник из Японии, не установлено. Предполагают, что естественный ареал ильмового пилильщика, вероятнее всего, охватывает Японию, восток Китая, Корейский п-ов и российский Дальний Восток [Сундуков, 2009]. В Европе *A. leucopoda* впервые был отмечен в 2003 г. в Венгрии и Польше [Blank et al., 2010] (рис. 1).

В ходе экспедиционных исследований, проведённых нами в июле 2015 г., очаги вредителя были отмечены в предгорных районах Ка-

бардино-Балкарии (г. Нальчик), Северной Осетии-Алании (пос. Эльхотово, Кировский район). Обследование городских насаждений Симферополя и Ялты в сентябре 2015 г. также позволило выявить многочисленные очаги пилильщика на вяза приземистом в Крыму (рис. 2).

На территории Украины, до наших исследований, вид был отмечен только в Луганской обл. (Меловский район, заповедник «Стрельцовская степь») в 2006 г. и в городе Харьков в

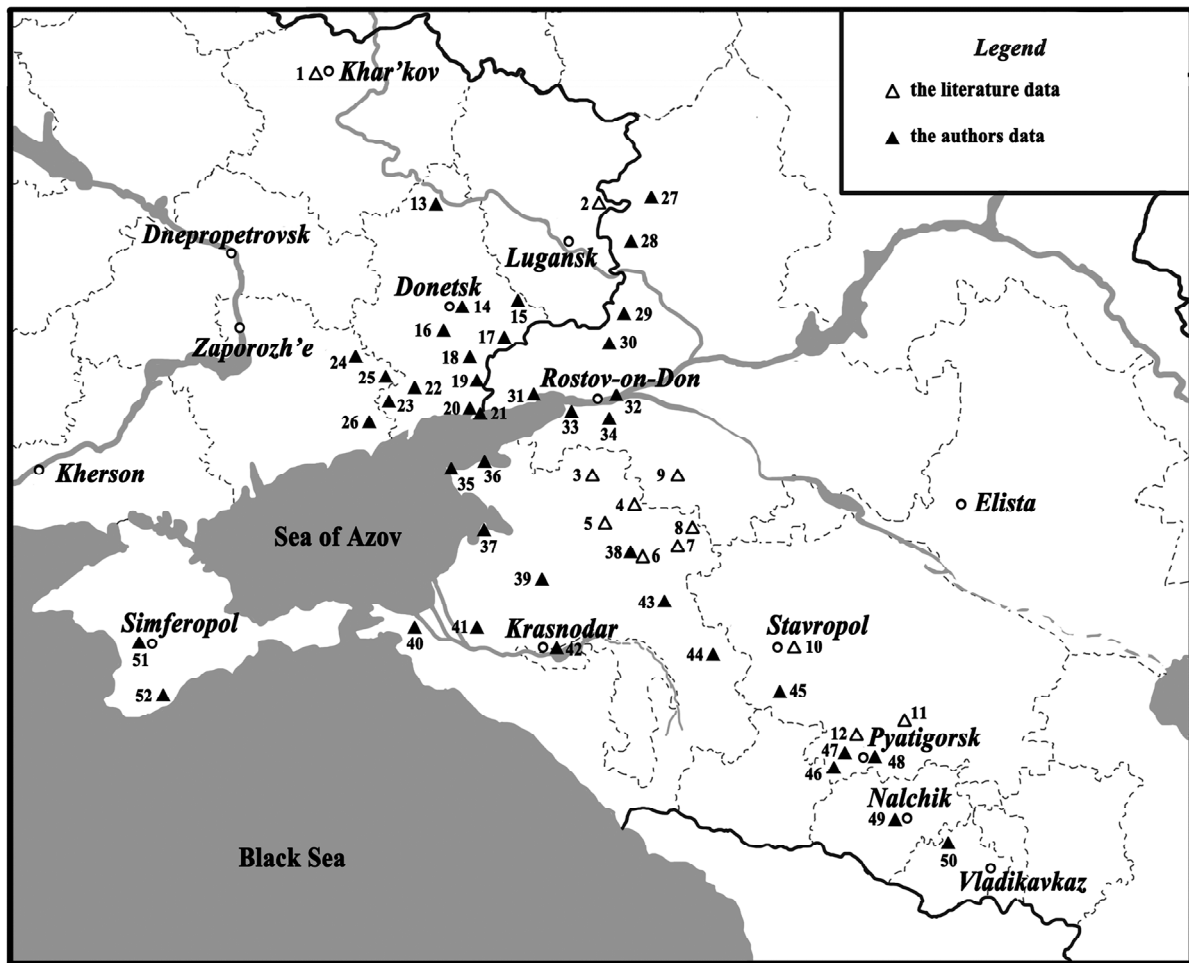


Рис. 2. Карта-схема точек сбора материала: Харьковская обл.: 1 – Харьков; Луганская обл.: 2 – заповедник «Стрельцовская степь»; Донецкая обл.: 13 – Славянск, 14 – Донецк, 15 – Снежное, 16 – пгт Старобешево, 17 – Амвросиевка, 18 – Тельманово, 19 – с. Клинкино, 20 – Новоазовск, 21 – с. Седово, 22 – Волноваха, 23 – заповедник «Каменные Могилы»; Запорожская обл.: 24 – пгт Куйбышево, 25 – пгт Розовка, 26 – с. Андреевка; Ростовская обл.: 9 – Егорлыкский район, 27 – Миллерово, 28 – станция Глубокая, 29 – станция Лиховской, 30 – станция Сулин, 31 – Таганрог, 32 – Ростов-на-Дону, 33 – Азов, 34 – Батайск; Краснодарский край: 3 – Кушевской район, 4 – Крыловской район, 5 – Павловский район, 6 – Тихорецкий район, 7 – Новопокровский район, 8 – Белоглинский район, 35 – с. Должанская, 36 – Ейск, 37 – Приморско-Ахтарск, 38 – Тихорецк, 39 – Тимашевск, 40 – Темрюк, 41 – Славянск-на-Кубани, 42 – Краснодар, 43 – Кропоткин, 44 – Армавир; Ставропольский край: 10 – Ставрополь, 11 – Нижне-Кумское лесничество, 12 – Бештаугорское лесничество, 45 – Невинномысск, 46 – Кисловодск, 47 – Лермонтов, 48 – Пятигорск; Кабардино-Балкарская Республика: 49 – Нальчик; Республика Северная Осетия-Алания: 50 – пос. Эльхотово; Крым: 51 – Симферополь, 52 – Ялта.

2009 г. [Blank et al., 2010]. Маршрутное обследование лесополос, расположенных вдоль железных дорог, автомобильных трасс международного, областного и местного значения, проведённое нами в 2014–2015 гг., позволило выявить очаги пилильщика в Запорожской и Донецкой областях. Анализируя историю расселения вида, вполне логично предположить проникновение *A. leucopoda* в Северное Приазовье с территории Западной Европы. Исходя из этого предположения, пилильщик-зигзаг должен встречаться во всех областях степной и лесостепной зоны Украины. Однако до настоящего времени данными о распространении вида в других областях Украины мы не располагаем. В то же время обращает на себя внимание движение вспышки численности с востока на запад. Так, локальные очаги пилильщика фиксировались в Ставропольском крае в 2007 г. [Гниненко и др., 2013], в 2010 г. на Кубани (Краснодарский край, Россия) [Щуров и др., 2012], в 2011 г. широкомасштабная вспышка численности *A. leucopoda* отмечена в Ростовской обл., вся западная часть которой оказалась заселена пилильщиком [Артохин и др., 2012]. Это не исключает возможности проникновения вида в Приазовье и с востока (Ставрополье, Краснодарский край), а возможно, с запада и востока одновременно. Примечателен и тот факт, что во всех случаях вид был зафиксирован только после достижения значительной численности, когда наносимые им повреждения не могли быть не замеченными, а следовательно, о времени, ушедшем на натурализацию и наращивание численности, мы можем только догадываться. Обладая слабыми миграционными способностями, вид, тем не менее, демонстрирует высокую скорость захвата новых территорий, чему, по нашему мнению, способствуют по меньшей мере два фактора – партеногенетическое размножение и широкое использование ильмовых пород для создания придорожных лесополос. Не будучи приспособленными к длительному полёту, имаго могут быть легко завезены автотранспортом, на который они попадают случайно, на значительные расстояния в крайне ограниченное время.

Кормовые растения

Пилильщик-зигзаг относится к монофагам и развивается исключительно на представителях рода *Ulmus*. В литературе есть указания о возможности питания личинок (в лабораторных условиях) листьями хмеля обыкновенного (*Humulus lupulus* L.) [Boevé, 2013]. В Японии развитие личинок отмечено на *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. и *U. pumila* [Blank et al., 2010]. Развитие пилильщика в Европе было зафиксировано практически на всех автохтонных и адвентивных видах вяза. В Германии пилильщик не был отмечен на 8 из 18 обследованных видов, формах и гибридах вязов. При этом непоражаемость 7 из них вызывает сомнение у авторов исследования в связи с недостаточным количеством наблюдений, и только на *U. laevis* Pall. пилильщик достоверно отмечен не был [Blank et al., 2014]. Вместе с тем, в Болгарии развитие пилильщика отмечено исключительно на *U. minor* Mill. (= *campestris* L.), в то время как все обследованные растения *U. laevis* оказались не повреждёнными [Doychev, 2015]. В Италии, Венгрии, Сербии и Хорватии развитие пилильщика отмечено на *U. minor*, *U. pumila* и *U. glabra* Huds. [Zandigiacomo et al., 2011; Matošević, 2012; Csóka et al., 2012; Glavendekić et al., 2013].

В то же время фактическая уязвимость различных видов и форм ильмовых требует специального изучения. К числу наиболее уязвимых в западной Европе относятся *U. minor* и *U. glabra* [Seljak, 2012]. В Румынии дефолиация *U. glabra* в 2006 г. колебалась от 74 до 98%, в это же время в Будапеште (Венгрия) поражение листовой *U. pumila* достигало 70% [Glavendekić, 2013]. На территории Среднего Поволжья (Ульяновская обл.) личинки отмечались исключительно на листьях вяза приземистого даже при наличии рядом других видов ильмов, в частности *U. glabra* [Ленгесова, Мищенко, 2013]. На территории Донбасса пилильщик-зигзаг был отмечен на *U. pumila* и *U. minor*, однако степень повреждения вяза приземистого была значительно выше. Полная дефолиация отмечалась только в насаждениях вяза приземистого (рис. 3). На *U. laevis* и *U. glabra* пилильщик обнаружен не был.



Рис. 3. Дефолиация ветрозащитных насаждений вяза приземистого (июль 2015 г., окрестности города Новоазовска, Донецкая обл.).

Несмотря на то, что в пределах Донецкой обл. пилильщик-зигзаг встречается повсеместно, степень повреждений, наносимых им вязу приземистому, в различных лесорастительных условиях принципиально отличается (табл.).

В 2014 г. в центральной части области (Донецк) личинки пилильщика отмечались как на

В 2014 г. в центральной части области (Донецк) личинки пилильщика отмечались как на

Таблица. Степень дефолиации (отчуждение) вяза приземистого на стационарных пунктах наблюдения

Пункт учёта	Дата проведения учёта	Количество учётных деревьев, экз.	Среднее значение степени дефолиации, %
Охранная зона заповедника «Каменные Могилы» (Запорожская обл., Розовский р-н)	10.07.2014	10	97.9±0.53
Город Донецк, уличное насаждение (ул. Розы Люксембург)	15.07.2014	5	1.3±0.21
Город Донецк, Парк им. А.С. Щербакова	15.07.2014	3	2.3±0.20
Город Донецк, Донецкий ботанический сад	16.07.2014	3	1.6±0.50
Город Донецк, уличное насаждение (ул. Розы Люксембург)	24.07.2015	5	5.6±0.22
Город Донецк, Парк им. А.С. Щербакова	24.07.2015	3	53.2±3.38
Город Донецк, Донецкий ботанический сад	24.07.2015	3	61.7±0.65
Город Амвросиевка, полезащитная лесополоса	27.07.2015	10	79.3±1.78
Город Амвросиевка, одиночные деревья	27.07.2015	3	95.4±1.27
Село Белояровка, Амвросиевский р-н, полезащитная лесополоса	28.07.2015	10	4.9±0.49
Северные окрестности города Новоазовск, ветрозащитная лесополоса	30.07.2015	10	74.7±1.94

одиночных деревьях, так и в насаждениях, при этом численность не превышала 1–2 личинок на 100 ростовых точек. В этот же период в южных районах в полевых защитных и придорожных насаждениях уже к июлю отмечалась практически полная дефолиация вяза приземистого (табл.). В 2015 г. в насаждениях Донецка отмечались отдельные деревья, на которых дефолиация достигала 50–60%, но основная масса деревьев сохраняла незначительную поражённость, не превышающую 5% (табл.). На территории Амвросиевского района в 2015 г. в распространении вида была отчётливо выражена очаговость, при этом участки с минимальным поражением, не превышающим 4–5%, чередовались с очагами, в которых дефолиация достигала 80–90% (табл.). К началу июля многие деревья в очагах успевают частично возобновить листву (рис. 4А), но это совпадает с началом развития нового (третьего) поколения пилильщика. В результате развития более многочисленных третьего и четвертого поколений к окончанию вегетационного периода деревья остаются практически без листвы. Актуальность проблеме придаёт и тот факт, что в аридных условиях Приазовья большинство насаждений *U. pumila* на-

ходится в физиологически ослабленном состоянии, что способствует развитию периодических массовых вспышек ксилофагов, где ведущую роль играет *Scolytus kirschii* Skalitzky, 1876. Решающая роль *S. kirschii* в усыхании ильмовых насаждений в степи отмечалась ещё в XIX в. [Шевырёв, 1893], что полностью подтверждается и нашими исследованиями [Нікуліна, 2014]. Появление нового фитофага, способного формировать очаги с высокой численностью, создаёт угрозу полного выпадения вяза приземистого из искусственных лесонасаждений Приазовья.

Биология

Партеногенетический вид (телитокія). Продолжительность жизни имаго в лабораторных условиях, по нашим данным, не превышала 7 дней. Самки не нуждаются в дополнительном питании и не способны к длительному полёту, яйцекладку начинают в день выхода из кокона. В течение жизни самка откладывает от 7 до 49 яиц в верхушки зубчиков листьев [Blank et al., 2010]. Стадия яйца продолжается от 4 до 8 дней. Личинка проходит шесть возрастов, завершая развитие в течение 10–18 дней [Blank et al., 2010; Ленгесова, Мищенко, 2013; Glaven-

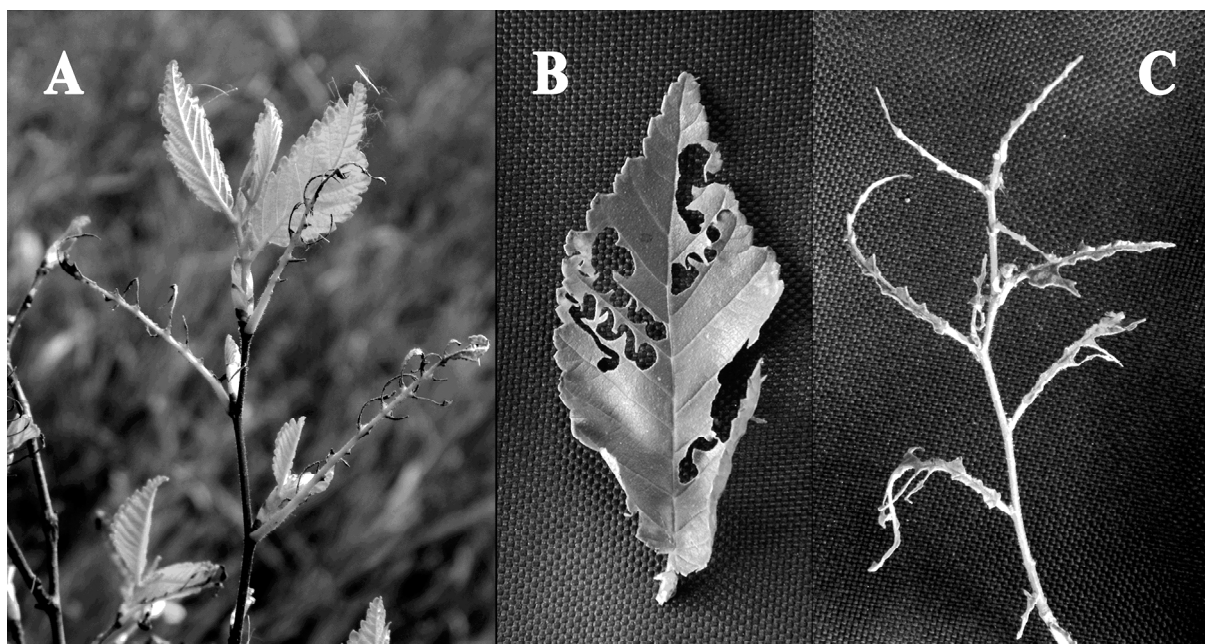


Рис. 4. Повреждения вяза приземистого личинками *Aproceros leucopoda*: А – восстановление листвы после развития первого и второго поколений пилильщика, В – характерное повреждение листа личинками младших возрастов, С – полное объедание листьев личинками старших возрастов (Донецкая обл., г. Амвросиевка, июль 2015 г.).

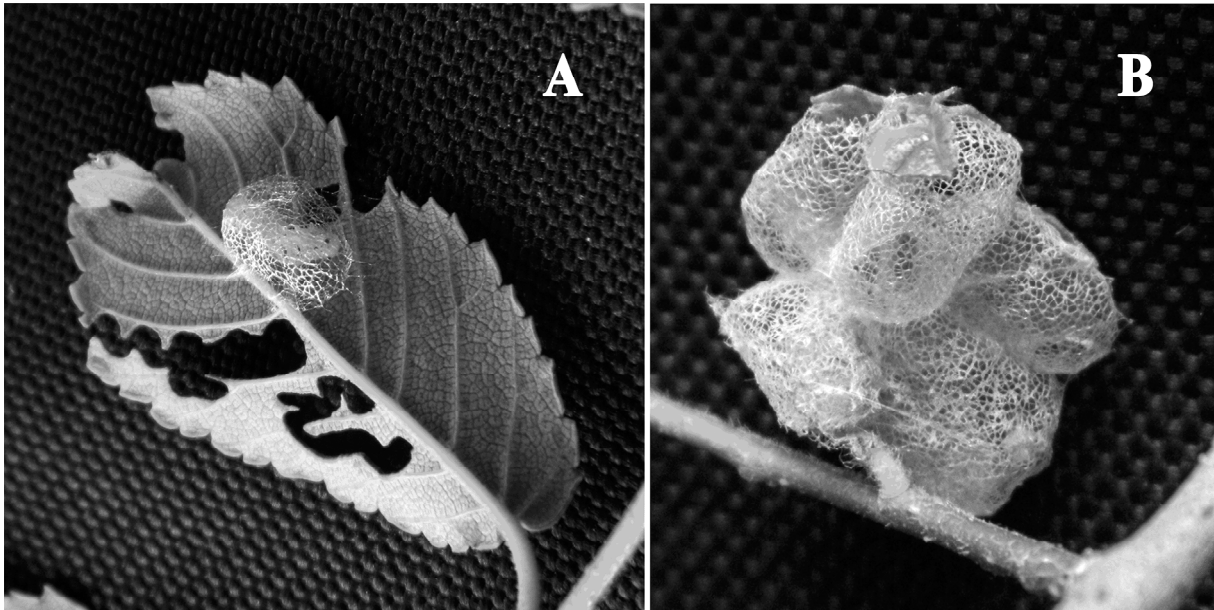


Рис. 5. Коконы *Aproceros leucopoda* летнего поколения: А – одиночный, В – «друзы» коконов (Запорожская обл., Розовский р-н, полезащитная лесополоса в окрестностях заповедника «Каменные Могилы», июль 2014 г.).

dekić et al., 2013]. Молодые личинки выедают на листовой пластинке характерный зигзагообразный ход (рис. 4В).

Личинки старших возрастов поедают листовую пластинку целиком, оставляя только наиболее толстые жилки (рис. 4С). Летние поколения пилильщика окукливаются на нижней стороне листьев, ветвях и в трещинах коры в светлом кружевном коконе (рис. 5А). При высокой численности коконы часто образуют «друзы», включающие до 6–7 коконов (рис. 5В).

Окукливание отмечается на 2–3-й день после сооружения кокона, фаза куколки продолжается от 3 до 7 дней. Таким образом, полный цикл развития летнего поколения от яйца до имаго составляет 19–36 дней.

Количество поколений и период активности в различных точках ареала заметно отличаются. В Японии лёт имаго отмечен с середины мая до начала сентября; в Венгрии, Италии и на юге России активность имаго начинается несколько раньше и проходит с середины апреля до начала сентября [Blank et al., 2010; Zandigiacomo et al., 2011; Артохин и др., 2012]. В Нидерландах лёт имаго проходит с конца апреля до середины сентября, уходящие на зимовку личинки последнего поколения встречаются до середины октября [Mol, Vonk,

2015]. На территории Донбасса имаго встречаются с начала мая до начала августа, к концу первой декады августа фиксируются только личинки средних и старшего возрастов.

Будучи поливольтинным видом, пилильщик даёт в течение года ряд неотчётливо отделённых друг от друга поколений, в результате чего на протяжении всего периода активности вида в природе можно встретить все фазы развития. В Японии и европейских странах в течение года развиваются три полных поколения [Blank et al., 2010]. В то же время в Нидерландах отмечают от 4 до 5, возможно, 6 поколений [Mol, Vonk, 2015]. На юге и в центральных районах Ростовской обл., по наблюдениям 2011 г., регистрировалось три поколения, первое – май, второе – июнь, третье – июль, в сентябре – октябре активные фазы пилильщика не отмечались [Артохин и др., 2012]. По данным Н.С. Сорокина [2013], в Ростовской обл. развивается три полных поколения и одно неполное, уходящее на зимовку. На территории Среднего Поволжья (Ульяновская обл.) достоверно установлено два поколения, наличие третьего предполагается [Ленгесова, Мищенко, 2013].

В Северном Приазовье развитие личинок первого поколения отмечалось нами с начала

мая до начала июня, второго – с начала июня до начала июля, третьего – с начала до конца июля. Яйцекладки последнего четвёртого, зимующего, поколения отмечались с начала третьей декады июля до начала августа. С середины августа (по наблюдениям 2014–2015 гг.) активные фазы пилильщика нами не отмечались. Зимует пилильщик на стадии эонимфы (взрослой личиночной формы, закончившей питание) в плотных овальных светло-коричневых сетчатых коконах (рис. 6), которые личинки формируют в листовой подстилке и верхних слоях почвы под кормовым растением на глубине до 3 см. Зимовочные коконы с эонимфами отмечены нами во второй декаде августа (14.08.2015). Предположительно часть особей зимует на стадии имаго, но места их зимовки не установлены [Артохин и др., 2012]. Окукливание происходит весной, взрослые особи вылетают через 5–7 дней [Ленгесова, Мищенко, 2013].

Хищники и паразиты

До настоящего времени на пилильщике-зигзаге специализированных хищников не отмечено. Поедание яиц отмечалось личинками златоглазок (Neuroptera, *Chrysopa* sp.) [Сорокин, 2013]. По нашим наблюдениям, в Приазовье на личинок пилильщика старшего и среднего возрастов активно охотятся Складчатокрылые осы

(Hymenoptera, Vespidae) *Paravespula germanica* (Fabricius, 1793) и *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1761). Кроме того, личинок массово поедают птицы: воробьи, синицы, скворцы.

Комплекс паразитов, связанных с *A. leucopoda*, изучен недостаточно. В качестве паразитов яиц на территории Румынии отмечались неспециализированные хальцидоидные наездники (Hymenoptera, Chalcidoidea) – *Tetrastichus rhosaces* (Walker, 1839), *Cyrtoptyx dacicida* (Masi, 1907), *Asecodes erxias* (Walker, 1848) [Pricop et al., 2012]. Из личинок и куколок, собранных нами в регионе, были выведены наездники-ихневмониды (Hymenoptera, Ichneumonidae). При этом степень поражения личинок и куколок второго поколения, собранных в Донецке, достигала 28%, личинок и куколок третьего поколения, собранных в Новоазовском районе – 3%.

Наличие целого комплекса паразитов и хищников до настоящего времени не оказывает сколько-либо заметного влияния на численность вида в регионе, о чём свидетельствует отмеченное нами расширение площади первичных очагов массового размножения и увеличение степени дефолиации вяза приземистого на стационарных пунктах наблюдения в Донецке. Возможно, в дальнейшем увеличение численности паразитов и энтомофагов позволит стабилизировать численность пилильщика.

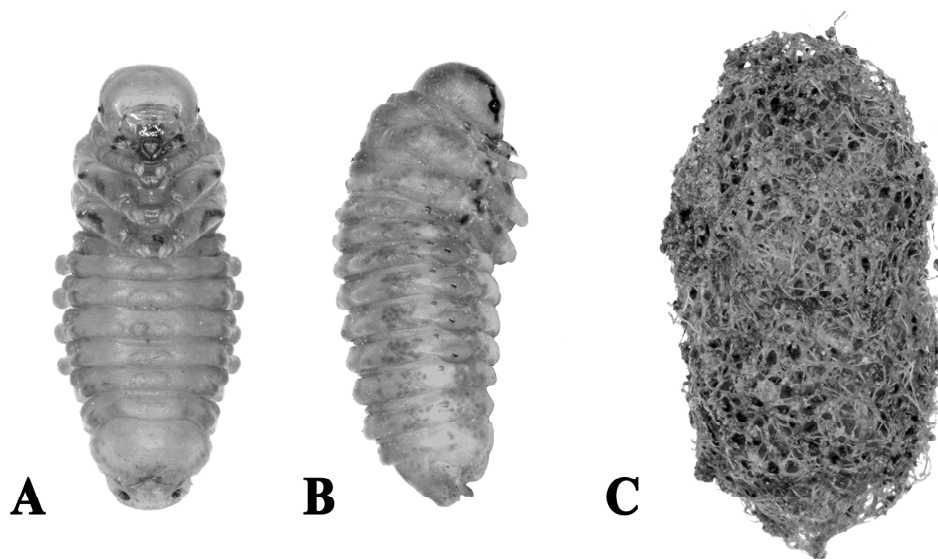


Рис. 6. Зимующая фаза *A. leucopoda*: А, В – эонимфа, извлечённая из кокона, С – зимовочный кокон (Донецкая обл., Новоазовский р-н, с. Клинкино, август 2015 г.).

Заключение

Вспышка численности *A. leucopoda* впервые зарегистрирована нами в Северном Приазовье в 2014 г. В 2015 г. отмечена тенденция к расширению площади первичных очагов массового размножения и усилению воздействия пилильщика на насаждения вяза приземистого (*U. pumila*), который является основной кормовой породой для данного вида. На настоящем этапе инвазии комплекс хищников и паразитов не оказывает заметного влияния на состояние популяции *A. leucopoda*. Появление нового фитофага, способного формировать очаги с высокой численностью, создаёт угрозу выпадения вяза приземистого из искусственных лесонасаждений Северного Приазовья.

Литература

- Артохин К.С., Игнатова П.К., Терсков Е.Н. Новые для фауны Ростовской области, в том числе инвазионные, виды насекомых // Кавказский энтомологический бюллетень. 2012. Т. 8, вып. 2. С. 199–202.
- Гниненко Ю.И., Гниненко М.Ю., Раков А.Г. Новые обнаружения ильмового пилильщика-зигзаг в России // Защита и карантин растений. 2013. № 3. С. 40–41.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. Список пилильщиков и рогахвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий // Энтомологическое обозрение. 1995. Т. 74, вып. 2. С. 395–415.
- Ленгесова Н.А. Ильмовый пилильщик (*Aproceros leucopoda* Takeuchi, 1939) – новый для территории Ульяновской области вредитель вяза // В сб.: Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2012. Вып. 13. С. 136–139.
- Ленгесова Н.А., Мищенко А.В. Биология, экология и молекулярно-генетическое исследование ильмового пилильщика *Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939) (Hymenoptera: Argidae) – вредителя вяза в Среднем Поволжье // Кавказский энтомологический бюллетень. 2013. Т. 9, вып. 1. С. 163–167.
- Нікуліна Т.В. Жуки-короїди (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) південного сходу України (фауна, географічне поширення, особливості біології): Автореф. дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук: спеціальність 03.00.24 «Ентомологія». Київ, 2014. 22 с.
- Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. Сосудистые растения юго-востока Украины. Донецк: Ноулидж, 2010. С. 65.
- Сорокин Н.С. Ильмовый пилильщик в Ростовской области // Защита и карантин растений. 2013. № 11. С. 35–37.
- Сундуков Ю.И. Подотряд Symphyta – Сидячебрюхие // В кн.: Насекомые Лазовского заповедника / Под ред. С.Ю. Стороженко. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 212–220.
- Шевырѐв И. Описание вредных насекомых степных лесничеств и способов борьбы с ними. СПб.: Типография И.Н. Скороходова, 1893. С. 114–116.
- Щуров В.И., Гниненко Ю.И., Ленгесова Н.А., Гниненко М.Ю. Ильмовый пилильщик в европейской России // Защита и карантин растений. 2012. № 2. С. 37–38.
- Blank S.M., Hara N., Mikulás J., Csóka G., Ciornei C., Constantineanu R., Constantineanu I., Roller L., Altenhofer E., Huflejt T., Véték G. *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera: Argidae): An East Asian pest of elms (*Ulmus* spp.) invading Europe // European Journal of Entomology. 2010. Vol. 107. Issue 3. P. 357–367.
- Blank S.M., Köhler T., Pfannenstill T., Neuenfeldt N., Zimmer B., Jansen E., Taeger A., Liston A.D. Zigzagging across Central Europe: recent range extension, dispersal speed and larval hosts of *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera, Argidae) in Germany // Journal of Hymenoptera Research. 2014. Vol. 41. P. 57–74.
- Boevé J.L. First record in Belgium of the invasive sawfly *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera: Argidae) and some related ecological data // Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie. 2013. Vol. 149. P. 217–221.
- Csóka G., Hirka R., Szöcs L., Szabóky C. Newest Uninvited Insect Guests in the Hungarian Forests // Forstschutz Aktuell. 2012. № 55. P. 30–31.
- Doychev D. First record of the invasive Elm sawfly *Aproceros leucopoda* Takeuchi (Hymenoptera: Argidae) in Bulgaria // Silva Balcanica. 2015. Vol. 16. № 1. P. 108–112.
- Glavendekić M. Нова инвазивна врста *Aproceros leucopoda* Takeuchi (Hymenoptera: Argidae) у Србији – штеточина брестова // В сб.: Пејзажна хортикултура 2013. Београд, 2013. С. 29–36.
- Glavendekić M., Petrović J., Petaković M. Strana invazivna vrsta *Aproceros leucopoda* Takeuchi (Hymenoptera: Argidae) – štetočina brestova u Srbiji // Šumarstvo. 2013. Vol. 65. Br. 1–2. P. 47–56.
- Jurášková M., Hradil K., Macek J. Pilatěnka *Aproceros leucopoda* – nový invazní škůdce v České republice // Rostlinolékař. 2014. Vol. 3. P. 21–23.
- Kraus M., Liston A.D., Taeger A. Die invasive Zick-Zack-Ulmenblattwespe *Aproceros leucopoda* Takeuchi, 1939 (Hymenoptera: Argidae) in Deutschland // Deutsche Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie. 2011. Vol. 25. № 3. P. 117–119.
- Matošević D. Prvi nalaz brijestove ose listarice (*Aproceros leucopoda*), nove invazivne vrste u Hrvatskoj // Šumarski list. 2012. Vol. 136, Br. 1–2. P. 57–61.
- Mol A.W.M., Vonk D.H. De iepenzigzagbladwesp *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera, Argidae), een invasieve exoot in Nederland // Entomologische Berichten. 2015. Vol. 75. № 2. P. 50–63.
- Pricop E., Cardaş G., Ciornei C., Andriescu I. On the egg parasitoids of *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera:

- Argidae), an invasive pest species from Japan // ABAH Bioflux. 2012. Vol. 4. Issue 2. P. 43–46.
- Seljak G. Six new alien phytophagous insect species recorded in Slovenia in 2011 // Acta entomologica slovenica. 2012. Vol. 20. № 1. P. 31–44.
- Takeuchi K. A systematic study on the suborder Symphyta (Hym.) of the Japanese Empire (II) // Tenthredo. 1939. Vol. 2. № 4. P. 393–439.
- Zandigiaco P., Cagnus E., Villani A. First record of the invasive sawfly *Aproceros leucopoda* infesting elms in Italy // Bulletin of Insectology. 2011. Vol. 64. № 1. P. 145–149.

POPULATION SURGE OF ZIGZAG ELM SAWFLY (*APROCEROS LEUCOPODA* (TAKEUCHI, 1939): HYMENOPTERA: ARGIDAE) IN NOTHERN SEA OF AZOV REGION

© 2015 Martynov V.V.¹, Nikulina T.V.²

Public Institution Donetsk Botanical Garden, Donetsk 83059, Illicha pr. 110.
e-mail: ¹martynov.scarab@yandex.ua, ²nikulinatanya@mail.ru

Zigzag elm sawfly *Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939) is a dangerous invasive pest of elm trees, which quickly spreads in Europe. The initial range of *A. leucopoda* covers Japan, the east of China, Korean Peninsula and Russian Far East. In the territory of Ukraine the species was found for the first time in 2006 in Lugansk region. The first population surge of Zigzag elm sawfly was registered in artificial plantations of Siberian elm (*Ulmus pumila*) at Donetsk and Zaporozh'e regions in the summer of 2014. It led to complete defoliation of plantations at a large area. The wide distribution, quantity and scale of damage testify that the species had become naturalized completely in the region. The appearance of new dangerous pest demands the development and adoption of measures to control pest populations.

Key words: invasion, *Aproceros leucopoda*, Zigzag elm sawfly, *Ulmus*, population surge.

УДК: 632.76

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНВАЗИОННОГО ПРОЦЕССА У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2016 Орлова-Беньковская М.Я.

ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Ленинский пр., 33.
e-mail: marinaorlben@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.11.2016

Анализ собственных и литературных данных позволил выявить основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых европейской части России. В регионе отмечено 168 чужеродных видов жуков из 30 семейств. 102 из них вредители. Для вселенцев характерны следующие местообитания: помещения, агроценозы, биоценозы населённых пунктов и рудеральные местообитания, но более 50% видов переходит к обитанию и в естественных биотопах: в лесах, убежищах животных и т. д. Ни один вид-вселенец пока не изменил характер естественных сообществ коренным образом, однако пять видов стволовых вредителей, недавно проникших в регион Восточной Азии, могут потенциально нанести большой ущерб лесам европейской части России: *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), *Anisandrus maiche* (Curculionidae, Scolytinae), *Xyleborinus attenuatus* (Curculionidae, Scolytinae) и *Xylosandrus germanus* (Curculionidae, Scolytinae). Около половины видов непреднамеренно интродуцированы с продукцией растительного и животного происхождения, около 25% – с растительными субстратами (сено, компост), около 10% – с древесиной, около 14% – с живыми растениями, менее 5% преднамеренно интродуцированы. Естественные ареалы чужеродных жесткокрылых европейской части России находятся в Средиземноморском регионе, Восточной и Юго-Восточной Азии, Средней Азии, Африке, Южной и Северной Америке, Западной Европе и Австралии. Наибольшее число вселенцев (около 20%) происходит из Восточной Азии. Большинство чужеродных жесткокрылых проникли в европейскую часть России не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). В последние 20 лет усилился приток видов из Восточной Азии. За последние 20 лет лидерами по числу новых видов-вселенцев в европейскую часть были Краснодарский край и Адыгея (обнаружено 14 видов) и Московская обл. (обнаружено 8 видов). Процесс вселения чужеродных видов жуков в европейскую часть России ускоряется. За последние 20 лет в регион проникло больше видов, чем за аналогичные периоды в прошлом: 42 вида, из которых 23 вида – вредители. Доля новых вселенцев, связанных с живыми растениями, с середины XX в. постоянно растёт и в последние 20 лет превысила 50%. Для чужеродных жуков характерны широкие ареалы. Среди таких видов европейской части России 80% обосновались не только в Европе, но и в других частях света, более 50% стали космополитическими. Расселение, как правило, происходит быстро: на тысячи километров за десятки лет.

Ключевые слова: чужеродные виды, инвазии, жесткокрылые, векторы инвазии, регионы-доноры, регионы-реципиенты, биотопическая приуроченность.

Введение

Чужеродные жесткокрылые (Coleoptera) – самая массовая группа чужеродных членистоногих Европы, причём в последние годы число видов-вселенцев этого отряда быстро растёт [Denux, Zagatti, 2010]. За последние десятилетия в европейской части России появился ряд новых видов жуков, в том числе вредителей

[Ижевский, 2008; 2013; Семёнов, Егоров, 2009; Коротяев, 2011, 2015; Арзанов, 2013; Мартынов, Никулина, 2015; Карпун, Волкович, 2016; Kovalev, 2016; Kovalenko et al., 2016; Набоженко, Колов, 2016]. Изучение чужеродных видов жесткокрылых стало вопросом экологической и экономической безопасности, так как они наносят урон сельскому и лесному хозяйству

[Масляков, Ижевский, 2011]. Вместе с тем, Россия существенно отстаёт от других стран Европы по степени изученности инвазий жесткокрылых. Составлены каталоги чужеродных жуков Австрии – 147 видов [Rabitsch, Schuh, 2002], Германии – 143 вида [Geiter et al., 2002], Чехии – 110 видов [Šefrová, Laštůvka, 2005], Албании, Болгарии и Македонии – 87 видов [Tomov et al., 2009], Молдовы – 75 видов [Munteanu et al., 2014]. До настоящего времени аналогичного каталога для жуков европейской части России не было. Опубликован только каталог чужеродных растительноядных насекомых европейской части России, включающий 26 видов жуков [Масляков, Ижевский, 2011]. Закономерности инвазий жесткокрылых в регионе практически не изучены.

Обобщение собственных данных (по 115 видам изучен материал из собственных сборов, сборов 44 коллег и пяти музейных коллекций), а также данных, приведённых в литературе (около 300 фаунистических публикаций), позволило установить, что в европейской части России отмечено 168 видов из 30 семейств. Концептуальной основой для выявления чужеродных видов послужил комплекс критериев чужеродного статуса вида у жесткокрылых [Орлова-Беньковская, 2016б]. Подробная информация о каждом из них с обоснованием его статуса приведена в Каталоге чужеродных видов жуков европейской части России, размещённом в Интернете [Орлова-Беньковская, 2016а]. Анализ собранной информации позволил выявить основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых европейской части России: (1) таксономический состав и биотопическое распределение видов-вселенцев, (2) векторы инвазии, (3) регионы-доноры и географические пути инвазии, (4) сроки вселения видов, (5) динамику числа и структуры инвазий в европейскую часть России, (6) скорость расселения, (7) регионы-реципиенты.

Таксономический состав и биотопическое распределение видов-вселенцев

Чужеродные виды принадлежат к 30 семействам (рис. 1). Семейство Acanthocnemidae

зарегистрировано в нашей фауне лишь в последнее время [Коваленко, 2012]. Примечательно, что соотношение между числом чужеродных видов в разных таксономических группах не соответствует соотношению между общим числом видов данных групп в фауне европейской части России. Например, маленькая группа притворяшки (Ptinidae: Ptininae) представлена десятью чужеродными видами, а самая большая группа, долгоносики, Curculionidae (кроме Scolytinae) – всего пятью.

Большое число известных чужеродных видов принадлежит к таксономическим группам, в которых много синантропных видов: Dermestidae, Tenebrionidae, Nitidulidae, Ptinidae, Bruchinae, Cryptophagidae, Latridiidae. Многие представители этих групп встречаются в продовольственных запасах, поэтому их часто непреднамеренно интродуцируют из одних регионов в другие. Много видов-вселенцев и среди Staphylinidae. Вектором инвазии представителей этого семейства служит непреднамеренная интродукция при перевозке сена, компоста и других субстратов растительного происхождения.

Число известных чужеродных видов каждого семейства зависит как от объективных, так и от субъективных факторов. К объективным факторам относится различный инвазионный потенциал. Представители разных семейств в разной степени связаны с деятельностью человека и поэтому имеют различные шансы быть занесёнными на новые территории. Субъективный фактор – возможность или невозможность достоверно установить чужеродный статус вида. Если жук в данном регионе встречается только в отапливаемых помещениях, то очевидно, что он не аборигенный. Но для жуков, которые натурализуются в открытых биотопах, установить чужеродное происхождение сложно. И в таких группах исследователи считают вселенцами только те виды, которые проникли на данную территорию буквально на глазах [Beenen, Roques, 2010]. К субъективным факторам относится неоднородность изученности фауны. Например, для такого семейства как Ptiliidae установление чужеродного статуса видов осложнено, так как

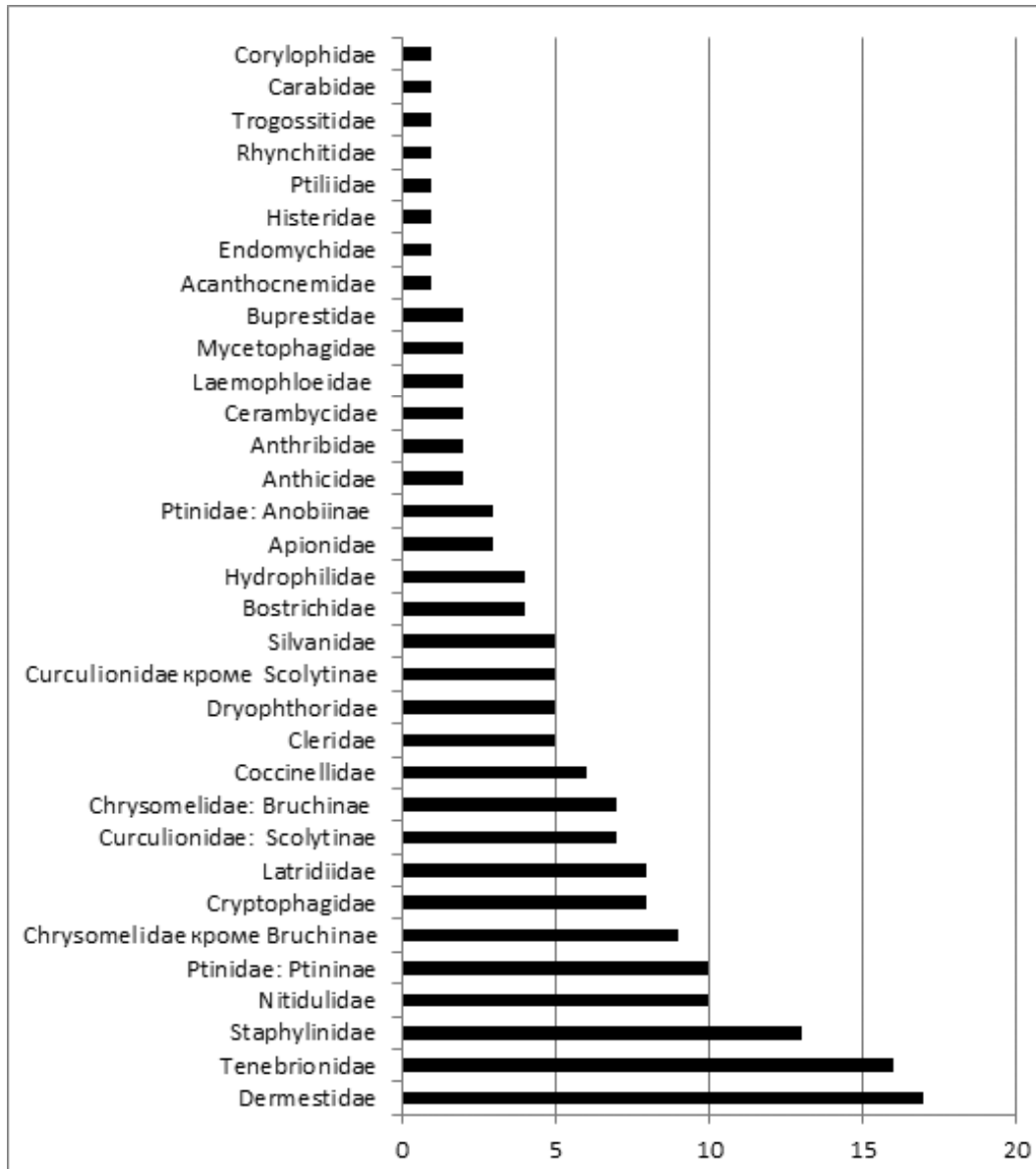


Рис. 1. Таксономический состав чужеродных видов европейской части России. На диаграмме зерновки (Chrysomelidae: Bruchinae), точильщики (Ptinidae: Anobiinae) и короеды (Curculionidae: Scolytinae) показаны отдельно от остальных представителей семейств Chrysomelidae, Ptinidae и Curculionidae, так как, во-первых, они резко выделяются по образу жизни и векторам инвазии, во-вторых, нет единого мнения по поводу таксономического статуса этих групп: одни систематики считают их подсемействами, другие – отдельными семействами.

представители группы имеют малый размер и часто остаются за рамками фаунистических исследований.

Западные специалисты полагают, что в каталогах чужеродных жуков европейских стран число видов семейств Chrysomelidae и Curculionidae занижено ввиду того, что, проникнув в новый регион, представители этих семейств становятся «экологически неотличимы» от аборигенных видов [Beenen, Roques, 2010]. Это предположение справедливо и по

отношению к европейской части России. Некоторые жуки-фитофаги проникли в регион вместе с культурными растениями и сорняками в прошлые столетия [Орлова-Беньковская, 2012; 2013б]. В ряде случаев невозможно установить чужеродный статус таких видов, так как в настоящее время эти жесткокрылые кормятся не только культурными, но и дикорастущими растениями. Например, если бы история недавнего вселения *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Chrysomelidae) не

была хорошо задокументирована, то этот вид, вероятно, считался бы аборигенным, так как он встречается не только в агроценозах, но и в естественных стациях, и в спектр его питания вошли аборигенные паслёновые [Alyokhin et al., 2013].

Более половины чужеродных видов жесткокрылых европейской части России встречается в помещениях (рис. 2). Это, прежде всего, вредители продовольственных запасов, такие, например, как *Sitophilus granarius* (Linnaeus, 1758) (Dryophthoridae) и *Oryzaephilus mercator* Fauvel, 1889 (Silvanidae), вредители кожаных изделий и другой продукции животного и растительного происхождения, например, *Attagenus fasciatus* (Thunberg, 1795) (Dermestidae), синантропные виды, обитающие в домашней пыли, например, *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 (Dermestidae), и вредители тепличного хозяйства, например, *Otiorhynchus sulcatus* (Fabricius, 1775) (Curculionidae).

Некоторые виды могут встречаться как в помещениях, так и за их пределами: в антропогенных и естественных биотопах. Например, складская быстрянка *Omonadus floralis* (Linnaeus, 1758) (Anthicidae) попадает как в помещениях, так и возле жилья, летит на свет

(собственные наблюдения), а вредитель запасов зерна мавританская козявка *Tenebroides mauritanicus* (Linnaeus, 1758) (Trogossitidae) в южных регионах встречается под корой в широколиственных лесах (собственные сборы). Многие чужеродные синантропные виды встречаются также в убежищах различных животных. Например, кожеед *Dermestes lardarius* (Linnaeus, 1758) (Dermestidae) встречается в норах хищных млекопитающих [Мордкович, Соколов, 1999; Власов, 2016], *Trogoderma glabrum* (Herbst, 1783) (Dermestidae) – в гнёздах одиночных ос [Kenis, 2005; Tomov et al., 2009], *Epauloecus unicolor* (Piller & Mitterpacher, 1783) (Ptinidae) – в гнёздах шмелей, птиц и грызунов [Егоров, 1995], *Alphitobius diaperinus* (Panzer, 1796) (Tenebrionidae) в гнёздах птиц и летучих мышей [Denux, Zagatti, 2010].

Около 7% видов встречаются исключительно или преимущественно в агроценозах. К этой группе относится, в частности, *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) (Chrysomelidae) [Орлова-Беньковская, 2012] и недавно обнаруженный в европейской части России вредитель цветводства *Luperomorpha xanthodera* (Fairmaire, 1888) (Chrysomelidae) [Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a]. Остальные виды

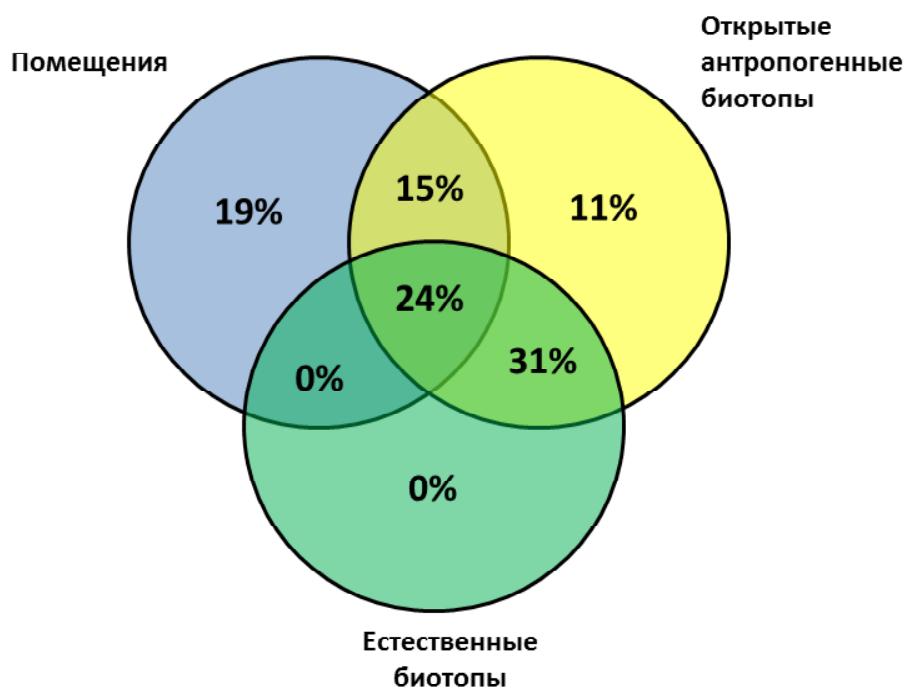


Рис. 2. Биотопическое распределение чужеродных видов жесткокрылых европейской части России.

чужеродных жесткокрылых, обитающие вне помещений, приурочены к таким антропогенным биотопам, как городские зелёные насаждения, рудеральные местообитания, навоз и другие органические остатки возле жилья.

Компостные и помойные кучи – это азональные антропогенные биотопы, в которых встречается специфический набор видов жесткокрылых. Благодаря обитанию в таких местах некоторые виды проникают далеко на север, где не могут существовать в других биотопах. Например, водолуб *Cercyon laminatus* Sharp, 1873 (Hydrophilidae) был найден в помойной куче на широте Полярного круга на 1000 км севернее известной ранее границы ареала (собственные данные), а стафилин *Oxytelus migrator* Fauvel, 1904 (Staphylinidae), происходящий из Юго-Восточной Азии, натурализовался в Финляндии [Ødegaard, Tømmerås, 2000].

На деревьях и кустарниках в городских зелёных насаждениях встречаются, во-первых, чужеродные жуки, личинки которых развиваются в древесине, например, *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Buprestidae), во-вторых, виды, личинки которых развиваются в семенах, например, *Exechesops foliatus* Frieser, 1995 (Anthribidae) [Коваленко, 2012], *Megabruchidius dorsalis* (Fehraeus, 1839) [Коротяев, 2015; и собственные сборы], *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) [Коротяев, 2011; и собственные сборы] (Chrysomelidae: Bruchinae) и *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) [Арзанов, 2013], в-третьих, божьи коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) и *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, 1853 (Coccinellidae), которых преднамеренно интродуцировали для борьбы с вредителями [Белякова, Поликарпова, 2012; и собственные сборы].

На травянистой растительности в рудеральных местообитаниях попадают виды, трофически связанные с сорняками, например, *Gronops inaequalis* Boheman, 1842 (Curculionidae) [Цуриков, 2009], *Phyllotreta paradoxa* Lopatin, 1956, *Psylliodes hyoscyami* (Linnaeus, 1758) (Chrysomelidae) [Беньковский, 2011], *Barynotus moerens* (Fabricius, 1792) (Curculionidae) [Орлова-Беньковская, 2009] и преднамеренно интродуцированный для борьбы с амброзией листо-

ед *Zygogramma suturalis* (Fabricius, 1775) (Chrysomelidae) [Ковалёв, Медведев, 1983]. Рудеральные местообитания в населённых пунктах и вдоль дорог служат опорными пунктами распространения чужеродных вредителей. Например, впервые найденный нами для европейской части России вредитель паслёновых *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer, 1847) (Chrysomelidae) был обнаружен не на сельхозугодьях, а на рудеральной растительности вблизи жилья [Orlova-Bienkowskaja, 2014б]. Очевидно, что в таких местах чужеродным вредителям бывает легче выжить, чем на полях, так как поля обрабатывают пестицидами, осуществляют севооборот и другие мероприятия, сдерживающие массовое размножение насекомых. В связи с этим особую актуальность приобретает изучение фауны рудеральных местообитаний. Такие биотопы обычно остаются за рамками фаунистических исследований, направленных на изучение типичных аборигенных, преимущественно ненарушенных биотопов. Они также оказываются вне поля зрения специалистов по защите растений, которые ведут мониторинг фауны на сельскохозяйственных угодьях.

В естественных сообществах встречается более половины видов чужеродных жесткокрылых европейской части России, но ни один вид не утратил связь с антропогенными биотопами. Некоторые ксилофаги (около 8% от общего числа чужеродных видов европейской части России) переходят к обитанию в лесах. До настоящего времени ни один чужеродный вид жесткокрылых не стал ключевым видом, кардинально меняющим естественные сообщества в европейской части России. Однако в других регионах такие случаи отмечены. Например, уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Curculionidae, Scolytinae) массово уничтожает пихтовые леса Сибири [Кривец и др., 2015], а ясенева изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* (Buprestidae) – ясенева леса Северной Америки [Emerald..., 2016]. Наибольшую потенциальную опасность для естественных сообществ европейской России представляют недавно натурализовавшиеся и быстро расселяющиеся стволовые вредители, происходящие из Восточной Азии: *Agrilus*

planipennis (Buprestidae) (первая находка в европейской части России в 2003 г.), *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) (Cerambycidae) (1967 г.), *Anisandrus maiche* (Eggers, 1942) (Curculionidae, Scolytinae) (2009 г.), *Xyleborinus attenuatus* (Blandford, 1894) (Curculionidae, Scolytinae) (после 1987 г.) и *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) (Curculionidae, Scolytinae) (2000 г.).

Итак, в целом для чужеродных жесткокрылых европейской части России характерны следующие местообитания: помещения, агроценозы, биоценозы населённых пунктов и рудеральные местообитания, но более 50% видов переходит к обитанию и в естественных биотопах: в лесах, в убежищах животных и т. д. Ни один вид-вселенец пока не стал ключевым, то есть не изменил характер естественных сообществ коренным образом, однако пять видов стволовых вредителей, проникших в регион за последние десятилетия из Восточной Азии, могут потенциально стать ключевыми и нанести большой ущерб лесам европейской части России. Соотношение между числом чужеродных видов в разных семействах не соответствует соотношению между общим числом видов данных семейств в фауне европейской части России, а в большей степени зависит от биотопической приуроченности.

Векторы, регионы-доноры и географические пути инвазии

Основным вектором инвазий жуков служит непреднамеренная интродукция при перевозке различных товаров (рис. 3). Преднамеренно были интродуцированы только шесть видов семейства Coccinellidae для борьбы с вредителями и амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* (Chrysomelidae) для борьбы с сорняком амброзией.

Около половины чужеродных видов жуков проникли в европейскую часть России при импорте продовольственных запасов и другой продукции растительного и животного происхождения. Нередко жуков завозят с фруктами, овощами и орехами. Например, таким путём была занесена сухофруктовая блестянка *Carpophilus hemipterus* (Linnaeus, 1758) (Nitidulidae). Интересно, что таким же образом попадают за пределы естественного ареала не только вредители, но и хищные жуки, которые кормятся этими вредителями. Например, хищный стафилин *Oligota parva* Kraatz, 1862 (Staphylinidae) проник в Европу с грузами арахиса и фруктов из Южной Америки [Horion, 1949].

С древности и до настоящего времени жуков разносят с зерном и семенами. Например, таким образом шло расселение амбарных долгоносиков (род *Sitophilus*), которые в резуль-



Рис. 3. Основные векторы инвазии жесткокрылых в европейскую часть России.

тате стали космополитическими [Мордкович, Соколов, 1999]. Вектором инвазии зерновок (подсемейство Bruchinae) служит завоз с семенами зернобобовых [Beenen, Roques, 2010]. Перевозка продуктов животного происхождения, изделий из кожи и зоологических коллекций приводит к распространению представителей Dermestidae и Ptinidae [Denux, Zagatti, 2010].

Для жуков, связанных с разлагающимися растительными субстратами, вектором инвазии часто становится непреднамеренная интродукция при перевозке остатков растительного происхождения (компост, пищевые отходы, гнилые овощи). В частности, *Cercyon laminatus* (Hydrophilidae) расселяется по Европе и заходит далеко на север благодаря непреднамеренной интродукции при перевозке компоста [Ødegaard, Tømmerås, 2000; и собственные данные]. Многие жуки различных экологических групп зимуют, укрывшись среди растительных остатков [Цуриков, 2009]. Их тоже вполне могут завозить за пределы естественного ареала с такими остатками.

Для видов, обитающих в навозе, например, для стафилина *Philonthus rectangulus* Sharp, 1874 (Staphylinidae), вектором инвазии служит непреднамеренная интродукция при перевозке органических удобрений [Нужных, 2004]. А жуки, которые часто встречаются в птичьей помёте, например, *Bisnius parvus* (Sharp, 1874) (Staphylinidae), могут быть занесены при перевозке птицы [Denux, Zagatti, 2010].

Многих жуков переносят с рассадой. Особенно легко расселяются таким образом жуки, у которых личинки развиваются на корнях. Например, табачная блошка *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer, 1847) (Chrysomelidae) распространяется с рассадой табака [Beenen, Roques, 2010]. Экзотическим вариантом такого способа расселения служит перенос с экспортируемыми из Японии бонсай. Считается, что с бонсай расселяется усач *Callidiellum rufipenne* (Motschulsky, 1861) (Cerambycidae) [Michigan..., 2016]. Одним из важнейших векторов инвазии видов отряда Homoptera служит перенос с цветочной срезкой [Миронова, Ижевский, 2002]. Однако для отряда Coleoptera этот

путь расселения, по-видимому, не имеет большого значения. В фауне чужеродных жуков европейской части России нет ни одного вида, для которого была бы доказана интродукция с цветочной срезкой. Не исключено, что со срезанными цветами на нашу территорию проникли имаго *Luperomorpha xanthodera* (Fairmaire, 1888) (Chrysomelidae), однако более вероятно занос личинок этого вида на корнях саженцев.

Ксилофильных жесткокрылых интродуцируют при перевозке древесины и деревянных изделий. Таким образом, в частности, расселяются представители семейств Bostrichidae, Cerambycidae и Buprestidae. Возможен завоз жуков и при перевозке книг. Например, *Nicobium castaneum* (A.G. Olivier, 1790) (Ptinidae: Anobiinae) встречается в мебели из мягких пород дерева и в старых книгах [Denux, Zagatti, 2010]. Жуки могут проникать на удалённые территории в почтовых посылках. Например, *Mezium affine* Boieldieu, 1856 (Ptinidae), который поедает почтовый клей, – типичный обитатель почтовых отделений по всему миру [Егоров, 1995; Rabitsch, Schuh, 2002].

Бывает и так, что жуки попадают далеко за пределы естественного ареала при случайном завозе с товарами, не имеющими прямого отношения к их образу жизни. Непреднамеренный занос транспортными средствами служит одним из основных векторов распространения чужеродных жесткокрылых. Поэтому районы транспортных узлов наиболее уязвимы для инвазий и становятся опорными пунктами дальнейшего распространения чужеродных видов.

В настоящее время, когда межконтинентальные полёты стали обычным явлением, воздушный транспорт стал важным вектором проникновения жуков далеко за пределы естественных ареалов. Например, западный кукурузный корневой жук *Diabrotica virgifera* LeConte, 1868 (Chrysomelidae) был завезён в Югославию из США в 1992 г. самолётами [ВНИИКР..., 2012]. Два новых для европейской части России чужеродных вредителя: *Luperomorpha xanthodera* (Fairmaire, 1888) и

Medythia nigrobilineata (Motschulsky, 1861) (Chrysomelidae) были найдены автором в непосредственной близости от международного аэропорта «Адлер» [Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a, b].

Попав далеко за пределы естественного ареала вследствие деятельности людей, жуки начинают осваивать новую территорию, расселяясь за счёт собственной способности к полёту или за счёт других естественных факторов. При вспышках массового размножения вектором переноса может служить ветер. Например, считается, что массовому проникновению в СССР *Leptinotarsa decemlineata* (Chrysomelidae) способствовали сильные западные ветры 1958 г. [Масляков, Ижевский, 2011].

История инвазий жесткокрылых неразрывно связана с общим ходом истории человечества. В античности вместе с распространением земледелия шло расселение вредителей из очагов древней цивилизации Средиземноморья [Kenis, 2005]. Затем с XVI в., когда был открыт морской путь в Индию, жуки стали попадать в Европу из Южной Азии с пряностями и другими товарами [Масляков, Ижевский, 2011]. Начало трансатлантических плаваний привело к появлению вселенцев из Нового Света [Rabitsch, 2010]. В XVII в. после присоединения Сибири к России в Европу проникли сибирские растения и связанные с

ними вредители [Орлова-Беньковская, 2012]. В XIX в. при массовой перевозке овечьей шерсти на Британские острова попали австралийские виды, которые потом расселились по всей Европе [Horion, 1949]. Тенденция начала XXI в. – резкий рост числа вселенцев из Восточной Азии, очевидно, объясняется ростом импорта из Китая [Ижевский, 2013].

Особую роль в процессе инвазий играют войны. В ботанике существует специальный термин – «полемохоры» (чужеродные растения, оказавшиеся за пределами естественного ареала в результате военных действий) [Mannerkorpi, 1944]. Войны способствуют и расселению жуков. Например, колорадский жук проник в Европу из-за ослабления карантинных мероприятий во время Первой мировой войны, а его быстрому расселению на восток в 1940-е гг. способствовало повторное ослабление карантина и массовые потоки грузов во время Второй мировой войны [Масляков, Ижевский, 2011]. Западный кукурузный корневой жук *Diabrotica virgifera* (Chrysomelidae) был занесён в Европу из Америки на самолётах во время военных действий в Югославии [ВНИИКР..., 2012]. Блестянка *Glischrochilus quadrisignatus* (Say, 1835) (Nitidulidae) проникла в Европу при перевозке с фруктами и овощами из США по Ленд-лизу в конце Второй мировой войны [Burakowski et al., 1983].

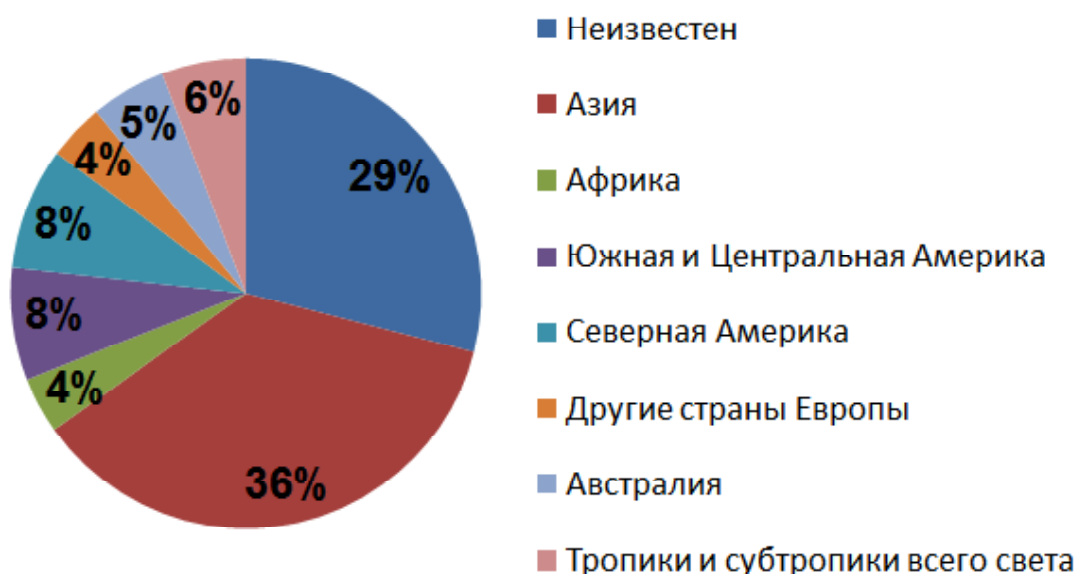


Рис. 4. Естественный ареал видов, обосновавшихся в европейской части России.

Во время Второй мировой войны гитлеровская артиллерия передвигалась на гужевом транспорте, поэтому на оккупированные территории Советского Союза из Германии завозилось большое количество кормов, и вследствие непреднамеренного заноса семян с этими кормами произошла натурализация многих видов растений [Решетникова, 2015]. Таким же образом могли к нам попасть и жуки, которые часто встречаются в сене. В этой связи примечательно, что *Lithocharis nigriceps* Kraatz, 1859 (Staphylinidae), *Cartodere nodifer* (Westwood, 1839) и *Latridius minutus* (Linnaeus, 1767) (Latridiidae), обитающие в сене, были впервые отмечены на нашей территории во время или сразу после войны.

Анализ литературных и собственных данных показывает, что жуки проникают в европейскую часть России из всех частей света

(рис. 4). Виды, естественный ареал которых находится в Азии, составляют около третьей части всех видов жесткокрылых-вселенцев. Примерно столько же составляет доля видов неизвестного происхождения. Виды, происходящие из других стран Европы, Австралии, Северной Америки, Центральной и Южной Америки и Африки представлены долями по 4–8%.

Установление первичного ареала вида – непростая задача, для решения которой требуется кропотливый сбор данных о находках и реконструкция истории расселения. По многим видам такая работа пока не проделана, поэтому исследователи не пришли к единому мнению относительно их первичного ареала. Например, *Lyctus brunneus* (Stephens, 1830) (Bostrichidae), по одним источникам, происходит из Америки [Масляков, Ижевский 2011],

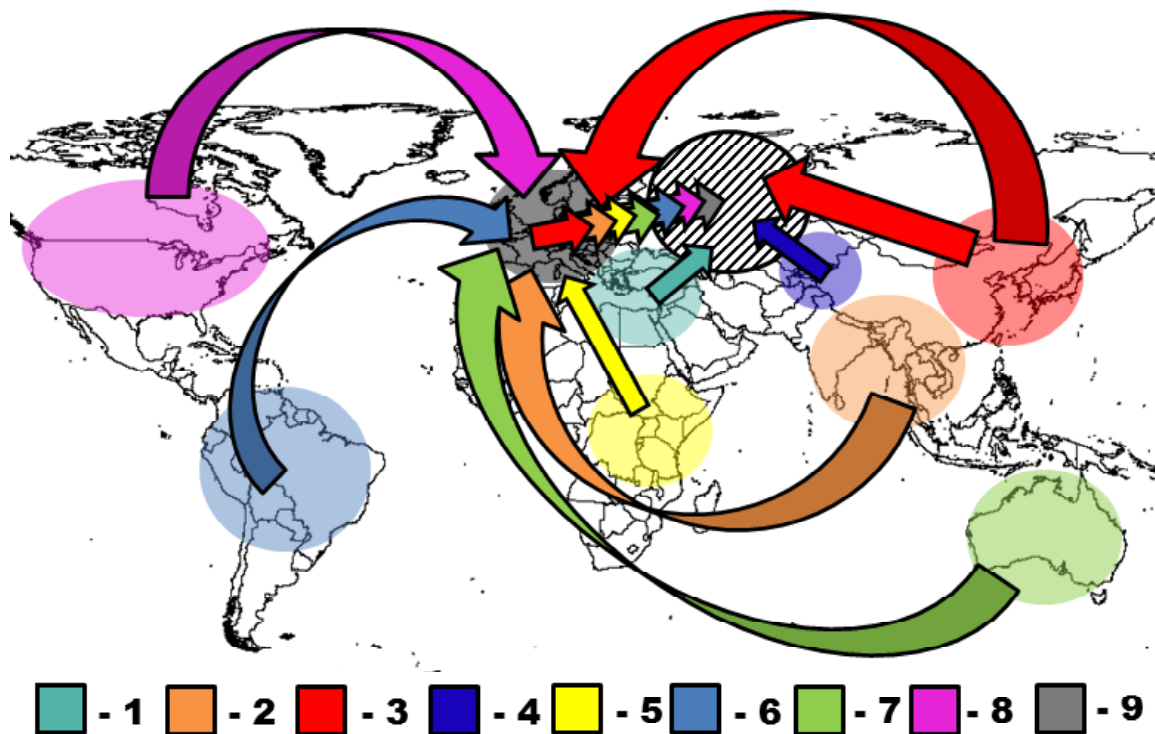


Рис. 5. Основные регионы-доноры и географические пути инвазии жесткокрылых в европейскую часть России. В скобках указаны товары, импорт которых явился вектором переноса, типичным для вселенцев из соответствующего региона. 1 – Западная Азия и Средиземноморье (продовольственные запасы), 2 – Индия и Юго-Восточная Азия (пряности и другие «колониальные» товары), 3 – Восточная Азия (древесина, деревянные изделия, рассада, семена), 4 – Средняя Азия (рассада), 5 – Африка (древесина, семена, продукция животного и растительного происхождения), 6 – Южная Америка (до XX в. – продовольственные запасы и продукция животного и растительного происхождения, позднее также живые растения, семена, рассада), 7 – Австралия (продукция животного и растительного происхождения, древесина) 8 – Северная Америка (те же векторы, что и для Южной Америки), 9 – Западная Европа (рассада). Европейская часть России заштрихована.

дит из Америки [Масляков, Ижевский 2011], по другим – из Юго-Восточной Азии [Geiter et al., 2002; Rabitsch, Schuh, 2002], а происхождение *Cercyon nigriceps* (Marsham, 1802) (Hydrophilidae) одни авторы связывают с Ориентальной областью, другие – с Северной Африкой [Fikáček et al., 2015]. В некоторых случаях вид обосновался далеко за пределами естественного ареала или даже стал космополитическим задолго до начала исследования фауны жесткокрылых, поэтому его естественный ареал установить невозможно.

Преобладание видов азиатского происхождения связано с несколькими причинами. Во-первых, Азия превосходит все остальные части света по площади. Поэтому она потенциально способна дать больше видов-вселенцев. Во-вторых, более половины населения планеты живёт в Азии. Хозяйственная и торговая деятельность людей ведёт к непреднамеренной интродукции видов. В-третьих, климатические условия северной Азии во многом сходны с условиями Европы и, в частности, европейской части России. Поэтому многие виды, занесённые с товарами, имеют возможность обосноваться.

Как минимум 12 видов происходят из Западной Азии и Средиземноморского региона (рис. 5: 1). Это преимущественно вредители запасов, расселившиеся по Европе до начала XX в., например, *Bruchus pisorum* (Linnaeus, 1758) (Chrysomelidae: Bruchinae).

Естественный ареал 13 видов находится в Индии и тропических странах Юго-Восточной Азии (рис. 5: 2): божья коровка *Serangium parcesetosum* Sicard, 1929 (Coccinellidae) была интродуцирована преднамеренно для борьбы с вредителями [Ижевский, 1990], а остальные, например, *Sitophilus granarius* (Dryophthoridae), проникли в Россию из других стран Европы, куда попали вследствие импорта пряностей, зерна и других «колониальных» товаров до начала XX в. [Geiter et al., 2002]. Некоторые вредители запасов имеют пантропический или пансубтропический естественный ареал. Например, малый мукоед *Cryptolestes pusillus* (Schönherr, 1817) (Laelophloeidae) – пантропический вид, который

благодаря расселению с запасами стал космополитическим [Šefrová, Laštůvka, 2005]. Непреднамеренная интродукция жесткокрылых из Юго-Восточной Азии продолжается и в наши дни. Например, красный пальмовый долгоносик *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1791) (Dryophthoridae) за последние 20 лет проник в Европу, в том числе на черноморское побережье Кавказа [Журавлёва, Карпун, 2014].

Около 20% вселенцев происходит из Восточной Азии (рис. 5: 3). Такие виды жесткокрылых в большинстве случаев проникают в европейскую часть России не с востока – через Сибирь, а с запада – из стран Европы. Из 31 вида, занесённого из Восточной Азии, 20 видов были сначала занесены в западные страны и лишь затем расселились в европейскую часть России (например, *Luperomorpha xanthodera* (Chrysomelidae) [Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a]). Такой путь вселения отражает географию международной торговли: товары из Восточной Азии попадают в Европу водным и воздушным транспортом, минуя Сибирь.

С конца 1960-х гг. появился новый путь проникновения вселенцев – непосредственно из Восточной Азии в европейскую часть России и на Украину. За 1960–1980-е гг. таким путём проникли три вида: *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) (Cerambycidae), *Philonthus spinipes* Sharp, 1874 и *Philonthus wuesthoffi* Bernhauer, 1939 (Staphylinidae). В последнее время поток прямых интродукций с востока усилился. С 1999 по 2016 г. таким путём были занесены *Exechesops foliatus* Frieser, 1995 (Anthribidae), *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Medythia nigrobilineata* (Chrysomelidae), *Anisandrus maiche*, *Polygraphus jezoensis*, *Polygraphus proximus* (Curculionidae: Scolytinae), *Eccoptolonthus rutiliventris* (Staphylinidae). Появление и последующий рост интенсивности прямых интродукций с востока отражает повышение интенсивности транспортного сообщения (прежде всего – воздушного). Не мог не сказаться на ситуации и рост импорта товаров из Китая. Все виды, занесённые из Восточной Азии в последние годы за

исключением *Eccoptolonthus rutiliventris*, – это вредители: фитофаги, обитающие в открытых биотопах на живых растениях. *Agrilus planipennis*, *Anisandrus maiche*, *Polygraphus jezoensis*, *Polygraphus proximus* – ксилофаги, которые, вероятно, были занесены с древесиной, а *Medythia nigrobilineata* и *Exechesops foliatus* могли быть занесены с семенами.

Особую небольшую группу вселенцев составляют виды, проникшие из Средней Азии на юго-восток европейской части России (рис. 5: 4). Это *Phyllotreta paradoxa* Lopatin, 1956 и *Phyllotreta reitteri* Heikertinger, 1911 (Chrysomelidae). Биотопическое распределение и другие особенности этих видов указывают на то, что они были занесены в почву с посадочным материалом или на транспорте, но нельзя также исключить возможность саморасселения.

Для шести видов установлено африканское происхождение (рис. 5: 5). *Sinoxylon senegalense* Karsch, 1881 (Bostrichidae) и *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 (Dermestidae) попали в европейскую часть России непосредственно из Африки, а остальные четыре вида расселились из Европы, куда попали при импорте семян и других товаров. Весьма вероятно, что многие древние вселенцы, естественный ареал которых не установлен, происходят из Северной Африки, так как там находились древние очаги цивилизации и места первичного возделывания и селекции растений.

Из Нового Света в европейскую часть России проникло 26 видов жуков, примерно поровну из Южной и Северной Америки (рис. 5: 6, 8). Естественный ареал некоторых видов включает регионы обоих континентов, поэтому граница между «южноамериканскими» и «североамериканскими» вселенцами условна. Даты первых находок указывают на то, что в большинстве случаев происходила ступенчатая инвазия: виды были сначала занесены в Западную Европу, а затем через несколько десятилетий расселились в европейскую часть России. До начала XX в. в Европу из Америки проникали только синантропные виды и вредители запасов, такие, например, как двуполосый хрущак *Alphitophagus bifasciatus* (Say,

1824) (Tenebrionidae) из Северной Америки и масляничная плоскотелка *Ahasverus advena* (Waltl, 1834) (Silvanidae) из Южной Америки. Только такие жуки могли выжить в трюмах судов во время длительного трансатлантического плавания. Затем ускорение водного сообщения и появление воздушного транспорта привело к тому, что в Европу начали проникать и полевые вредители. Первым и наиболее ярким примером стало вселение колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Chrysomelidae), за которым последовали ещё ряд полевых вредителей из Нового Света: табачная блошка *Epitrix hirtipennis* (Chrysomelidae) и западный кукурузный корневой жук *Diatribroica virgifera* (Chrysomelidae). Особый случай вселения представляет амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* (Chrysomelidae), который был специально интродуцирован из Северной Америки для борьбы с сорняком *Ambrosia artemisiifolia* [Ковалёв, Медведев, 1983].

Восемь видов-вселенцев происходят из Австралийской области (рис. 5: 7). Австралийские божьи коровки *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, 1853, *Lindorus lophantae* (Blaisdell, 1892) и *Rodolia cardinalis* (Mulsant, 1850) (Coccinellidae) были преднамеренно интродуцированы в советские годы для борьбы с вредителями цитрусовых [Ижевский, 1990]. *Ptinus exulans* Erichson, 1842 и *Ptinus tectus* Boieldieu, 1856 (Ptinidae: Ptininae) и *Cartodere nodifer* (Westwood, 1839) (Latridiidae) были непреднамеренно занесены с товарами (вероятно, с продукцией растительного происхождения) или растительными остатками [Denux, Zagatti, 2010]. Ксилобиотные виды *Tarsostenus univittatus* (P. Rossi, 1792) (Cleridae) и *Acanthocnemus nigricans* (Hope, 1845) (Acanthocnemidae) могли быть завезены с древесиной [Denux, Zagatti, 2010]. Все виды, происходящие из Австралии, проникли в европейскую часть России не напрямую, а транзитом – через другие страны Европы.

Относительно малое число известных чужеродных видов, происходящих из Европы (7 видов) и Западной Сибири (1 вид: *Chrysolina eurina* (Frivaldszky, 1883) [Орлова-Беньковская

2013б]) (рис. 5: 9), объясняется концептуальной трудностью их выявления вследствие недостаточной изученности границ ареалов.

Итак, естественные ареалы чужеродных жесткокрылых европейской части России находятся в Средиземноморском регионе, Восточной, Юго-Восточной Азии и Средней Азии, Африке, Южной и Северной Америке, Западной Европе и Австралии. Наибольшее число вселенцев происходит из Восточной Азии. Большинство жесткокрылых проникли в европейскую часть России не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). В последние десятилетия усилился приток видов из Восточной Азии, в том числе прямых инвазий из этого региона. Основной вектор инвазии жуков – непреднамеренная интродукция. Около половины видов занесены

в европейскую часть России с продукцией растительного и животного происхождения, около 25% – с растительными субстратами (сено, компост), около 10% – с древесиной, около 14% – с живыми растениями, менее 5% преднамеренно интродуцированы.

Сроки вселения видов, динамика числа и структуры инвазий в европейскую часть России

Изучение сборов XIX в. коллекции ЗИН позволило установить, что 17 чужеродных видов жесткокрылых появились в Европе и в России раньше, чем считалось (табл. 1).

Европейские исследователи указывают на то, что процесс инвазий жесткокрылых в Европу в течение 100 лет постоянно ускоряется:

Таблица 1. Уточнение даты и времени наиболее ранней находки чужеродных видов жесткокрылых в Европе на основании изучения материалов из коллекции ЗИН.

Вид	Регион и год первой известной ранее находки в Европе [Geiter et al., 2002; Šefrová, Laštůvka, 2005; Denux, Zagatti, 2010]	Регион и год более ранней находки (по изученным материалам коллекции ЗИН)
<i>Dinoderus minutus</i> (Linnaeus, 1767)	Германия, 1927 г.	Крым, 1909 г.
<i>Necrobia rufipes</i> (DeGeer, 1775)	Латвия, 1935 г.	Крым, 1902 г.
<i>Necrobia violacea</i> (Linnaeus, 1758)	Латвия, 1976 г.	Санкт-Петербург, 1897 г.
<i>Tarsostenus univittatus</i> (P. Rossi, 1792)	Чехия, 1990 г.	Сочи, 1900 г.
<i>Caenoscelis subdeplanata</i> C. N. F. Brisout de Barneville, 1882	Великобритания, 1950 г.	Ярославская обл., 1898 г.
<i>Cryptophagus acutangulus</i> Gyllenhal, 1827	Болгария, 1956 г.	Ярославская обл., 1875 г.
<i>Cryptophagus cellaris</i> (Scopoli, 1763)	Португалия, 1939 г.	Санкт-Петербург, 1881 г.
<i>Trogoderma variabile</i> Ballion, 1878	Чехия, 1975 г.	Санкт-Петербург, 1896 г.
<i>Corticaria pubescens</i> (Gyllenhal, 1827)	Великобритания, 1897 г.	Санкт-Петербург, 1881 г.
<i>Corticaria serrata</i> (Paykull, 1798)	Италия, 1997 г.	Ярославская обл., 1899 г.
<i>Typhaea stercorea</i> (Linnaeus, 1758)	Болгария, 1955 г.	Ростовская обл., 1911 г.
<i>Omosita discoidea</i> (Fabricius, 1775)	Азорские острова, 2005 г.	Грузия, 1896 г., Австрия, 1959 г.
<i>Alphitobius diaperinus</i> (Panzer, 1796)	Черногория, 1921 г.	Крым, 1904 г.
<i>Alphitophagus bifasciatus</i> (Say, 1824)	Болгария, 1940 г.	Белгородская обл., 1898 г.
<i>Gnatocerus cornutus</i> (Fabricius, 1798)	Чехия, 1900 г.	Санкт-Петербург, 1874 г.
<i>Palorus ratzeburgii</i> (Wissmann, 1848)	Германия, 1927 г.	Ярославская обл., 1894 г.
<i>Tribolium madens</i> (Charpentier, 1825)	Германия, 1927 г.	Воронежская обл., 1864 г.



Рис. 6. Годы первого обнаружения видов на территории европейской части России. Древние вселенцы на диаграмме не показаны.

за каждое последующее десятилетие находят больше видов-вселенцев, чем за предыдущее [Beenen, Roques, 2010; Sauvard et al., 2010; Denux, Zagatti, 2010]. Анализ аналогичных данных по вселению видов в европейскую часть России даёт несколько иные результаты (рис. 6). С 1860-х гг. по 1916 г. шло нарастание числа находок. Затем с 1917 по 1957 г. их было мало. После чего опять наблюдалось увеличение числа находок. Вероятно, сниже-

ние числа вселений жесткокрылых в середине XX в. связано с сокращением импорта, политикой «железного занавеса» в советские годы. Максимальное число вселений (42 вида) приходится на последние 20 лет, что соответствует общеевропейской тенденции увеличения числа интродукций наземных членистоногих [Roy, Migeon, 2010] и общемировой тенденции роста биологических инвазий в целом [Дгебуадзе, 2014].

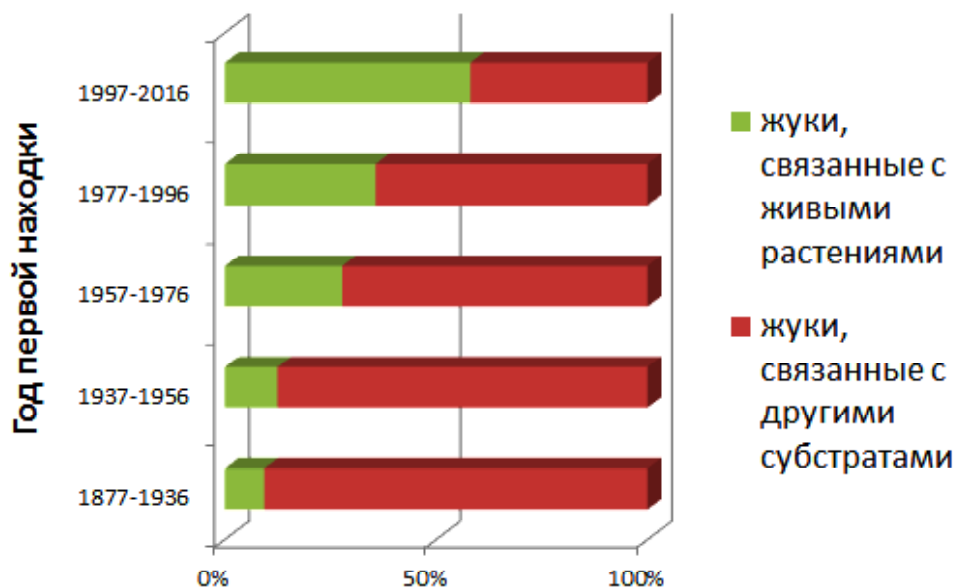


Рис. 7. Увеличение доли фитофагов, связанных с живыми растениями (ксилофаги, филлофаги, карпофаги), среди общего числа вселенцев, обнаруженных в разные периоды.

Таблица 2. Чужеродные виды, обнаруженные в европейской части России за последние 20 лет.

Чужеродный вид	Вредоносность	Источник информации
<i>Polygraphus proximus</i> Blandford, 1894	Вредитель пихты	Мандельштам, Поповичев, 2000
<i>Xylosandrus germanus</i> (Blandford, 1894)	Вредитель древесины, полифаг	Ижевский и др., 2005
<i>Agrilus planipennis</i> Fairmaire, 1888	Вредитель ясеня	Шанхиза, 2007
<i>Anisandrus maiche</i> (Eggers, 1942)	Потенциальный вредитель лиственных пород	Никитский, 2009
<i>Polygrahus jezoensis</i> Niisima, 1909	Потенциальный вредитель ели	Чилахсаева и др., 2013
<i>Lamprodila festiva</i> (Linnaeus, 1767)	Вредители продукции животного и растительного происхождения	Карпун, Волкович, 2016
<i>Attagenus fasciatus</i> (Thunberg, 1795)		Catalogue..., 2007
<i>Trogoderma angustum</i> (Solier, 1849)		Цуриков, 2009
<i>Litargus balteatus</i> LeConte, 1856		Замотайлов, Никитский, 2010
<i>Ptinus exulans</i> Erichson, 1842		Catalogue..., 2007
<i>Trigonogenius globosus</i> (Solier, 1849)		Catalogue..., 2007
<i>Latheticus oryzae</i> Waterhouse, 1880		Власов, Егоров, 2007
<i>Cynaesus angustus</i> (LeConte, 1851)		Kovalenko et al., 2016
<i>Megatoma tianschanica</i> Sokolov, 1972		Курбатов С.А., неопубликованные данные; Орлова-Беньковская, неопубликованные данные
<i>Urophorus humeralis</i> (Fabricius, 1798)		Вредитель сушеных фруктов и овощей
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas, 1773)	Вредитель виноделия. Вызывает аллергию	Орлова-Беньковская, 2013а
<i>Luperomorpha xanthodera</i> (Fairmaire, 1888)	Вредитель цветоводства	Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a
<i>Diabrotica virgifera</i> LeConte, 1868	Вредитель кукурузы	ВНИИКР..., 2012
<i>Epitrix hirtipennis</i> (Melsheimer, 1847)	Вредитель паслёновых	Orlova-Bienkowskaja, 2014б
<i>Stelidota geminata</i> (Say, 1825)	Вредитель клубники	Цинкевич, Солодовников, 2014
<i>Rhynchophorus ferrugineus</i> (Olivier, 1791)	Вредитель пальм	Журавлёва, Карпун, 2014
<i>Medythia nigrobilineata</i> (Motschulsky, 1861)	Вредитель сои	Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, б
<i>Dinoderus japonicus</i> Lesne, 1895	Вредитель бамбука	Орлова-Беньковская, неопубликованные данные
<i>Arthrolips fasciata</i> (Erichson, 1842)	Серьёзными вредителями не являются	Kovalev, 2016
<i>Psammoecus trimaculatus</i> Motschulsky, 1858		Kovalev, 2016
<i>Silvanoprus cephalotes</i> (Reitter, 1876)		Kovalev, 2016
<i>Bohemiellina flavipennis</i> Cameron, 1920		Семёнов, Егоров, 2009
<i>Stenomax aeneus</i> (Scopoli, 1763)		Набоженко, Колов, 2016
<i>Bruchidius siliquastri</i> Delobel, 2007		Martynov, Nikulina, 2015
<i>Tachinus sibiricus</i> Sharp, 1888		Никитский и др., 1998
<i>Barynotus moerens</i> (Fabricius, 1792)		Орлова-Беньковская, 2009
<i>Exechesops foliatus</i> Frieser, 1995		Коваленко, 2012
<i>Megabruchidius tonkineus</i> (Pic, 1904)		Коротяев, 2011
<i>Cercyon castaneipennis</i> Vorst, 2009		Прокин, 2010
<i>Lignyodes bischoffi</i> Blatchley, 1916		Арзанов, 2013
<i>Trichiusa immigrata</i> Lohse, 1984		Семёнов, 2011
<i>Acanthocnemus nigricans</i> (Hope, 1845)		Коваленко, 2012
<i>Phyllotreta paradoxa</i> Lopatin, 1956		Беньковский, 2011
<i>Omosita japonica</i> Reitter, 1874		Власов, Никитский, 2015
<i>Mesautelobius pubescens</i> (Kiesenwetter, 1852)		Легалов и др. 2014
<i>Eccoptonthus rutiliventris</i> (Sharp, 1874)		Semionenkov et al., 2015
<i>Megabruchidius dorsalis</i> (Fähræus, 1839)		Коротяев, 2015

Анализ данных показал, что с течением времени меняется не только интенсивность потока вселенцев, но и его структура. В XIX и первой трети XX в. заносили преимущественно жуков, связанных с продовольственными запасами и разлагающимися органическими субстратами (рис. 7). Затем доля жуков, связанных с живыми растениями (ксилофаги, филофаги, карпофаги), постоянно увеличивалась и в последние два десятилетия составила более 50%. Это объясняется ускорением перевозок и увеличением импорта живых растений.

За последние 20 лет в регион проникли 42 вида, из которых 23 вида – вредители (табл. 2).

Скорость расселения и размеры ареалов

В энтомологии господствует представление о значительной древности существующих ареалов жуков [Крыжановский, 2002]. Обычно границы современных ареалов объясняют событиями, связанными с движением литосферных плит или оледенениями. Однако анализ расселения чужеродных видов показывает, что жуки могут заселять целые континенты за десятки лет. Исследования последнего времени показали, что жуки расселяются быстрее, чем представители других групп насекомых [Roques et al., 2016].

Обобщение данных приводит к заключению, что чужеродные жуки, как правило, рас-

селяются по Европе и европейской части России быстро: за 40 лет осваивают территорию десятков государств, расселяются на расстояние 1000–3500 км. (рис. 8). При этом многие из них за этот срок становятся массовыми. Например, божья коровка азиатского происхождения *Harmonia axyridis* (Coccinellidae) натурализовалась в Европе в 1990-е гг., а к настоящему времени заселила подавляющее большинство европейских государств, причём во многих регионах стала доминантным видом Coccinellidae [Roy et al., 2016]. Первые единичные экземпляры вида на территории европейской части России были найдены в 2004–2009 гг. [Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014] А к 2016 г. эта божья коровка зарегистрирована уже в 11 субъектах Российской Федерации и стала массовым видом на Кавказе [Орлова-Беньковская, 2013а; 2014]. Волна расселения этого вида с запада на восток дошла до Дагестана.

Ещё один пример – златка *Agrilus planipennis* (Buprestidae). Всего за 10 лет со времени находки первого экземпляра она расселилась по всей центральной России, нанеся большой ущерб ясеням в зелёных насаждениях Москвы и десятков других городов [Orlova-Bienkowskaja, 2014a].

Усач *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), происходящий из Азии, был впервые найден

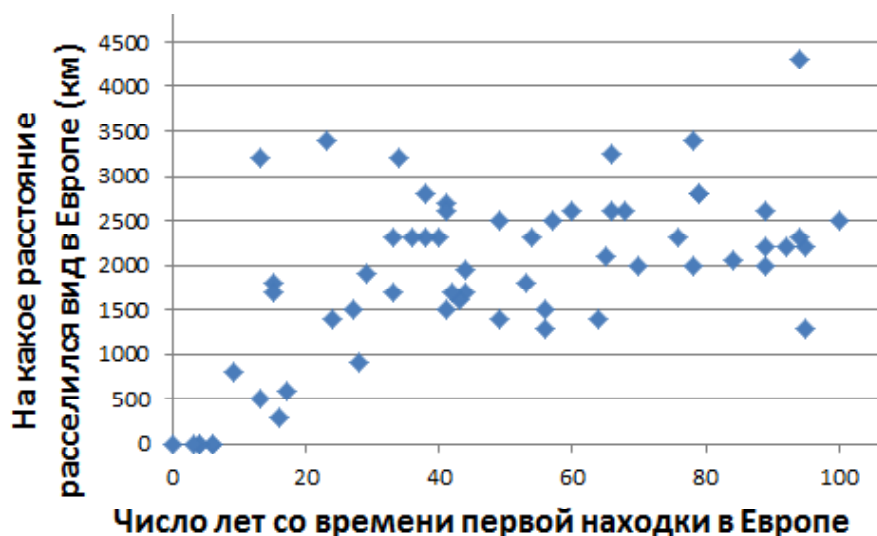


Рис. 8. Расстояние от первоначального места находки вида в Европе до наиболее удалённой точки европейского ареала, известной в настоящее время. Каждая точка соответствует одному из чужеродных видов, отмеченных в европейской части России за последние 100 лет (информацию удалось найти по 65 видам).

в Европе в 1967 г. в Ростовской обл. В настоящее время он не только заселил европейскую часть России от Астраханской обл. на юге до Ярославской на севере, но и расселился на Украину, в Чехию, Венгрию, Молдову, Польшу, Румынию, Словакию [Dascălu et al., 2013].

Подобных примеров среди жуков-вселенцев европейской части России и Европы можно назвать десятки. Они показывают, что время заселения видом целых континентов может измеряться не тысячелетиями, а всего лишь десятками лет. При этом большинство чужеродных видов жуков европейской части России (80%) обосновались за пределами естественных ареалов не только в Европе, но и на других континентах, а 58% видов стали космополитическими.

Регионы-реципиенты

Обобщение данных о находках новых для европейской части России видов за последние 20 лет (собственные сборы, сборы 44 коллег и около 300 фаунистических публикаций) показывает, что новые вселенцы распределены по регионам далеко не равномерно. Наибольшее число новых вселенцев (14 видов) обнаружено в Краснодарском крае и Адыгее. Несколько меньше (8 видов) найдено в Московской обл. В десяти регионах обнаружено по 1–3 новых чужеродных вида, в остальных регионах за этот срок не обнаружено ни одного вида (рис. 9).

Известно, что страны Европы также существенно различаются по числу видов-вселенцев [Denux, Zagatti, 2010; Sauvard et al., 2010].



Рис. 9. Распределение по регионам-реципиентам первых находок чужеродных видов для европейской части России за последние 20 лет: с 1997 по 2016 г. Числами обозначено количество видов. Источники: изучение собственных материалов, сборов 44 коллег и около 300 фаунистических публикаций. На диаграмме показаны только те области, в которых за последние 20 лет были впервые обнаружены новые для европейской части России виды-вселенцы.

При этом число чужеродных видов жуков слабо коррелирует с размером страны, однако сильно коррелирует с объёмами импорта. В этой связи понятно, почему в России значительная доля новых вселенцев проникает в Москву, ведь на неё приходится максимальная доля импорта (рис. 9).

Также соответствует ожидаемой общая тенденция более высокого числа инвазий в южные области по сравнению с северными. Аналогичная закономерность выявлена в странах Европы, где первое место по числу инвазий жесткокрылых занимают Италия и Франция [Denux, Zagatti, 2010].

Тревогу вызывает большое число инвазий на черноморском побережье Краснодарского края. В этом регионе за последние 20 лет появилось по меньшей мере 14 чужеродных видов жесткокрылых, большинство из которых – вредители: *Xylosandrus germanus*, *Stelidota geminata*, *Luperomorpha xanthodera*, *Medythia nigrobilineata*, *Harmonia axyridis*, *Epitrix hirtipennis*, *Rhynchophorus ferrugineus*, *Dinoderus japonicus*, *Megabruchidius dorsalis*, *Megabruchidius tonkineus*, *Lamprodila festiva*, *Arthrolips fasciata*, *Psammoecus trimaculatus*, *Silvanoprus cephalotes*.

Выводы

1. Обобщение литературных и собственных данных показало, что в европейской части России отмечено 168 видов чужеродных жесткокрылых из 30 семейств. 102 из них – вредители.

2. Соотношение между числом чужеродных видов в разных семействах не соответствует соотношению между общим числом видов данных семейств в фауне европейской части России, а в большей степени зависит от биотопической приуроченности. Большое число чужеродных видов принадлежит к таксономическим группам, в которых много синантропных видов.

3. Для чужеродных жесткокрылых европейской части России характерны следующие местообитания: помещения, агроценозы, биоценозы населённых пунктов и рудеральные местообитания, но более 50% видов переходит к

обитанию и в естественных биотопах: в лесах, в убежищах животных и т. д.

4. Ни один вид-вселенец жесткокрылых европейской части России пока не стал ключевым, то есть не изменил характер естественных сообществ коренным образом, однако пять видов стволовых вредителей, проникших в регион за последние десятилетия из Восточной Азии, могут потенциально стать ключевыми и нанести большой ущерб лесам европейской части России: *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), *Anisandrus maiche* (Curculionidae, Scolytinae), *Xyleborinus attenuatus* (Curculionidae, Scolytinae) и *Xylosandrus germanus* (Curculionidae, Scolytinae).

5. Основной вектор инвазии жуков – непреднамеренная интродукция. Около половины видов занесены в европейскую часть России с продукцией растительного и животного происхождения, около 25% – с растительными субстратами (сено, компост), около 10% – с древесиной, около 14% – с живыми растениями, менее 5% преднамеренно интродуцированы.

6. Естественные ареалы чужеродных жесткокрылых европейской части России находятся в Средиземноморском регионе, Восточной и Юго-Восточной Азии, Средней Азии, Африке, Южной и Северной Америке, Западной Европе и Австралии. Наибольшее число вселенцев (около 20%) происходит из Восточной Азии. Большинство чужеродных жесткокрылых проникли в европейскую часть России не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). В последние 20 лет усилился приток видов из Восточной Азии, в том числе прямых инвазий из этого региона.

7. За последние 20 лет лидерами по числу новых видов-вселенцев в европейскую часть России были Краснодарский край и Адыгея (обнаружено 14 видов), а также Московская обл. (обнаружено 8 видов).

8. Процесс вселения чужеродных жесткокрылых в европейскую часть России ускоряется. За последние 20 лет в регион проникло больше видов, чем за аналогичные периоды в прошлом: 42 вида, из которых 23 вида – вредители.

9. Доля новых вселенцев, связанных с живыми растениями, с середины XX в. постоянно растёт и в последние 20 лет превысила 50%. Такая тенденция отражает рост импорта живых растений.

10. Для чужеродных жуков характерны широкие ареалы. Среди таких видов европейской части России 80% обосновались не только в Европе, но и в других частях света, более 50% стали космополитическими. Расселение, как правило, происходит быстро: на тысячи километров за десятки лет.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Д.В. Власову, М.Г. Волковичу, Л.В. Егорову, Я.Н. Коваленко, А.В. Ковалёву, В.В. Мартынову, М.В. Набоженко Т.В. Никулиной, Н.Б. Никитскому, С.С. Ижевскому, А.А. Прокину, В.Б. Семёнову и многим другим колеоптерологам, которые оказали помощь в сборе информации о чужеродных видах жуков. Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 16-14-10031.

Литература

- Арзанов Ю.Г. *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) – новый для России инвазийный вид долгоносиков // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 3. С. 2–6.
- Белякова Н.А., Поликарпова Ю.Б. Акклиматизация *Harmonia axyridis* Pall. и *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. (Coleoptera, Coccinellidae) на черноморском побережье Кавказа // Вестник защиты растений. 2012. № 4. С. 43–48.
- Беньковский А.О. Жуки-листоеды европейской части России. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2011. 534 с.
- Власов Д.В. Синантропная колеоптерофауна г. Ярославля. 2016 (Электронный документ) // (<http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/pdf/synyar.pdf>). Проверено 11.11.2016.
- Власов Д.В., Егоров Л.В. Аннотированный список чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Ярославской области // Эверсманния. 2007. Вып. 11–12. С. 53–60.
- Власов Д.В., Никитский Н.Б. Жуки-блестянки (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) Ярославской области: подсемейства Carporphilinae, Cruptarchinae и Nitidulinae, с указанием некоторых других новых для региона видов жуков из разных семейств // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, вып. 3. С. 276–284.
- ВНИИКР. Западный кукурузный жук уже в России! Западный кукурузный жук (краткая информация). 2012 (Электронный документ) // (<http://vniikr.ru/main/news/западный-кукурузный-жук-уже-в-россии!!!>). Проверено 11.11.2016.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Егоров А.Б. Сем. Ptinidae – Притворяшки // В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые. Владивосток: Дальнаука, 1995. Ч. 2. С. 71–79.
- Журавлёва Е.Н., Карпун Н.Н. Новый опасный вредитель пальм в Сочи – красный пальмовый долгоносик. 2014 (Электронный документ) // (<http://www.vniisubtrop.ru/novosti/434-novuj-opasnyj-vreditel-palm-v-sochi-krasnyj-palmovyj-dolgonosik.html>). Проверено 11.11.2016.
- Замотайлов А.С., Никитский Н.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов): Конспекты фауны Адыгеи. № 1. Майкоп: Изд-во Адыгейского гос. ун-та, 2010. 404 с.
- Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. М.: Агропромиздат, 1990. 223 с.
- Ижевский С.С. Инвазия чужеземных вредителей растений в европейскую часть России продолжается // Защита и карантин растений. 2008. № 6. С. 25–28.
- Ижевский С.С. Инвазия азиатских насекомых-фитофагов в европейскую часть России // Защита и карантин растений. 2013. № 9. С. 35–39.
- Ижевский С.С., Никитский Н.Б., Волков О.Г., Долгин М.М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула: Гриф и Ко, 2005. 220 с.
- Карпун Н.Н., Волкович М.Г. Кипарисовая радужная златка *Lamprodila (Palmar) festiva* (L.) (Coleoptera: Vuprestidae) – новый инвазивный вредитель на Черноморском побережье Кавказа // В сб.: Материалы международной конф. «IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» / Под ред. Д.Л. Мусолина, А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 45–46.
- Ковалёв О.В., Медведев Л.Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомологическое обозрение. 1983. Т. 62. № 1. С. 17–32.
- Коваленко Я.Н. Инвазии некоторых дендрофильных жесткокрылых (Coleoptera) на территорию Белгородской области // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Красноярск: Российская академия наук, 2012. С. 160–163.
- Коротяев Б.А. Об инвазии восточноазиатской зерновки *Megabruchidius tonkineus* (Pic) (Coleoptera, Bruchidae), развивающейся на плодах гледичии, на Северо-За-

- падный Кавказ // Энтомологическое обозрение. 2011. Т. 90. № 3. С. 592–595.
- Коротяев Б.А. Находка второго вида восточноазиатского рода зерновок *Megabruchidius* Borovics (Coleoptera, Bruchidae) в семенах гледичии в Краснодарском и Ставропольском краях // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94. № 1. С. 100–102.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А. Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 41–63.
- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2002. 237 с.
- Легалов А.А., Егоров Л.В., Ручин А.Б. *Mesauletobius pubescens* (Kiesenwetter, 1851) – новый вид семейства Rhynchitidae (Coleoptera) в фауне России // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Т. 13, вып. 4. С. 400.
- Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 2000. Т. 79, вып. 3. С. 599–618.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Bruchidius siliquastris* Delobel, 2007 (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), новый инвазивный вид зерновок в фауне Крыма // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14. № 6. С. 552–553.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Миронова М.К., Ижевский С.С. Пути инвазий чужеземных насекомых-фитофагов (на примере карантинных видов) // В сб.: Экологическая безопасность и инвазии чужеродных видов / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе и др. М.: МСОП: ИПЭЭ РАН, 2002. С. 62–64.
- Мордкович Я.Б., Соколов Е.А. Справочник-определитель карантинных и других опасных вредителей сырья, продуктов запаса и посевного материала / Под ред. В.В. Поповича. М.: Колос, 1999. 384 с.
- Набоженко М.В., Колов С.В. Виды-вселенцы среди жуков-чернотелок трибы Helopini // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12. № 1. С. 109–110.
- Никитский Н.Б. Новые и интересные находки ксилофильных и некоторых других жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в Московской области и Москве // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 5. С. 50–58.
- Никитский Н.Б., Семёнов В.Б., Долгин М.М. Жесткокрылые-ксилобионты Приокско-Террасного Биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). Дополнение 1 (с замечаниями по номенклатуре и систематике жуков Melandryidae мировой фауны. М.: Изд-во МГУ, 1998. 55 с.
- Нужных С.А. Жесткокрылые-герпетобионты (Carabidae, Staphylinidae) агроценозов крестоцветных культур юга таёжной зоны Западной Сибири: Автореф. ... канд. биологич. наук. Томск.: Томский государственный университет. 2004. 15 с.
- Орлова-Беньковская М.Я. Первая находка жука-долгоносика *Barynotus moerens* F. (Curculionidae) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 14–16. [Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. № 3. P. 200–201].
- Орлова-Беньковская М.Я. Динамика ареала трещалки лилейной (*Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Coleoptera) указывает на вселение вида в Европу из Азии в XVI–XVII веке // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 80–95. [Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. № 2. P. 93–104].
- Орлова-Беньковская М.Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2013а. № 1. С. 75–82. [Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. № 3. P. 190–193].
- Орлова-Беньковская М.Я. Дизъюнктивный ареал листоёда восточного *Chrysolina eurina* (Frivaldszky, 1883) (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2013б. Т. 9. № 1. С. 102–107.
- Орлова-Беньковская М.Я. Массовое размножение божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 73–82. [Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. № 4. P. 275–281].
- Орлова-Беньковская М.Я. Каталог чужеродных и криптотенных видов жуков европейской части России (пилотная версия – август 2016 г.). 2016а (Электронный документ) // (<https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/invascat.htm>). Проверено 11.11.2016.
- Орлова-Беньковская М.Я. Можно ли отличить чужеродные виды жесткокрылых (Coleoptera) от местных? // Энтомологическое обозрение. 2016б. Т. 95. № 2. С. 71–89.
- Прокин А.А. Новые данные по распространению Hydrochidae и Hydrophilidae (Coleoptera) в России и сопредельных странах // В сб.: Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы X Трихоптерологического симп., IV Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым (Владикавказ, 5–7 мая 2010 г.). Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2010. С. 74–78.
- Решетникова Н.М. Путь появления некоторых западно-европейских видов растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 гг. // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 95–104.
- Семёнов В.Б. Стафилиниды подсемейства Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae) Московской области // Эверсманния. 2011. Вып. 25–26. С. 34–42.

- Семёнов В.Б., Егоров Л.В. Материалы к познанию стафилинид (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) Чувашии. Сообщение 1 // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары; Атрат: КЛИО. 2009. Т. 22. С. 56–57.
- Цинкевич В.А., Солодовников И.А. *Epuraea ocularis* and *Stelidota geminata* (Coleoptera: Nitidulidae) from Caucasus (Первая находка жуков-блестянок *Epuraea ocularis* и *Stelidota geminata* (Coleoptera: Nitidulidae) на Кавказе) // Zoosystematica Rossica. 2014. Т. 23. № 1. С. 118–121.
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета. 2009. 332 с.
- Чилахсаева Е.А., Гниненко Ю.И., Хегай И.В. Японский еловый полиграф *Polygraphus jezoensis* Niisima, 1909 – новый инвазивный организм в хвойных лесах европейской части России // В сб.: VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России: Материалы междунар. конф. (г. С.-Петербург, 25–27 ноября 2013 г.). СПб., 2013. С. 99–100.
- Шанхиза Е.В. Инвазия узкотелой златки *Agrilus planipennis* в Московском регионе. 2007 (Электронный ресурс) // (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/ru/s/fraxxx.htm>). Проверено 24.05.2016.
- Alyokhin A., Udalov M., Benkovskaya G. The Colorado potato beetle // Insect Pests of Potato. Global Perspectives on Biology and Management. 2013. P. 11–29.
- Beenen R., Roques A. Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Chapter 8.3. BioRisk. 2010. Vol. 4. № 1. P. 267–292.
- Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.J. Quick spread of the invasive rose flea beetle *Luperomorpha xanthoderia* (Fairmaire, 1888) in Europe and its first record from Russia (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini) // Spixiana. (in press, a).
- Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.J. New threat to soybean production in Europe: first record of the invasive alien pest *Medythia nigrobilineata* (Coleoptera, Chrysomelidae) introduced from Asia // Acta Zoologica Bulgarica. (in press, б).
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. Katalog Fauny Polski. Ńzêææ. XXIII, Chrzęszcze – Coleoptera. Tom 9. Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea i Parnoidea. Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1983. 294 s.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4: Elateroidea – Derodontoidea – Bostrichoidea Lymexyloidea – Cleroidea – Cucujoidea / Eds I. Ljubl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2007. 935 p.
- Dasclru M.M., Serafim R., Lindelcuw E. Range expansion of *Trichoferus campestris* (Faldermann)(Coleoptera: Cerambycidae) in Europe with the confirmation of its presence in Romania // Entomologica Fennica. 2013. Vol. 24. № 3. P. 142–146.
- Denux O., Zagatti P. Coleoptera families other than Cerambycidae, Curculionidae sensu lato, Chrysomelidae sensu lato and Coccinelidae. Chapter 8.5 // BioRisk. 2010. Vol. 4. № 1. P. 315–406.
- Emerald ash borer website. 2016 (Электронный ресурс) // (<http://www.emeraldashborer.info>). Проверено 12.11.2016.
- Fikáček M., Angus R.B., Gentili E., Jia F., Minoshima Y.N., Prokin A., Przewoźny M., Ryndevich S.K. Family Hydrophilidae Latreille, 1802 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2/1. Revised and Updated Edition / Ed. by I. Löbl and D. Löbl. Leiden-Boston: Brill, 2015. P. 37–76.
- Geiter O., Homma S., Kinzelbach R. Bestandsaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Texte des Umweltbundesamtes, 2002. Vol. 25. 293 pp.
- Horion A. Adventivarten aus faulenden Pflanzenstoffen, besonders aus Komposthaufen. Studien zur deutschen Kdfer-Fauna V // Koleopterologische Zeitschrift. 1949. Vol. 1 (3). P. 203–215.
- Kenis M. 4 Insects – Insecta // An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland / Ed. R. Wittenberg. CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape. 2005. 417 pp.: 131–212.
- Kovalev A.V. New records of adventive species of Corylophidae and Silvanidae (Coleoptera: Cucujoidea) from the Western Caucasus // Zoosystematica Rossica. 2016. Vol. 25 (2). P. 273–276.
- Kovalenko Ya.N., Drovgalenko A.N., Khryapin R.A. First record of the larger black flour beetle (*Cynaesus angustus*) (Coleoptera: Tenebrionidae) from Russia, with a review of its North American and trans-continental expansion // Zoosystematica Rossica. 2016. Vol. 25 (2). P. 291–294.
- Mannerkorpi P. Uhtuan taistelurintamalla saapuneista tulokaskasveista // Annales botanici Fennici Societas zoologica-botanica Fennica Vanamo. 1944. Vol. 20. № 15. P. 39–51.
- Martynov V.V., Nikulina T.V. *Bruchidius siliquastris* Delobel, 2007 (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), a new invasive species of seed-beetles in the Crimea peninsula // Евразийский энтомологический журнал. 2015. 14(6). С. 552–553.
- Michigan State University's invasive species factsheets. Japanese cedar longhorned beetle *Callidiellum rufipenne*. 2016 (Электронный документ) // (http://www.ipm.msu.edu/uploads/files/forecasting_invasion_risks/japanesecedarlhbeetle.pdf). Проверено 11.11.2016.
- Munteanu N., Moldovan A., Bacal S., Toderas I. Alien beetle species in the republic of Moldova: A review of their origin and main impact // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. P. 88–97.
- Ødegaard F., Tømmerås B.Å. Compost heaps—refuges and stepping-stones for alien arthropod species in northern Europe // Diversity and Distributions. 2000. Vol. 6. а 1. P. 45–59.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding // Biological Invasions. 2014a. Vol. 16. № 7. P. 1345–1349.

- Orlova-Bienkowskaja M.J. First record of the tobacco flea beetle *Epitrix hirtipennis* Melsheimer [Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae] in Russia // EPPO Bulletin. 20146. Vol. 44. № 1. P. 44–46.
- Rabitsch W. Pathways and vectors of alien arthropods in Europe. Chapter 3 // BioRisk. 2010. Vol. 4. P. 27.
- Rabitsch W., Schuh R. Käfer (Coleoptera) // Neobiota in Österreich / Eds F. Essl, W. Rabitsch. Wien: Umweltbundesamt, 2002. P. 324–346. 432 pp.
- Roques A., Auger-Rozenberg M.A., Blackburn T.M., Garnas J., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Wingfield M.J., Liebhold A.M., Duncan R.P. Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. q 4. 907–920.
- Roy H., Migeon A. Ladybeetles (Coccinellidae) chapter 8.4 // BioRisk. 2010. T. 4. №. 1. P. 293–313.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., De Clercq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A., Guillemaud T., Haelewaters D., Honek A., Howe A.G., Hui C., Kenis M., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minna I., Nedved O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigišová S., Zach P., Zaviezo T., Zhao Z. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. № 4. P. 997–1044.
- Sauvard D., Branco M., Lakatos F., Faccoli M., Kirkendall L. Weevils and Bark Beetles (Coleoptera, Curculionidae). Chapter 8.2 // BioRisk. 2010. Vol. 4. P. 219.
- Šefrová H., Laštůvka Z. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2005. q 53. P. 151–170.
- Semionenkov O.I., Semenov V.B., Gildenkov M.Yu. Rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) of the West of the European part of Russia (excepting subfamilies Pselaphinae, Scydmaeninae and Scaphidiinae) / O.I. Semionenkov. Smolensk: Universum, 2015. 392 pp.
- Tomov R., Trencheva K., Trenchev G., Cota E., Ramadhi A., Ivanov B., Naceski S., Papazova-Anakieva I., Kenis M. Non-indigenous insects and their threat to biodiversity and economy in Albania, Bulgaria and Republic of Macedonia. Sofi a-Moscow: Pensoft publishers. 2009. 112 pp.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biological Invasions. 2014. Vol. 16. № 5. P. 1003–1008.

MAIN TRENDS OF INVASION PROCESS IN BEETLES (COLEOPTERA) OF EUROPEAN RUSSIA

© 2016 Orlova-Bienkowskaja M. Ja.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Leninski pr. 33.
e-mail: marinaorlben@yandex.ru

Analysis of own and literature data has allowed to reveal main trends of invasions of beetles in European Russia. One hundred and sixty eight alien species of beetles from 30 families have been recorded in the region. One hundred and two of them are pests. Analysis of the information revealed main trends of invasions of beetles in European Russia. The following biotopes are typical for alien beetles of European Russia: houses, agrocenoses, biocenoses of cities and other settlements and ruderal biotopes. More than 50% of species occur also in native biotopes: forests, animal shelters etc. No one species has become a key species, i.e. does not drastically change native communities. But five species of tree pests, which were inadvertently introduced from East Asia in the last decades, could potentially become key species and inflict a serious damage to the forests of European Russia: *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), *Anisandrus maiche* (Curculionidae, Scolytinae), *Xyleborinus attenuatus* (Curculionidae, Scolytinae) и *Xylosandrus germanus* (Curculionidae, Scolytinae). The main vector of invasion of beetles to the region is an unintentional introduction. About half of species are introduced to European Russia with imported products of plant and animal origin, about 25% – with plant substrates (straw, compost etc.), about 10% – with wood, about 14% – with alive plants, less than 5% of species are intentionally introduced. Native ranges of alien beetles of European Russia are situated in Mediterranean region, East and South-East Asia, Middle Asia, Africa, South and North America, West Europe and Australia. The highest number of species (about 20%) originates from East Asia. The most of alien beetles were introduced to European Russia not directly from their native ranges, but from their invasive ranges in other European countries. In the latest 20 years the number of new alien species originating from East Asia has increased. The number of new direct invasions from this region has also increased. The regions in which the most new beetle species alien to European Russia were found are Krasnodar territory and Adygea (14 species) and Moscow region (8 species). The process of invasion of beetles to European Russia is accelerating. More alien beetles appeared in European Russia in the recent 20 years than in the same periods in the past. Forty two new alien species including 23 pest species appeared. The percentage of new alien species connected with living plants has been constantly increasing since the middle of the 20th century and is more than 50% in the recent 20 years. This tendency is connected with the increase of import of plants. Wide ranges are typical for alien beetles. About 80% of alien beetle species of European Russia have established not only in Europe, but also in other parts of the world, more than 50% have become cosmopolitan. The distribution of an alien species is usually fast: the species spreads to thousands of kilometers in several decades.

Key words: alien species, invasions, beetles, vectors of invasion, donor regions, recipient regions, biotopes.

УДК 581.527.7 (470.40/.43)

ИНВАЗИОННЫЕ И ПОТЕНЦИАЛЬНО ИНВАЗИОННЫЕ РАСТЕНИЯ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2016 Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, ул. Комзина, 10,
e-mail: ststenator@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.07.2016

В статье впервые представлен перечень инвазионных и потенциально инвазионных растений флоры Среднего Поволжья (в границах Самарской и Ульяновской областей), включающий 59 видов, распределённых по группам согласно их активности, особенностям взаимодействия с местными видами растений и характеру занимаемых местообитаний. Для большинства видов установлено время вхождения во флору региона. Обсуждаются некоторые теоретические моменты ведения «black-»-листов.

Ключевые слова: инвазионные виды, «black-лист», чужеродные растения, Среднее Поволжье.

Введение

Значительные темпы деградации природных фитоценозов, постоянные инвазии чужеродных видов в природные сообщества привлекают внимание исследователей к проблеме антропогенной трансформации флоры [Березуцкий, 1999; Морозова, 2003; Olson, 2006; Ryšek, Richardson, 2006; Тохтарь, Грошенко, 2008; Нотов, Нотов, 2009; Chytrý et al., 2009; Holmes et al., 2009; Vila et al., 2011; Ryšek et al., 2012; и др.].

Последствия появления в фитоценозах инвазионных видов растений многочисленны и носят не только экологический, но также экономический и социальный характер [Wittenberg, Cock 2001; Perrings, 2005; Pimentel et al., 2005; Lockwood et al., 2006; Olson, 2006; Виноградова и др., 2010; Williams et al., 2010; Абрамова, 2012; Магомедов и др., 2013]. Воздействие на окружающую среду заключается в изменении структуры и функционирования экосистем, утрате биологического разнообразия или уникальных местообитаний. Экономические последствия, напрямую вызванные хозяйственной деятельностью человека, как правило, приводят к денежным потерям. Социальные последствия преимущественно затрагивают здоровье и безопасность человека, а

также качество жизни в целом, культурное наследие и другие аспекты общественного устройства.

Идентификация и ранжирование инвазионных видов и путей их интродукции и распространения, а в отношении приоритетных инвазионных видов осуществление мер регулирования или искоренения, обозначены в Стратегии и Плана действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации [2014] как одна из национальных целевых задач.

Особенно актуальны исследования чужеродных, в том числе инвазионных, или потенциально инвазионных видов, в индустриально развитых и урбанизированных районах [Виноградова и др., 2010, 2011; Агеева, Силаева, 2012; Ржевуская, 2012; Трemasова и др., 2012; Хорун, 2013; Панасенко, 2014; Стародубцева и др., 2014; и др.].

Материалы и методика

Среднее Поволжье (в границах Самарской и Ульяновской областей) – регион в среднем течении р. Волга, расположенный на границе Европейской широколиственнолесной и Евразийской степной областей. Территория Среднего Поволжья густо заселена и испытывает

большую антропогенную нагрузку [Розенберг, 2009]. Площадь региона составляет 90.8 тыс. км², население – 4496 тыс. человек. Положение Среднего Поволжья на пересечении крупных транспортных магистралей, лежащих в широтном и долготном направлениях, его особенности как одного из ведущих регионов России по уровню развития промышленности и хозяйственно-экономической инфраструктуры, значительная плотность населения определяют высокий уровень видового богатства чужеродной флоры и высокие темпы её динамики. Флора региона насчитывает порядка 1990 видов сосудистых растений, из которых 490 видов являются чужеродными [Сенатор, 2014].

Ранее нами были опубликованы предварительные списки инвазионных видов растений Среднего Поволжья [Васюков, 2013; Senator et al., 2013; Сенатор, 2014], однако недавно обнародованный список инвазионных видов флоры России [Виноградова и др., 2015] побудил пересмотреть, дополнить и скорректировать имеющиеся сведения.

Материалом для исследования явились многолетние наблюдения авторов за растительным покровом Среднего Поволжья, опубликованные конспекты флор Самарской [Саксонов, Сенатор, 2012] и Ульяновской [Раков и др., 2014] областей, а также сборы, хранящиеся в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Ульяновского государственного педагогического университета (UPSU), Института экологии Волжского бассейна РАН (PVB), Института биологии внутренних вод РАН (IBIW), им. И.И. Спрыгина Пензенского государственного университета (PKM), Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина (далее СОИКМ) и Самарского государственного социально-гуманитарного университета (далее СГСГУ).

Представленный ниже список инвазионных растений Среднего Поволжья включает следующие сведения: латинское название вида (согласно International Plant Names Index [2016]);

семейство; информация о включении вида в сводку наиболее распространённых чужеродных видов Европы [Lambdon et al., 2008] и в «Black»-лист инвазионных растений России [Виноградова и др., 2015]; область первичного ареала; сведения о первом указании вида для Среднего Поволжья; характерные местообитания.

Выявленные инвазионные виды сосудистых растений объединены в четыре группы. Критериями для категоризации явились характер местообитаний (естественные, полустественные, антропогенные), активность видов и их взаимодействие с местными видами растений, что, в общих чертах, совпадает с применением отечественными исследователями шкалы, ориентированной на оценку уровня агрессивности инвазионных растений и особенностей их распространения [Нотов и др., 2010; Виноградова и др., 2011, 2015].

Результаты и их обсуждение

Формирование списка инвазионных видов сопряжено с определёнными сложностями и, прежде всего, с различным пониманием объёма чужеродной флоры и использованием различных её классификаций, спецификой этого флорогенетического компонента, отсутствием согласованного понятийного аппарата, используемого при его описании, о чём неоднократно указывалось в литературе [например: Нотов, Нотов, 2009]. Сюда же следует отнести и относительно небольшой период флористических исследований в ряде регионов, а также большую площадь некоторых из них. Вместе с тем в настоящее время активно создаются списки инвазионных видов, причём не только по административным субъектам (Брянская обл., Волгоградская обл., Воронежская обл., Калужская обл., Нижегородская обл., Псковская обл., Рязанская обл., Тверская обл., Удмуртия, Хабаровский край, Ярославская обл. и др.), но и по крупным естественноисторическим регионам (Верхневолжский регион, Северо-Западная Россия, Сибирь, Средняя Россия). Ниже приводим список инвазионных и потенциально инвазионных растений, зарегистрированных во флоре Среднего Поволжья (рис.).

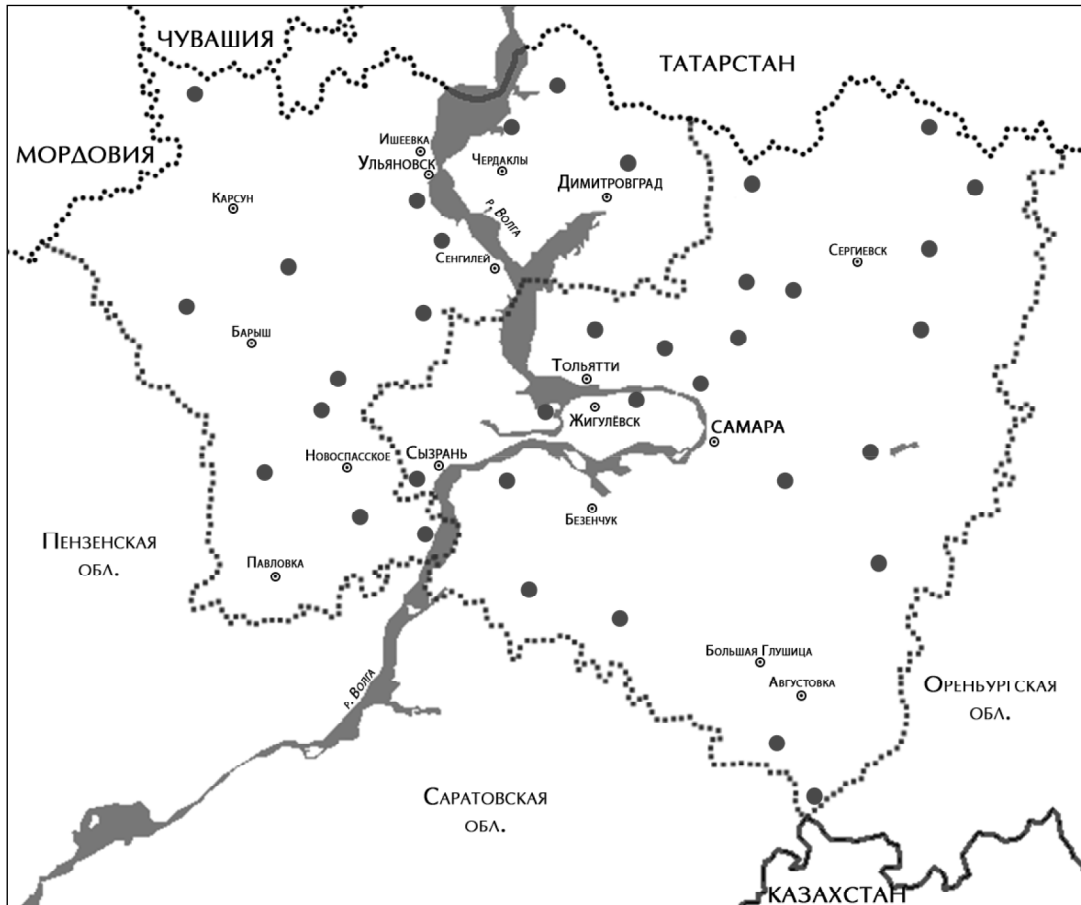


Рисунок. Основные пункты исследований инвазионных видов растений на территории Среднего Поволжья. Пунктиром обозначены границы административных субъектов Российской Федерации, сплошной линией – государственная граница.

Виды-«трансформеры»

В смысловом содержании категорий, применяемых при составлении списка инвазионных видов (чужеродные виды, которые наносят или могут нанести урон окружающей среде, экономике или здоровью человека), обнаруживаются разногласия. В отношении видов-«трансформеров» на это обратил внимание Н.Н. Панащенко [2013], предложив использовать ряд критериев при их выделении. В традиционном понимании к «трансформерам» относятся виды, внедрившиеся в естественные местообитания, влияющие на ценотические связи в сообществе, меняющие их облик, вытесняющие местные виды, зачастую, образующие одновидовые заросли. Такая трактовка схожа с понятиями «вид-эдификатор» [Сукачев, 1928] и «ключевой вид» [Paine, 1969]. Однако использование термина «трансформеры» оп-

равдано, поскольку указывает на чужеродную природу вида и вносит иерархичность в систему, где среди чужеродных видов выделяются инвазионные, подмножеством которых являются «трансформеры».

На территории Среднего Поволжья «видами-трансформерами» являются:

Acer negundo L. (Aceraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. В интродукции в Поволжье с конца XIX в. [Каталог питомников..., 1911]. Натурализация отмечена М.Е. Беловым уже в 1933 г. (РКМ), когда клён был найден «среди кустарников в плакорных условиях». Встречается, зачастую в массе, в лесных (по опушкам и полянам), пойменных и антропогенных местообитаниях.

Bidens frondosa L. (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Первые гербарные сборы в Среднем Поволжье сделаны с территории Самарской обл. – 1978 г. (МНА), 1983 г. (IBIW) [Виноградова и др., 2010]. В Ульяновской обл. обнаружена в 1991 г. (МНА) [Виноградова и др., 2010]. Прибрежно-водные, часто в массе, сбитые сырые, иногда антропогенные местообитания.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et A. Gray (Cucurbitaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые отмечен в 1974 г. (IBIW) для Ульяновской обл. [Виноградова и др., 2010]. Образует обширные заросли вдоль берегов водоёмов в полосе прибрежных кустарников, иногда встречается по сорным местообитаниям.

Elaeagnus angustifolia L. (Elaeagnaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Средне- и югозападноазиатский вид. Один из первых сборов сделан в 1993 г. (MW) с территории Ульяновской обл. [Виноградова и др., 2010], однако вид появился в регионе гораздо раньше – с 1960-х гг. Пойменные местообитания, где образует заросли, подобные среднеазиатским тугаям, а также нарушенные участки (балки, склоны оврагов), обочины дорог, пустыри, залежи. В южной части Самарской обл. и на юго-востоке Ульяновской обл. активно внедряется в степные сообщества близкий нижневолжско-среднеазиатский вид *Elaeagnus oxycarpa* Schtdl., отличающийся более колючими ветвями, менее крупными цветками и плодами, часто более узкими листьями и, возможно, являющийся дикорастущим предком *E. angustifolia*.

Elodea canadensis Michx. (Hydrocharitaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые для Поволжья указывается Д.Э. Янишевским в 1885 г., а гербарные сборы сделаны гораздо позже – А.П. Шенниковым в 1915 г. (LE) с территории Ульяновской обл. и М.В. Золотовским в 1940 г. (СО-

ИКМ) с территории Самарской обл. Слабопроточные и непроточные водоёмы.

Heracleum sosnowskyi Manden. (Apiaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Кавказский вид. Первые сборы вида с территории Ульяновской обл. сделаны Н.С. Раковым в 2003 г. (MW). В Самарской обл. до недавнего времени был известен из 2 пунктов (Узюковский лесной массив и с. Бол. Каменка). В 2015 г. С.А. Сенатором был обнаружен в массе в окр. с. Ендурайкино (Сергиевский район) на пойменном лугу, а также в с. Стар. Якушкино (Исаклинский район). Реже встречается по опушкам близ лесополос, вдоль дорог и на заброшенных огородах.

Impatiens glandulifera Royle (Balsaminaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Занесён в Чёрную книгу флоры Средней России. Южноазиатский (Гималаи) вид. Натурализация впервые отмечена в 1991 г. в Ульяновской обл. [Раков, 2003] и в 2004 г. в Самарской обл. [Соловьёва, 2009]. Занимает нарушенные затенённые участки вдоль небольших ручьёв в пределах населённых пунктов.

Parthenocissus inserta (A. Kern.) Fritsch (Vitaceae). Наиболее распространённый чужеродный вид в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. В 1974 г. был отмечен В.И. Игнатенко и С.В. Саксоновым в Молебном овраге на территории Жигулёвского заповедника, позднее – на волжском острове Серёдыш. Осветлённые леса и лесопосадки, поймы рек, волжские острова, обочины дорог, пустыри, вдоль заборов. Гораздо реже в Среднем Поволжье встречается близкий североамериканский вид *P. quinquefolia* (L.) Planch., отличающийся более разветвлёнными усиками и наличием дисковидных расширений на концах разветвлений усиков, однако данные о его дичании нуждаются в подтверждении.

Phragmites altissimus (Benth.) Mabilie (Poaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Вид неизвестного происхождения. Впервые обнаружен С.В. Саксоновым в 1980 г. в урочище Гудронный на территории Жигулёвского заповедника. Водоёмы

и их берега, канавы, реже – зарастающие карьеры и обочины дорог. Отмечается тенденция к расселению вида.

Ulmus pumila L. (Ulmaceae). Центральнo- и восточноазиатский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно. Активно расселяется по обочинам дорог, зарастающим карьерам и другим антропогенным местообитаниям, иногда образует рощицы.

Xanthium albinum (Widder) H. Scholz et Sukopp (Asteraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Американский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно, однако есть сведения, что впервые в Европейской России вид собран из окрестностей Пензы в 1922 г. [Виноградова и др., 2010]. Широко распространён по песчаным берегам рек, пустырям и обочинам дорог.

Виды, активно натурализующиеся в естественных и полуестественных местообитаниях

В понимании объёма этой категории также обнаруживаются противоречия – некоторые исследователи относят сюда виды, активно расселяющиеся и натурализующиеся как в естественных и полуестественных (местообитания, возникшие вследствие антропогенного нарушения, в отличие от антропогенных, не имеющих природных аналогов), так и в антропогенных местообитаниях, другие – только в естественных и полуестественных местообитаниях. На наш взгляд, наиболее точно именно вторая трактовка, которую необходимо дополнить – растения этой категории не вытесняют аборигенные виды и, в основном, не склонны к образованию одновидовых зарослей. Во флоре Среднего Поволжья ко второй категории инвазионных видов относятся:

Atriplex tatarica L. (Chenopodiaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Югозападно- и среднеазиатский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно. Наиболее ранние сборы сделаны Д.М. Софинским в 1903 г. (LE) с территории Самарской обл. Встречается в массе по антропогенным местообитаниям, вдоль дорог, проникает в лесопарки.

Caragana arborescens Lam. (Fabaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Средне- и центральноазиатский вид. В интродукции в Ульяновской обл. известна с 1866 г. [Раков, 2003], а в Самарской обл. – с 1898 г. [Саксонов, Сенатор, 2012]. Вне мест культивирования встречается по вырубкам и опушкам.

Conyza canadensis (L.) Cronquist [*Erigeron canadensis* L.] (Asteraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые указывается в 1845–1846 гг. К.Ф. Ледебуром для Симбирска и К.К. Клаусом в 1851 г. для Сергиевска. Наиболее ранние сборы сделаны В. Мельниковым в 1896 г. (MW) с территории Ульяновской обл. и в 1909 г. (LE) с территории Самарской обл. Антропогенные местообитания, в том числе обочины дорог, пустыри, залежи, выгоны, вырубки.

Epilobium adenocaulon Hausskn. [*E. ciliatum* Rafin. p.p.] (Onagraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые отмечен Д.И. Литвиновым в 1927 г. (LE) для Самарской обл., а в 1947 г. (UPSU) и 1957 г. (IBIW) – для Ульяновской обл. [Виноградова и др., 2010]. Берега водоёмов и болот, в том числе пересыхающих, сырые лесные опушки, придорожные канавы.

Epilobium pseudorubescens A.K. Skvortsov (Onagraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые отмечен в 1988 г. (LE) для Самарской обл. [Виноградова и др., 2010]. Те же местообитания, что и у предыдущего вида.

Fraxinus lanceolata Borkh. (Oleaceae). Североамериканский вид. Время появления в Поволжье не известно. Встречается в основном близ мест культивирования, однако в настоящее время начал проникать в поймы рек [Раков, 2003].

Fraxinus pennsylvanica Marshall (Oleaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые для Среднего Поволжья указывается Г.Н. Высоким в 1908 г. Населённые пункты, лесополосы, обочины дорог, пустыри, поймы рек.

Geranium sibiricum L. (Geraniaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России.

Югозападно- и среднеазиатский вид. Наиболее ранние сборы сделаны А.П. Шенниковым в 1915 г. (LE) с территории Ульяновской обл. и И.И. Спрыгиным в 1926 г. (LE) с территории Самарской обл. Встречается в населённых пунктах на пустырях и вдоль дорог, на газонах, по опушкам и лесным полянам, а также по сбитым лугам.

Hippopha rhamnoides L. (Elaeagnaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Центральноеазиатский вид. Наиболее ранние сборы сделаны в 1993 г. (IBIW) с территории Ульяновской обл. [Виноградова и др., 2010]. Регулярно встречается на нарушенных участках по берегам рек, а также близ населённых пунктов.

Impatiens parviflora DC. (Balsaminaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Вероятно, среднеазиатский вид. Впервые в Среднем Поволжье обнаружен А.Ф. Тереховым в 1969 г. в окрестностях Самары. Встречается по тенистым лесам, оврагам и берегам водоёмов в населённых пунктах.

Lepidium densiflorum Schrad. (Brassicaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Один из первых гербарных сборов с территории Среднего Поволжья сделан Е.А. Городковой-Селивановой в 1930 г. (РКМ). Антропогенные местообитания, иногда встречается на аллювиальных отложениях и галечниках по берегам рек.

Lonicera tatarica L. (Caprifoliaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Восточноевропейско-азиатский вид. Наиболее ранние сборы в Среднем Поволжье сделаны Р. Пабо в 1846 г. (LE) с территории Самарской обл. из окрестностей Сергиевска. Вне мест культуры отмечается на пустырях, обочинах дорог.

Malus domestica Borkh. (Rosaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Культурный вид. Широко культивируется и часто обнаружива-

ется вне мест культуры по лесным опушкам, обочинам дорог. На Самарской Луке совместно с *M. praecox* Borkh. образует яблоневые редколесья.

Oenothera biennis L. (Onagraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Вероятно, вид гибридного происхождения. Впервые для Ульяновской обл. отмечен в 1968 г. (МНА) [Виноградова и др., 2010], собран Н.С. Раковым в 1976 г. (UPSU), а в 1980 г. собран с территории Самарской обл. (МНА) [Виноградова и др., 2010]. Населённые пункты, вдоль дорог, песчаные степи, разреженные сосновые леса.

Oenothera rubricaulis Klebahn (Onagraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Европейский вид. Во флоре Среднего Поволжья появился, вероятно, в 1980-е гг. Встречается, преимущественно, по обочинам дорог, на залежах, реже на пустырях.

Phalacrolooma septentrionale (Fernald et Wiegand) Tzvelev (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Появился во флоре Среднего Поволжья, вероятно, в 1980–1990-е гг. В настоящее время начал проникать в разновозрастные сосновые насаждения в черте населённых пунктов. В Среднем Поволжье редко встречается близкий североамериканский вид – *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort. [*Erigeron annuus* (L.) Pers.], отличающийся густоволосистыми стеблями, крупнозубчатыми листьями и светло-фиолетовыми или розовыми краевыми лепестками.

Populus balsamifera L. (Salicaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. В интродукции в Поволжье с конца XIX в. [Каталог питомников..., 1911]. Вне мест культивирования встречается, преимущественно, по обочинам дорог, в населённых пунктах и по берегам водохранилищ. Мы соглашаемся с коллегами в том, что наличие в нашей флоре *P. balsamifera* требует доказательств и что он полностью «растворился» в гибридах [Адвентивная флора...,

2012]. Несмотря на трудности диагностики этого таксона, связанной с многообразием гибридных форм, мы всё же, в силу традиционного подхода, включаем его в представленный перечень. Из этой группы тополей в Среднем Поволжье культивируется и нередко дичает восточноазиатский вид *Populus suaveolens* Fisch.

Sambucus racemosa L. (Sambucaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Европейский вид. Наиболее ранние сборы сделаны Н. Десяткиным в 1926 г. (LE) с территории Самарской обл. Встречается в разреженных, преимущественно сосновых и сосново-широколиственных лесах, в сосновых посадках. В лесах, на лесных опушках и склонах нередко встречается близкий вид – *Sambucus sibirica* Nakai со схожим инвазионным потенциалом.

Xanthoxalis stricta (L.) Small (Oxalidaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Одна из первых находок сделана в 2000 г. [Раков, 2003]. В населённых пунктах на газонах, в садах и огородах. В настоящее время отмечено проникновение в разреженные сосновые леса.

Виды, натурализующиеся и активно расселяющиеся по антропогенным местообитаниям

В эту группу относятся виды, натурализующиеся и активно (! ключевое слово) расселяющиеся по антропогенным местообитаниям. Во флоре Среднего Поволжья это:

Acroptilon repens (L.) DC. (Asteraceae). Вероятно, юговосточноевропейско-центральноазиатский вид. Впервые указывается Г.Ф. Высоцким в 1908 г. для Самарской обл. Наиболее ранние сборы сделаны в 1960 г. (СГСГУ) с территории Самарской обл. Встречается в населённых пунктах, вдоль дорог, на железнодорожных (ж.-д.) насыпях и пустырях.

Amaranthus albus L. (Amaranthaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканс-

кий вид. Наиболее ранние сборы сделаны А.Ф. Тереховым в 1931 г. (РКМ) с территории Самарской обл. Встречается в населённых пунктах, вдоль дорог, на ж.-д. насыпях и пустырях.

Amaranthus blitoides S. Watson (Amaranthaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. С.В. Голицын уже в 1945 г. отмечал «заросли», которые образовывал этот вид в черте Ульяновска. Встречается в населённых пунктах, вдоль дорог, на ж.-д. насыпях и пустырях.

Amaranthus retroflexus L. (Amaranthaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. В.Я. Цингером в 1885 г. указывается для Симбирской губернии, наиболее ранние сборы сделаны В. Мельниковым в 1895 г. (MW) с территории Ульяновской обл., И.И. Спрыгиным в 1927 г. (LE) и 1928 г. (РКМ) с территории Самарской обл. Встречается в населённых пунктах, вдоль дорог, на ж.-д. насыпях и пустырях, на полях.

Ambrosia trifida L. (Asteraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые обнаружена в Самарской обл. М.Г. Кривошеевой в 1957 г. [Бобкина и др., 2009]. Населённые пункты, вдоль дорог, на пустырях, свалках.

Anisantha tectorum (L.) Nevski (Poaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Европейско-западносибирско-среднеазиатский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья точно не известно. Встречается в населённых пунктах, вдоль дорог, на ж.-д. насыпях и пустырях.

Artemisia sieversiana Ehrh. ex Willd. (Asteraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Сибирский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно, однако Р.Е. Левина и С.В. Голицын в 1953 г. отмечали его исключительную приуроченность к железным дорогам. Населённые пункты, вдоль дорог, на ж.-д. насыпях, пустырях, свалках, реже – на вырубках и гарях, сбитых лугах.

Bassia sieversiana (Pall.) W.A. Weber [*Kochia scoparia* auct. non (L.) Schrad.] (Chenopodiaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Восточноевропейско-азиатский вид. С.В. Голицыным в 1945 г. указывается как «редкое» во флоре Ульяновска. Встречается вдоль дорог и на пустырях.

Cardaria draba (L.) Desv. (Brassicaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Южноевропейско- и югозападноазиатский вид. Впервые указывается Л. Калашниковым в 1935 г. (LE) для Самарской обл. и С.В. Голицыным в 1947 г. для Ульяновской обл. Встречается в населённых пунктах, по обочинам дорог, пустырям.

Cuscuta campestris Yunck. (Cuscutaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно, наиболее ранние указания относятся к 1991 г. Встречается по обочинам дорог, пустырям, окраинам полей.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. (Asteraceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые собран И.Ф. Владимировым в 1932–1946 гг. с территории Самарской обл. Встречается по антропогенным местообитаниям

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake [*G. quadriradiata* auct. non Ruiz et Pav.] (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Северо- и южноамериканский вид. Впервые собран Ю. Гусевым в 1964 г. (LE) с территории Ульяновской обл. Иногда в массе произрастает в цветниках и на газонах, реже встречается в парках и на сорных местах.

Galinsoga parviflora Cav. (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Южноамериканский вид. Впервые указывается

С.В. Голицыным в 1945 г. Изредка встречается в населённых пунктах в цветниках, на газонах и вдоль заборов. Вытесняется предыдущим видом.

Hordeum jubatum L. (Poaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Восточносибирско-североамериканский вид. Впервые указан Ю.Х. Новожиным в 1971 г. для Самарской обл. и в 1973 г. (IBIW) для Ульяновской обл. [Виноградова и др., 2010]. Населённые пункты, обочины дорог, пустыри.

Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt. [*Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb.] (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Впервые собран Е. Исполатовым в 1909 г. (LE) с территории Самарской обл. Широко распространённый вид, встречающийся по антропогенным местообитаниям, на вырубках, залежах.

Potentilla supina L. (Rosaceae). Европейско-западноазиатский вид. Для Среднего Поволжья указывалась ещё С.И. Коржинским в 1898 г. Встречается вдоль дорог и по газонам в населённых пунктах.

Solidago canadensis L. (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Натурализация впервые отмечена в 1994–1995 гг. [Раков, 2003]. Населённые пункты, полосы отвода автомобильных дорог, залежи. В составе этой сложной и мало изученной на территории Восточной Европы группы выделяют таксоны, отличающиеся характером опушения и некоторыми морфометрическими признаками.

Typha laxmannii Lerech. (Typhaceae). Вид неизвестного, вероятно, восточно-азиатского происхождения. Впервые отмечен А.П. Белавской и Т.Г. Леоновой в 1964 г. (LE) для Самарской обл. Мелководья и заливы волжских водохранилищ, водоёмы, в том числе пересыхающие, в карьерах.

Потенциально инвазионные виды

Объединяет виды, потенциально инвазионные, способные к возобновлению в местах заноса и проявившие себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов. Поскольку для непосредственно граничащих с Самарской и Ульяновской областями административных субъектов списки инвазионных видов не опубликованы, нами приняты во внимание работы «соседей второго порядка» по Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013] и Удмуртской республике [Баранова, Бралгина, 2015], а также Чёрная книга флоры Средней России [Виноградова и др., 2010] как источник по более крупному региону.

Ambrosia artemisiifolia L. (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Наиболее ранние сборы сделаны в 1991 г. с территории Ульяновска [Раков, 2003]. В настоящее время находки единичны. Встречается исключительно в населённых пунктах вдоль дорог и на пустырях. Является «видом-трансформером» в Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013]. Занесён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010].

Amelanchier spicata (Lam.) K. Koch (Rosaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Культигенный европейский вид. Используется изредка в озеленении населённых пунктов. Отмечен пока единственный случай натурализации вида в разновозрастные сосновые насаждения на территории Тольятти [Сенатор и др., 2010]. Натурализуется по нарушенным местообитаниям в Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013] и является «видом-трансформером» в Удмуртской республике [Баранова, Бралгина, 2015].

Amorpha fruticosa L. (Fabaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно. Встречается в населённых пунктах, лесополосах, натурализуется близ мест культивирования. Является «видом-трансформером» в Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013].

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hylander (Lamiaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Восточноазиатский вид. Дичание впервые отмечено С.В. Саксоновым в 1983 г. на Самарской Луке. Встречается в населённых пунктах у дорог. Занесён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010].

Galega orientalis Lam. (Fabaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Кавказский вид. Дичание впервые отмечено в 2001 г. [Раков, 2003]. В настоящее время встречается редко по окраинам полей и в населённых пунктах. Является потенциально инвазионным видом в Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013], активно натурализуется по нарушенным полуестественным и естественным местообитаниям в Удмуртской республике [Баранова, Бралгина, 2015].

Juncus tenuis Willd. (Juncaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. Время появления во флоре Среднего Поволжья не известно. Находки вида в регионе единичны. Встречается по берегам водоёмов, лесным опушкам. Активно натурализуется по нарушенным полуестественным и естественным местообитаниям в Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013] и в Удмуртской республике [Баранова, Бралгина, 2015]. Занесён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010].

Leymus racemosus (Lam.) Tzvelev (Poaceae). Восточноевропейско-азиатский вид. Наиболее ранние сборы сделаны в 1926 г. И.И. Спрыгиным (LE) с территории Самарской обл. Встречается редко по обочинам дорог небольшими популяциями.

Robinia pseudoacacia L. (Fabaceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Североамериканский вид. В интродукции в Поволжье с конца XIX в. [Каталог питомников..., 1911]. Тенденция к натурализации проявляется слабо. Встречается отдельными молодыми деревьями близ мест культивирования.

Salix euxina I.V. Belyaeva [*S. fragilis* auct., non L.] (Salicaceae). Малоазиатский вид. Наиболее ранние сборы сделаны в 1885 г. (LE) с территории Ульяновской обл. и в 1904 г. Д.М. Софинским (LE) с территории Самарской обл. Произрастает по берегам рек, в посёлках, вдоль дорог.

Symphotrichum salignum (Willd.) G.L. Nesom s.l. [*Aster* × *salignus* Willd.] (Asteraceae). Один из наиболее распространённых чужеродных видов в Европе. Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Европейский вид. Во флоре Среднего Поволжья появился, вероятно, во второй половине XX в. Встречается изредка по залежам, пустырям и обочинам дорог. Является потенциально инвазионным видом в Волгоградской обл. [Сагалаев, 2013], активно натурализуется по нарушенным полуестественным и естественным местообитаниям в Удмуртской республике [Баранова, Бралгина, 2015]. Занесён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010].

Thladiantha dubia Bunge (Cucurbitaceae). Занесён в «Black»-лист инвазионных растений России. Восточноазиатский вид. Впервые зарегистрирован в 1967–1968 гг. (UPSU) в Ульяновской обл. Населённые пункты, реже по берегам водоёмов, иногда – лесополосы в окрестностях населённых пунктов. Размножается преимущественно вегетативно, однако в 1999 г. отмечено созревание плодов [Раков, 2003]. Активно натурализуется по нарушенным полуестественным и естественным местообитаниям в Удмуртской республике [Баранова, Бралгина, 2015].

Вероятно, в эту группу должны быть включены такие виды, как *Acorus calamus* L., *Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov et Maitul., *Arrhenatherum elatius* P. Beauv., *Cotoneaster lucidus* Schtdl., *Lolium perenne* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Physocarpus opulifolius* Raf., *Rosa rugosa* Thunb., *Senecio viscosus* L., *Sisymbrium volgense* M. Bieb. ex E. Fourn., *Solidago gigantea* Aiton и *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun, однако в настоящее время в условиях Среднего Поволжья они не обнаруживают тенденцию к расселению и обладают низким инвазионным потенциалом.

Заключение

Число чужеродных видов растений и участие их в региональных флорах продолжает увеличиваться, однако количество инвазионных видов относительно невысоко в численном выражении, в особенности, «видов-трансформеров», и составляет 4–10 (редкое исключение – 19! в Рязанской обл.). При этом обозначилась триада наиболее опасных инвазионных видов – *Acer negundo* L., *Bidens frondosa* L. и *Elodea canadensis* Michx., которые почти во всех регионах относятся к первой категории. Наиболее многочисленна группа потенциально инвазионных растений, состав которой существенно отличается по регионам.

Из 490 видов чужеродных растений, отмеченных для Среднего Поволжья, к инвазионным и потенциально инвазионным относятся 59 видов. Рекомендации [Genovesi, Scalera, 2007] по составлению списка 100 наиболее опасных заносных видов, на наш взгляд, не совсем корректны, во всяком случае в настоящее время для российских регионов. Во-первых, не все чужеродные виды, включаемые в этот список, являются «наиболее опасными», во-вторых, не во всех регионах обнаруживается необходимое число инвазионных растений (например, в Воронежской обл. к таковым отнесены 65 видов, в Тверской – 50, в Ярославской – 41, в Псковской – 32), а там, где все же список включает 100 видов, создается впечатление его некоторой искусственности и «раздутости» (в такие списки включены архефиты, хотя и в обилии встречающиеся в полуестественных местообитаниях, но имеющие слабый инвазионный потенциал – например, *Mulgedium tataricum* (L.) DC., *Sisymbrium loeselii* L., эфемерофиты – например, *Euphorbia peplus* L., или вовсе колонофиты). Мы считаем, что в идеале список наиболее опасных видов растений должен включать 50 видов.

Отметим, что создание списка инвазионных видов – необходимый первый шаг в изучении процесса инвазий. К настоящему времени сформулирована методика составления такого списка [Нотов и др., 2010; Виноградова и др., 2010].

др., 2011]. Однако изучение биоинвазионных процессов поставило перед исследователями ряд вопросов, касающихся не только формирования понятийного и терминологического аппарата для чёткого описания сути нового явления в эволюции растительного и животного мира, но, что наиболее важно, и оценки последствий инвазий с точки зрения устойчивости природных территориальных комплексов.

Важность изучения чужеродных видов и путей их распространения, а также осуществления мер по регулированию их численности, закреплена в качестве одной из национальных задач [Стратегия и План действий..., 2014] и обуславливает повышенное внимание к чужеродным видам и актуализирует разработку и принятие национальной стратегии по чужеродным видам, федеральных законодательных актов, регулирующих политику в области инвазионных видов на основе мирового опыта.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-50023 мол_нр.

Литература

- Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.
- Агеева А.М., Силаева Т.Б. Материалы для Чёрной книги флоры Республики Мордовия // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международного конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 185–187.
- Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачев А.В. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 412 с.
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н. Инвазионные растения во флоре Удмуртской Республики // Вестн. Удмуртск. ун-та. Сер. 6: Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25, вып. 2. С. 31–36.
- Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры // Ботанич. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 8–19.
- Бобкина Е.М., Сенатор С.А., Саксонов С.В. К вопросу об истории расселения видов рода амброзия (*Ambrosia* L.) в Среднем Поволжье // Аграрная Россия. 2009. № 6. С. 40–42.
- Васюков В.М. Инвазионные виды растений в экосистемах Среднего Поволжья // Синергетика природных, технических и социально-экономических систем: Материалы XI междунар. науч. конф. и II междунар. молодеж. науч. школы (Тольятти, 26–27 сентября 2013 г.). Тольятти, 2013. С. 147–151.
- Виноградова Ю.К., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терёхина Т.А., Трemasова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Black»-лист инвазионных растений России // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Материалы IV Международ. конф. (1–2 октября 2015 г., Кемерово). Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2015. С. 68–72.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах тверского региона. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Каталог питомников А.Д. Воейкова на осень 1911 и весну 1912 года. Сызрань, 1911. С. 13–41.
- Магомедов У.Ш., Мазурин Е.С., Миронова М.К. Экономический ущерб от карантинных вредных организмов в России // Карантин растений. Наука и практика. 2013. № 2(4). С. 8–12.
- Морозова О.В. Участие адвентивных видов в формировании разнообразия и структуры флор Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. географическая. 2003. № 3. С. 63–71.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Основные направления изучения генезиса адвентивного компонента флор // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. Вып. 14. 2009. С. 127–141.
- Панасенко Н.Н. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестн. Удмуртск. Ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 17–22.
- Панасенко Н.Н. Чёрный список флоры Брянской области // Российский журн. биол. инвазий. 2014. № 2. С. 127–132.

- Раков Н.С. Флора города Ульяновска и его окрестностей. Ульяновск, 2003. 216 с.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области // Флора Волжского бассейна. Т. 2. Тольятти: Кассандра, 2014. 295 с.
- Ржевуская Н.А. Материалы к «Чёрной книге» флоры Липецкой области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции М.; Ижевск, 2012. С. 172–173.
- Розенберг Г.С. Волжский бассейн на пути к устойчивому развитию. Тольятти: Кассандра, 2009. 478 с.
- Сагалаев В.А. К инвентаризации инвазивных видов Волгоградской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 31. С. 102–105.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011) // Флора Волжского бассейна. Т. 1. Тольятти: Кассандра, 2012. 512 с.
- Сенатор С.А. Богатство и анализ систематической структуры флоры Среднего Поволжья // Экология и география растений и растительных сообществ Среднего Поволжья / Под ред. С.А. Сенатора, С.В. Саксонова, Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2014. С. 349–356.
- Сенатор С.А. Инвазионные виды во флоре Среднего Поволжья // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира: Материалы междунар. науч. конф. (Минск – Нарочь, 23–26 сентября 2014 г.). Минск: Экоперспектива, 2014. С. 135–137.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. Некоторые особенности адвентивной флоры Тольятти и её натурализация // Изв. Самар. НЦ РАН. 2010. Т. 12, № 1(9). С. 2334–2340.
- Соловьёва В.В. Адвентивная флора естественных и искусственных водоёмов Самарской области // Изв. Самар. НЦ РАН. 2009. Т. 11, № 1(4). С. 611–616.
- Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я. Материалы к «Чёрной книге Воронежской области» // Российский журн. биол. инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.
- Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации. М., 2014. 275 с.
- Сукачёв В.Н. Растительные сообщества: Введение в фитосоциологию. 4-е изд. М.; Л.: Книга, 1928. 232 с.
- Тохтарь В.К., Грошенко С.А. Глобальные инвазии адвентивных видов растений: проблемы и перспективы исследований // Науч. ведомости Белгородск. гос. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2008. Т. 7, № 7(47). С. 50–54.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярослав. пед. вестник. Сер. Естественные науки. 2012. Т. 3, № 1. С. 103–111.
- Хорун Л.В. Black-list флоры Тульской области // Современная ботаника в России: Тр. XIII съезда Рус. ботанич. об-ва и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Т. 2: Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 145–146.
- Chytrý M., Pyšek P., Wild J., Pino J., Maskell L.C., Vilf M. European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15, Issue 1. P. 98–107.
- Genovesi P., Scalera R. Towards a black list of invasive alien species entering Europe through trade, and proposed responses. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. 2007. Standing Committee 27th Meeting, Strasbourg, 26–29 November 2007.
- Holmes T.P., Aukema J.E., Von Holle B., Liebhold A., Sills E. Economic Impacts of Invasive Species in Forests. Past, Present, and Future // The Year in Ecology and Conservation Biology, 2009: Ann. N.Y. Acad. Sci. 2009. Vol. 1162. P. 18–38.
- International Plant Names Index (Электронный ресурс) // (<http://www.ipni.org/>). Проверено 28.12.2016.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celestini G., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kuhn I., Marchante H., Perglova I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Lockwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M.P. Invasion Ecology. Wiley-Blackwell, 2006. 312 p.
- Olson L.J. The Economics of Terrestrial Invasive Species: A Review of the Literature // Agricultural and Resource Economics Review. 2006. Vol. 35, No. 1. P. 178–194.
- Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // The American Naturalist. 1969. Vol. 103, No. 929. P. 91–93.
- Perrings C. The socioeconomic link between invasive alien species and poverty. Report to the Global Invasive Species Program. 2005. 36 p.
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // Ecological Economics. 2005. Vol. 52. P. 273–288.
- Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilf M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment // Global Change Biology. 2012. Vol. 18, Issue 5. P. 1725–1737.
- Pyšek P., Richardson D.M. The biogeography of naturalization in alien plants // J. Biogeogr. 2006. Vol. 33. P. 2040–2050.

- Senator S.A., Rakov N.S., Saksonov S.V. Invasive species in the flora of Samara-Ulyanovsk Volga region // IV International Symposium «Alien species in Holarctic» (Borok – 4. Russia, 22–28 September, 2013). Programme and Book of abstracts. 2013. P. 155.
- Vilf M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecology Letters*. 2011. Vol. 14, Issue 7. P. 702–708.
- Williams F., Eschen R., Harris A., Djeddour D., Pratt C., Shaw R.S., Varia S., Lamontagne-Godwin J., Thomas S.E., Murphy S.T. The Economic Cost of Invasive Non-Native Species on Great Britain. CAB/001/09. November 2010.
- Wittenberg R., Cock M.J.W. Invasive alien species. How to address one of the greatest threats to biodiversity: A toolkit of best prevention and management practices. CAB-International, Wallingford, Oxon, UK, 2001. 215 p.

INVASIVE AND POTENTIALLY INVASIVE PLANTS OF THE MIDDLE VOLGA REGION

© 2016 Senator S.A., Saksonov S.V., Vasjukov V.M., Rakov N.S.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, 10, Komzina street, Togliatti
e-mail: ststenator@yandex.ru

The article presents a list of invasive and potentially invasive plants in the flora of the Middle Volga Region (in Samara and Ulyanovsk regions) for the first time. The list includes 59 species distributed in groups according to their activity, features of interaction with native species and the nature of occupied habitats. For the most species, it is found the time of entering to the flora of the region. Some theoretical aspects of black-list conducting are discussed.

Key words: invasive species, black-list, alien plants, the Middle Volga Region.

УДК 574.91

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЧУЖЕРОДНОГО СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОГО КРАБА *RHITHROPANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841) В ВОДАХ ЧЕРНОМОРСКО- КАСПИЙСКОГО РЕГИОНА

© 2015 Симакова У.В.¹, Залота А.К.², Спиридонов В.А.³

Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии наук (ИО РАН),
Нахимовский проспект, 36, Москва, 117997;
e-mail: ¹yankazeisig@gmail.com, ²azalota@gmail.com, ³vspiridonov@ocean.ru

Поступила в редакцию 27.12.2015

В популяциях чужеродного вида крабов *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (семейство Panopeidae), заселившего водоёмы Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов в 1930–1950-е гг., исследована структура участка (523 пар нуклеотидов) гена 1-й субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы (COI). В пробах из 6 популяций региона обнаружено 4 гаплотипа (А, В, Т, Lerm1). Один из них – уникальный (Lerm1), встреченный только у Кавказского побережья Чёрного моря. Гаплотип Т встречен только в Черноморско-Каспийском регионе, гаплотип А встречен почти во всех европейских популяциях. Всего в полученной выборке последовательностей обнаружено 4 нуклеотидные замены, из них одна – не синонимичная, а число полиморфных сайтов равнялось 3. Разнообразие гаплотипов (h) популяций Черноморско-Каспийского региона (от 0.181 ± 0.143 до 0.475 ± 0.098) заметно ниже, чем разнообразие остальных европейских, где значение h варьировало от 0.563 ± 0.063 до 0.795 ± 0.065 и североамериканских популяций: от 0.725 ± 0.083 до 1 ± 0 . Популяции краба Харриса Черноморско-Каспийского региона имеют общее происхождение и отличаются по своей генетической структуре от остальных популяций области интродукции в Европе. Популяция Каспийского моря происходит непосредственно от азовских популяций. При этом возможна обособленность популяций крабов устьев рек Шапсухо и Вулан в северо-восточной части Чёрного моря, состав гаплотипов которых несколько отличается от других популяций региона.

Ключевые слова: инвазии, вектор, COI, разнообразие гаплотипов, Азовское море, Таманский залив, Краснодарский край, Северный Каспий.

Введение

Во второй половине XX – начале XXI столетия Чёрное, Азовское и Каспийское моря стали районами массового вселения чужеродных видов [Zaitsev, Ozturk, 2001; Paavola et al., 2005]. Инвазии видов-вселенцев оказали и продолжают оказывать большое влияние на структуру и функционирование экосистем этих бассейнов [Ivanov et al., 2000; Chikina, Kucheruk, 2005; Иванов, Синегуб, 2008; Чикина, 2009; Набоженко и др., 2010; Промысловые биоресурсы, 2011]. Одним из широко распространённых в регионе видов-вселенцев является американский по своему происхо-

ждению краб из семейства Panopeidae – *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841). Краб Харриса, как мы будем его называть, является эвригаллиным видом, связанным, как правило, с эстуариями [Turboyski, 1973; Williams, 1984; Forward, 2009]. В приливных морях поведенческие особенности личинок этого вида ограничивают их распространение из прибрежных районов нереста крабов [Cronin, 1982; Forward, 2009]. Природный ареал *R. harrisi* охватывает всё восточное побережье Северной Америки от залива Св. Лаврентия до штата Веракруз (Мексика) [Williams, 1984]. В настоящее время этот вид распространился

у западных берегов Северной Америки, в Панаме, в озёрах штата Техас [Petersen, 2006; Roche et al., 2009; Boyle et al., 2010]. В Старом Свете он впервые (в 1874 г.) был обнаружен и описан в Нидерландах как новый вид *Pilumnus tridentatus* [Maitland, 1874; Buitendijk, Holthuis, 1949], отсюда бытующее в русской литературе название «голландский крабик» [Резниченко, 1967]. С тех пор краб Харриса широко распространился: он встречается на атлантическом побережье Европы, в Северном, Балтийском, Средиземном, Чёрном, Азовском и Каспийском морях [Neubaur, 1936; Buitendijk, Holthuis, 1949; Demel, 1953; Wolff, 1954; Резниченко, 1967; Cuesta et al., 1991; Gonçalves, 1991; Mizzan, Zanella, 1996; Kerckhof, 2001].

В северо-западной части Чёрного моря краб Харриса известен с 1936 г., а в Азовском море – с 1949 г. [Резниченко, 1967]. В отличие от большей части природного и инвазионного ареала, где *R. harrisii* живёт ограниченно распространёнными популяциями эстуариев и обособленных заливов, в Азовском море этот вид встречается практически по всей акватории и часто оказывается доминирующим видом макробентоса по данным дночерпательных съёмок [Резниченко, 1967; Макаревич и др., 2000; Сергеева, Буркатский, 2002; Иванов, Синегуб, 2008; Набоженко и др., 2010; Zalota et al., 2016]. При этом в других частях Азово-Черноморского бассейна краб Харриса до последнего времени был практически неизвестен. Только в 2010-е гг. его популяции были обнаружены в некоторых эстуариях и лиманах северо-восточного побережья Чёрного моря (Краснодарский край России) [Zalota et al., 2016], а личинки найдены в планктоне в акваториях портов Туапсе и Новороссийска [Селифонова, 2012]. Преобладающий тип циркуляции вод делает весьма маловероятным предположение о происхождении этих группировок от азовской популяции путём естественного расселения с помощью личинок, поэтому предполагается, что восточная часть Чёрного моря может быть областью независимого вселения вида посредством вектора судоходства [Zalota et al., 2016]. В 1958 г. *R. harrisii* был обнаружен в Каспийском море [Неболь-

сина, 1959] и достаточно быстро стал обычным видом в Северном Каспии и, по крайней мере, в прибрежной зоне российского и азербайджанского побережья Среднего и Южного Каспия [Резниченко, 1967]. Из Азова краб Харриса был занесён также в Аральское море (Большой Арал), где, по-видимому, не пережил современного этапа падения уровня и резкого увеличения солёности [Андреев, Андреева, 1988; Andreev et al., 1992; Плотников, 2013; А.К. Залота, неопубл. данные].

Показано, что европейские популяции *R. harrisii* генетически весьма неоднородны [Projecto-Garcia et al., 2010]. Причиной этого могут быть и биологические особенности вида (механизм, ограничивающий распространение личинок за пределы родительского эстуария), и многократное вселение из различных популяций-доноров, и генетический дрейф.

Происхождение и генетическая структура популяций краба в водах Черноморско-Каспийского региона остаётся малоизученной. В литературе имеются лишь ограниченные данные о составе митохондриальных гаплотипов в одной из прибрежных популяций Болгарии [Projecto-Garcia et al., 2010]. Целью нашей работы является описание генетической структуры популяций *R. harrisii* в водоёмах Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов (для краткости объединяемых под названием «воды Черноморско-Каспийского региона») и выявление связей между различными популяциями в пределах этой области. Исследование призвано проверить следующие гипотезы.

1). Общность происхождения черноморско-азовской и каспийской популяций, постулированная Резниченко [1967].

2). Обособленность восточно-черноморских популяций от остальной части региона, которая может проявиться в отличающемся наборе гаплотипов.

Материалы и методы

Сбор и обработка материала

В 2011–2012 гг. собраны образцы *R. harrisii*, обитающих в шести разобщённых местообитаниях Чёрного (2), Азовского (3) и Каспийского (1) морей (рис. 1).



Рис. 1. Расположение и состав гаплотипов популяций водоёмов Черноморско-Каспийского региона. На карте цифрами (1–6, как в таблице 1) обозначены популяции, исследованные в данной работе. Остальные данные приведены по: [Projecto-Garsia et al., 2010].

В Чёрном море крабы были собраны А.К. Залотой в устьях рек Вулан и Шапсухо (Краснодарский край). Эти реки обладают относительно спокойным течением по сравнению с другими реками черноморского побережья Кавказа и обширными эстуариями, солёность в которых достигает 9‰. Крабы были найдены в корневищах тростника, произрастающего вдоль топкого побережья и на островках. В открытой части прибрежной зоны в непосредственной близости от устьев этих рек *R. harrisi* обнаружен не был. В Таманском заливе Азовского моря крабы собраны авторами на обширном мелководье в районе пос. Сенной в 2011 г. Глубина залива не превышает 5 м, солёность варьирует от 14.8 до 15.5‰, но может достигать 18‰ при нагоне вод Чёрного моря. В месте сбора (на глубине до 1 м) дно покрыто зарослями макрофитов, преимущественно *Zostera noltei* и харовыми водорослями, с большим количеством нор, в которых и была обнаружена часть крабов. В Азовском море у села Золотое крабы были обнаружены А.К. Залотой на участке открытого берега (глубина около 2 м) под камнями на ракушке. В Та-

ганрогском заливе Азовского моря крабы собраны сотрудниками Института аридных зон Южного Научного Центра РАН из дночерпательных проб, данные о глубине сборов утрачены. В северной части Каспийского моря материл собран Н.Б. Водовским и Ф.В. Сапожниковым во время судовых экспедиционных работ в Северном Каспии на глубине до 30 м с помощью дночерпателя в июле 2013 г.

Образцы (ходильные ноги или клешни) помещали в 96%-й этанол сразу после сбора. ДНК была получена из мышц крабов с помощью набора для выделения нуклеиновых кислот Diatom™ DMA Prep 400. Амплификацию участка гена 1-й субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы (COI) – молекулярного «штрих-кода» проводили с помощью пары праймеров COI-PanoF-5' GGTGCATGAGCYGGHATAGTWGG -3' и COI-PanoR - 5' - RTGTTGRTATARTACAGGR TCTCC [Thoma et al., 2014] с помощью ПЦР (35 циклов 95 °С в течение 25 с, 52 – 48 °С 30 с, 72 °С – 45 с, финальная элонгация – 72 °С 5 мин. Объём реакционной смеси составлял 20 мкл). Визуализацию продуктов пцр-реакции

проводили в 2%-м агарозном геле. После этого следовала очистка пцр-продукта на колонках. Для амплификации и последующей очистки продуктов ПЦР использовали готовую смесь для ПЦР ScreenMix и набор для выделения ДНК из реакционных смесей Cleanup-Mini (Evrogene) в соответствии с рекомендациями производителя. Секвенирование проводили с помощью праймера COI-PanoR в ЦКП «Геном» с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer.

Анализ данных

Последовательности были обработаны и выровнены в программе Codone Code Aligner (Codon Code Corporation, Dedham, Massachusetts). Для того, чтобы полученные данные были сравнимы с опубликованными ранее, был использован участок гена COI длиной 523 пар нуклеотидов (пн). Полученные последовательности опубликованы в базе данных GeneBank под номерами (accession numbers) KU246041-KU246044. Нуклеотидные последовательности остальных европейских популяций [Projecto-Garcia et al., 2010] были получены из базы данных GeneBank. Оценку генетического разнообразия популяций, проверку

нейтральности и анализ AMOVA проводили в программном пакете Arlequin 3.5 [Excoffier, Lischer, 2010]. Гаплотипная сеть (TCS-сеть) была построена методом статистической парсимонии [Clement et al., 2002] в программе Popart 1.7 [Leigh et al., 2015]. Выбор модели нуклеотидных замен (модель Тамуры-Ней), соответствующей анализируемым данным, провели с помощью программы Jmodeltest [Guindon, Gascuel, 2003; Darriba et al., 2012].

Результаты

Среди 85 нуклеотидных последовательностей участка гена COI краба Харриса из 6 популяций Черноморско-Каспийского региона (табл. 1) нами обнаружено 4 гаплотипа. Один из них – уникальный (Lerm1), встреченный только у Кавказского побережья Чёрного моря. Обозначение этого гаплотипа дано по названию посёлка Лермонтово при устье р. Шапсухо. Гаплотип Т встречен только в Черноморско-Каспийском регионе, гаплотип А встречен во всех европейских популяциях кроме Португалии и в Северной Каролине, а гаплотип В не обнаружен в Нидерландах, но есть в Нью-Джерси [Projecto-Garcia et al., 2010]. Всего в полученной выборке последовательностей было обнаружено 4 нуклеотидные замены, из них одна – не синонимичная, а число полиморфных сайтов равнялось 3.

Таблица 1. Географическое положение выборок из популяций *Rhithropanopeus harrisi*, число проанализированных особей (нуклеотидных последовательностей) – N; и состав гаплотипов.

Популяции	Координаты (градусы)		N	Гаплотипы	Число особей гаплотипа
	с. ш.	в. д.			
1. Чёрное море, р. Шапсухо	44.30	38.74	5	A	4
				Lerm1	1
2. Чёрное море, р. Вулан	44.35	38.52	10	A	10
3. Азовское море, Таманский залив	45.27	36.87	30	A	24
				B	4
				T	2
4. Азовское море, Таганрогский залив	47.22	39.16	2	A	2
5. Азовское море, у села Золотое, Керченский полуостров	45.47	36.21	11	A	10
				T	1
6. Каспийское море	44.94	47.59	27	A	19
				B	3
				T	5
Всего			85	4	85

Таблица 2. Нуклеотидное разнообразие, разнообразие гаплотипов и результаты проверки модели нейтральной эволюции для выборок из популяций *Rhithropanopeus harrisii* в Черноморско-Каспийском регионе

Популяция	N	Число гаплотипов	Число полиморф. сайтов	Разнообразие гаплотипов (h±SE)	Нуклеотидное разнообразие (π±SE)	Тест	
						Таямы D (p)	Фу Fs (p)
р. Шапсухо	5	2	1	0.400± 0.237	0.0003±0.0005	-	-
Таманский залив	30	3	2	0.349± 0.101	0.0007±0.0007	-0.555 (0.276)	-0.523 (0.215)
Село Золотое	11	2	1	0.181± 0.143	0.0003±0.0005	-	-
Каспийское море	27	3	2	0.475± 0.098	0.0009±0.0009	-0.001 (0.426)	0.064 (0.366)

Разнообразие гаплотипов (h) популяций Черноморско-Каспийского региона (табл. 2) заметно ниже, чем разнообразие остальных европейских популяций, где значение h варьировало от 0.563±0.063 до 0.795±0.065 и североамериканских популяций, для которых разнообразие гаплотипов принимало ещё более высокие значения: от 0.725±0.083 до 1±0 [Projecto-Garcia et al., 2010]. Заметно ниже и значения нуклеотидного разнообразия (π), характерные для исследуемого региона по сравнению с остальными популяциями.

Для анализа популяционной структуры краба Харриса в регионе инвазии мы разделили его популяции на две группы: 1) группа популяций Европы (данные Projecto-Garcia et al. [2010]), 2) группа популяций Черноморско-Каспийского региона (Болгария [Projecto-

Garcia et al., 2010] и 6 популяций, анализируемых в данной работе). Иерархический анализ молекулярной дисперсии всех исследованных европейских популяций показал (табл. 3), что наибольшая доля молекулярной дисперсии (>54%) приходится на внутривидовое разнообразие, меньшая доля (35.8%) определяется дисперсией между группами – западноевропейских популяций с одной стороны и популяций Азово-Черноморского бассейна и Каспия с другой. Дисперсия внутри заданных групп оказалась наименьшей (9.9%). На втором этапе для выявления подразделённости популяции *R. harrisii* в пределах исследуемого региона пункты сбора были объединены в следующие группы: 1) Азовское море, Каспийское море, Болгария, 2) Северокавказское побережье (р. Шапсухо, р. Вулан). Анализ моле-

Таблица 3. Результаты анализа молекулярной дисперсии фрагмента гена CO I в выборках из популяций *Rhithropanopeus harrisii* по объединённым данным Projecto-Garcia et al. [2010] и настоящего исследования (разбиение на группы – см. в тексте).

	Источник дисперсии	d.f.	SS	Компоненты дисперсии	% дисперсии	p
Все популяции Старого Света	Межгрупповая	1	35.798	0.37838Va	35.80	0.00094
	Популяции внутри групп	8	18.972	0.10437Vb	9.87	0.00030
	Внутривидовая	169	97.046	0.57423 Vc	54.33	0.00000
	Всего	178	151.816	1.05699		
Популяции Черноморско-Каспийского региона	Межгрупповая	1	0.304	0.00549 Va	3.30	0.13446
	Популяции внутри групп	4	0.657	0.00020 Vb	0.12	0.34040
	Внутривидовая	97	15.583	0.16065 Vc	96.58	0.27653
	Всего	102	16.544	0.16635		

кулярной дисперсии в этом случае показал, что наибольшая часть дисперсии приходится на внутрипопуляционные различия. Дисперсия между особями Северокавказского побережья (р. Шапсухо. р. Вулан), и группой остальных популяций региона составляет около 3%, а внутригрупповая дисперсия меньше 1%. Однако, эти значения статистически не достоверны (табл. 3).

Проведённые для выборок наибольшего размера (около 30 особей в Таманском заливе и Каспии) тесты на нейтральность эволюции (тест Таямы и тест Фу) говорят о том, что популяции исследуемого региона близки к состоянию равновесия между мутациями и дрейфом, так как ни в одном случае модель не была отвергнута (табл. 2). Отрицательные (хотя и

статистически недостоверные) значения показателя D Таямы указывают на возможность недавнего быстрого роста популяции после прохождения ситуации «бутылочного горлышка» [Tajima, 1989; Fu, 1995].

Сеть гаплотипов (рис. 2), построенная с учётом литературных данных, показывает, что все гаплотипы *R. harrisii* в европейской области интродукции близки между собой. Общим почти для всех популяций является один гаплотип (А). Этот гаплотип встречен во всех популяциях, кроме Португалии. Гаплотип В встречается во всех водоёмах исследуемого региона, но не во всех популяциях. Он также встречен в Польше, Португалии и Испании. Гаплотипы Т и Lerm1 характерны только для Черноморско-Каспийского региона.

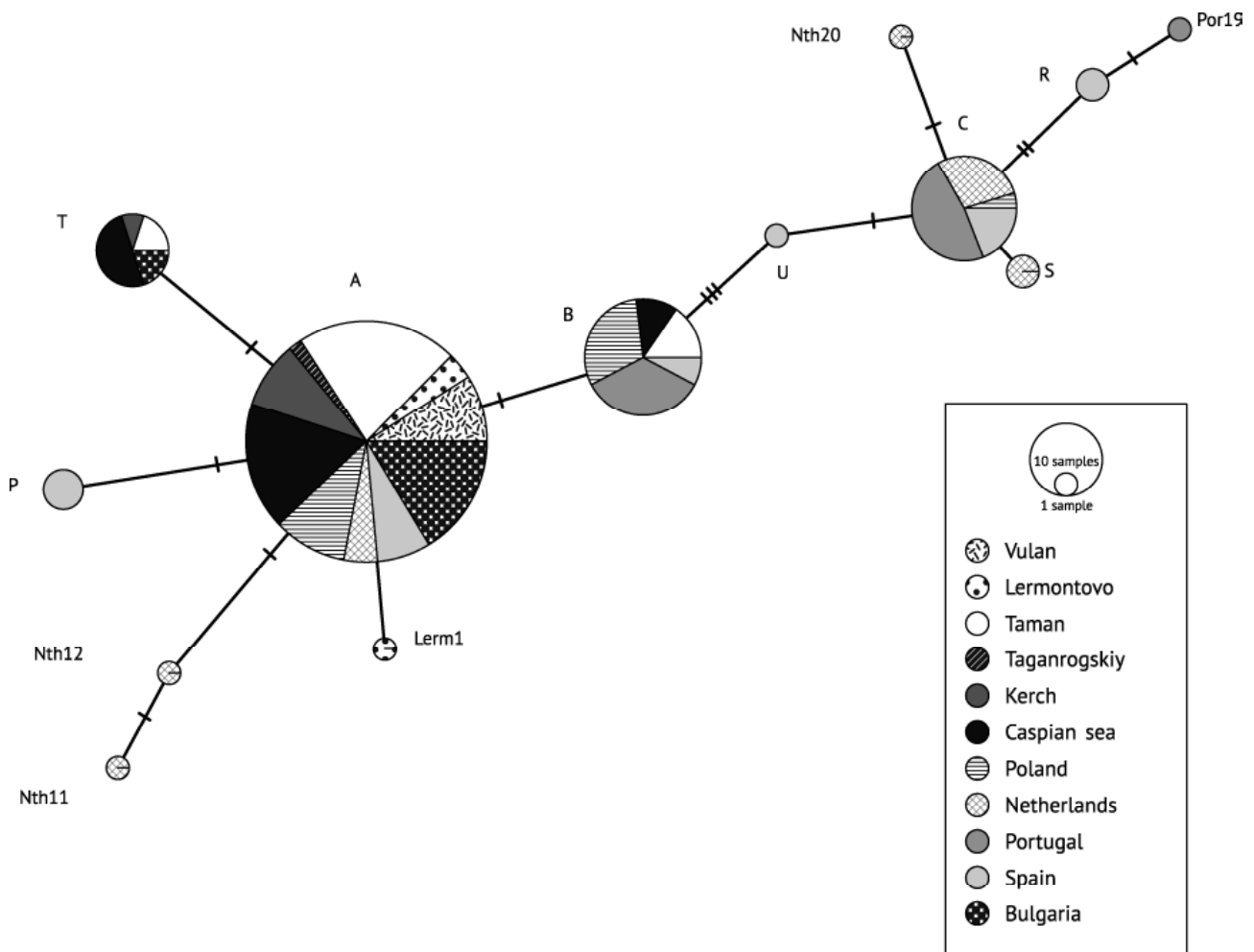


Рис. 2. TCS сеть гаплотипов *Rhithropanopeus harrisii*, обнаруженных в популяциях в области интродукции в бассейне Северо-восточной Атлантики и Каспии по объединённым данным Projecto-Garcia et al. [2010] и настоящего исследования.

Обсуждение

Способ и точное время проникновения краба Харриса в европейские моря достоверно неизвестны. Можно лишь достаточно уверенно полагать, что первоначальное вселение произошло в прибрежные воды провинции Северная Голландия, в частности лагуну Зойдерзее (Zuiderzee) до 1874 г. [Buitendijk, Holthuis, 1949]. Бойтендейк и Хольтхойс высказали предположение о переносе крабов через Атлантику с обрастанием обшивки судов [Buitendijk, Holthuis, 1949]. Так, на относительно медленно движущихся деревянных судах, скорее всего, расселялся на первоначальном этапе своей глобальной экспансии другой известный инвазивный вид зелёный краб, *Carcinus maenas* [Carlton, Cohen, 2003]. Сомнение, правда, вызывала способность *R. harrisii* выжить в длительном путешествии в условиях океанической солёности при условии эстуарного образа жизни этого вида. Более поздние исследования показали толерантность взрослых особей краба Харриса к изменениям солёности в очень широком диапазоне [Smith, 1967; Normant, Gibowicz, 2008], поэтому и в настоящее время данная гипотеза о векторе трансатлантического расселения не опровергнута. Ещё один предположительный вектор расселения краба может быть связан с устричной торговлей, которая была весьма распространена во второй половине XIX в. между Америкой и Европой [Kirby, 2004; Projecto-Garcia et al., 2010].

Уровень генетической гетерогенности природных и ряда интродуцированных популяций *R. harrisii* весьма высок [Petersen, 2006; Projecto-Garcia et al., 2010; Hegele-Drywa et al., 2015]. Из трёх исследованных выборок с Восточного побережья США популяция из вод штата Нью-Джерси наиболее похожа по составу гаплотипов на популяции Северного моря и некоторые другие группировки в области интродукции; однако в ней не обнаружен гаплотип А, один из распространённых в Европе [Projecto-Garcia et al., 2010]. Это свидетельствует в пользу того, что в образовании европейских популяций и формировании их генетической структуры большую роль играл эф-

фект основателя, но генетическое разнообразие основателей было при этом в целом довольно значительным. Кроме того, нельзя исключать возможности нескольких повторных вселений [Projecto-Garcia et al., 2010; Hegele-Drywa et al., 2015].

Как показывает наше исследование и данные из Болгарии, взятые из работы Прохекто-Гарсия с соавторами [Projecto-Garcia et al., 2010], популяции краба Харриса в Черноморско-Каспийском регионе характеризуются низким генетическим разнообразием (табл. 1). Это подтверждает происхождение популяций Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов от основателей, нёсших лишь малую часть генетического разнообразия вида. Кроме того, с высокой долей вероятности можно предполагать единый или географически близкие источники происхождения для всех исследованных популяций региона. Некоторые сомнения в этом могут быть связаны с наличием редкого уникального гаплотипа Legm1 в одной из эстуарных популяций северо-восточного побережья Чёрного моря (табл. 1; см. ниже).

А.К. Макаров [1939], впервые обнаруживший *R. harrisii* в Чёрном море в районе г. Николаева, предположил, что вселение крабов произошло из Голландии благодаря вектору судоходства. Действительно, на тот момент ему было известно единственное местообитание в области интродукции в Северо-восточной Атлантике. Именно к середине 1930-х гг. популяция в районе лагуны Зойдерзее достигла высокой численности, и к этому же времени относятся первые находки крабов за пределами этой области [Buitendijk, Holthuis, 1949]. Поскольку в Черноморско-Каспийском регионе самым распространённым является гаплотип А, достаточно редкий в природном ареале, и встречается гаплотип В, отмечающийся почти во всех европейских популяциях (рис. 2), то можно полагать, что источником интродукции краба Харриса в Чёрное море, скорее всего, были европейские воды, а не природный ареал. В то же время, на достаточно обширном материале нами подтверждено, что для Черноморско-Каспийского региона характерны уникальные гаплотипы Т и

Lerm1, нигде более в популяциях *R. harrisii* не встреченные. Это не позволяет предполагать происхождение популяций региона от какой-либо из изученных к настоящему времени европейских популяций вида. Важно отметить, что популяция в Зойдерзее, первоначальном месте вселения краба Харриса в европейские воды, уже давно не существует: перекрытие входа в лагуну дамбой в 1932 г. привело к полному опреснению вод и исчезновению крабов к концу 1930-х гг. после кратковременного периода высокой численности [Buitendijk, Holthuis, 1949]. В музее Натуралис в г. Лейдене, Нидерланды (в прошлом Nationaal Naturhistorisches Museum) хранится серия первых сборов *R. harrisii* из Зойдерзее (6 самцов, 2 самки, номер в каталоге D 2725) и ряд других сборов вида 1930-х гг. из провинции Северная Голландия. Образцы ткани, взятые от этих экземпляров при использовании современных методов работы с «древней» ДНК, возможно, смогут прояснить вопрос о генетической структуре первоначальной популяции краба Харриса в Европе.

Различия между популяциями Азово-Черноморского бассейна по составу гаплотипов незначительны. Выборка из Болгарии (северо-западная часть Чёрного моря) характеризуется преобладанием гаплотипа А (91%), в ней также присутствует гаплотип Т (9%), но не найден гаплотип В [Projecto-Garcia et al., 2010] (рис. 1). В Азовском море и Таманском заливе (формально относимом к этому морю, но представляющем собой водоём со своеобразным режимом, на который существенное влияние оказывают черноморские воды [Овсиенко и др., 2008]) гаплотипы А и Т находятся в соотношении, близком к таковому в популяции северо-западной части Чёрного моря (соответственно, 70–90% и 7–9%). В Таманском заливе с невысокой частотой представлен также гаплотип В. *R. harrisii* широко распространён по Азовскому морю, как у берегов, так и в открытой части [Макаревич и др., 2000; Сергеева, Буркатский, 2002; Набоженко и др., 2010; Son et al., 2013; Zalota et al., 2016], встречается в северной части Керченского пролива [Иванов, Синегуб, 2008] и представляет собой су-

щественный компонент экосистемы Таманского залива [Zalota et al., 2013, 2016].

Крабы Харриса у черноморского восточного, южного и западного (до Каркинитского залива [см. Резниченко, 1967]) побережья Крыма не найдены [Резниченко, 1967; Zalota, 2016], за исключением нахождения в Севастопольской бухте [Shalovenkov, 2005]. Таким образом, контакт между популяциями северо-западной части Чёрного моря и Азовского моря через связующие прибрежные популяции, скорее всего, отсутствует или ограничен. С учётом данных об ограниченности переноса личинок этого вида [Petersen, 2006; Forward, 2009; Hegele-Drywa et al., 2015], сходство между популяциями северо-западной части Чёрного моря и Азовского моря может быть объяснено происхождением от одной группы основателей, поскольку вселение *R. harrisii* в эти районы происходило примерно в одно время (конец 1930-х – 1940-е гг.). Кроме того, в этих районах концентрация морских портов очень велика и каботажное судоходство между ними всегда, а в особенности в советское время было весьма интенсивным [Виноградов и др., 2012], что могло обеспечивать регулярный перенос взрослых крабов с судовым обрастанием и, возможно, балластными водами в обоих направлениях.

В прибрежной зоне северо-восточного побережья Чёрного моря за пределами устьев рек и акваторий портов *R. harrisii* не обнаружен. Обособленные популяции встречены в эстуариях рек северо-восточной части Чёрного моря (Шапсухо и Вулан) [Zalota et al., 2016]. Они вряд ли сами по себе могли быть основаны за счёт вектора судоходства, поскольку находятся достаточно далеко от ближайших портов. Скорее всего, их формирование стало результатом распространения личинок. В то же время, учитывая общее направление течений вдоль Кавказского побережья на северо-запад [Залогин, Косарев, 1999], попадание личинок из ближайших известных крупных популяций краба Харриса (Таманский залив и Керченский пролив) против течения представляется маловероятным. По составу гаплотипов эстуарные популяции также несколько отличаются

ся от других черноморских популяций, в особенности ближайшей таманской. Здесь не встречены гаплотипы Т и В, но присутствует уникальный (в популяции эстуария р. Шапсухо) гаплотип Lerm1 (табл. 1). Мы предполагаем, что эстуарные популяции краба Харриса кавказского побережья Чёрного моря могут быть производными от популяционных группировок, сформировавшихся в портовых акваториях этого побережья, таких как Новороссийск и Туапсе, где были найдены личинки этого вида [Селифонова, 2012]. Эти же «портовые» популяции могли сформироваться позднее, чем популяции крабов в северо-западной части Чёрного моря и в Азовском море (поскольку до последнего времени не были обнаружены) и иметь иной набор основателей.

Популяции Северного Каспия оказались по составу гаплотипов (А, В и Т) удивительно похожи на популяции Азовского моря – Таманского залива (табл. 1). Это безусловно указывает на их происхождение из данного района, что предполагалось ранее Резниченко [1967]. Механизмы вселения, однако, не столь очевидны. Можно, в частности, предполагать занос крабов Харриса в Каспий с судами, проходившими по Волго-Донскому каналу (введён в действие в 1952 г.). В этом случае нам придётся признать, что вселение с помощью судоходства было настолько массовым, чтобы произошёл перенос в Каспий того же генетического разнообразия, которое известно в Азове, а скрытая фаза интродукции была очень короткой. Будучи впервые обнаружен в Каспийском море в 1958 г. [Небольсина, 1959], всего через семь-восемь лет после открытия канала *R. harrisii* повсеместно и достаточно массово встречался в Северном Каспии, достиг побережья Азербайджана и Туркмении, а в начале 1960-х гг. появился у иранских берегов [Резниченко, 1967].

Возможно, однако, что судоходство было не единственным вектором вселения краба Харриса из Азовского моря в Каспий. Для улучшения кормовой базы бентосоядных рыб в конце 1930-х гг. и в первые послевоенные годы в СССР было осуществлено несколько масштабных проектов преднамеренной интродук-

ции видов бентоса. В 1939–1941 гг. из Азова в Каспий осуществлялась перевозка *Nereis* spp. [Карпинский, 2006], а в 1940, 1947 и 1948 гг. – двусторчатого моллюска *Abra ovata*, который, кстати, впервые обнаружен в северной части Каспия в 1955 г. [Карпевич, 1975]. Если в предвоенные годы, крабов Харриса в Азовском море могло ещё не быть, или, во всяком случае, они только туда прибыли, то в конце 1940-х они там присутствовали, и молодые крабики вполне могли быть перенесены в Каспий вместе с аброй. В последующие годы связь между популяциями Азовского и Каспийского морей могла поддерживаться благодаря судоходству (с 1952 по 2013 г. прошло 1 406 900 судов, из них значительная часть танкеров [Волго-Донской судоходный канал, 2014]) и перевозке крабов с балластными водами. Именно с балластными водами в Каспий проникли некоторые другие инвазивные виды, в частности гребневик мнемииопсис (*Mnemiopsis leidyi*), для которого другие векторы предположить сложно [Ivanov et al., 2000].

Прохекто-Гарсия с соавторами [Projecto-Garcia et al., 2010] полагают, что ограничение потока генов между локальными, обычно связанными с эстуариями, популяциями *R. harrisii* (признаки которого выявлены в их и других работах [Hegele-Drywa et al., 2015]) может ускорить адаптацию популяций к местным условиям. Это, в свою очередь, обеспечивает инвазивный потенциал вида. Северо-западные черноморские, азовские и каспийские популяции краба Харриса в отличие от большинства популяций Европы широко распространены и характеризуются географической связностью. В их пределах крабы должны быть адаптированы к очень широкому набору условий, в которых эти популяции обитают: различиям сезонного хода температуры и солёности, донным субстратам и сообществам, преобладающим хищникам [Резниченко, 1967; Набоженко и др., 2010; Виноградов и др., 2012; Son et al., 2013; Zalota et al., 2016]. Такой адаптивный потенциал, очевидно, может быть реализован и на основе ограниченной части генетического разнообразия вида (как в случае водоёмов Черноморско-Каспийского региона), что

делает *R. harrisii* почти идеальным видом-вселенцем.

Заключение

Наше исследование подтвердило, что, по крайней мере, большинство популяций краба Харриса из вод Черноморско-Каспийского региона имеют общее происхождение и отличаются по своей генетической структуре от остальных популяций области интродукции в Старом Свете. Они характеризуются низким генетическим разнообразием, что, очевидно, не препятствует адаптации к различным условиям Чёрного, Азовского и Каспийского морей. Популяция Каспийского моря происходит непосредственно от азовских популяций. При этом представляется возможной обособленность популяций крабов северо-восточной части Чёрного моря, состав гаплотипов которых несколько отличается от других популяций региона. Однако, учитывая то, что изученные нами выборки были невелики, для окончательного выяснения вопроса о популяционной структурированности, генеалогии популяций и степени ограничения потока генов между ними необходимы дополнительные популяционно-генетические исследования. Весьма желательно, в частности, получение и изучение проб крабов Харриса из акваторий портов Кавказского побережья, не охваченных данным исследованием районов Азовского моря и района Днепро-Бугского лимана, который считается областью первоначального вселения *R. harrisii* в Азово-Черноморский бассейн.

Благодарности

Мы благодарны Н.Б. Водовскому и Ф.В. Сапожникову за сбор проб в Северном Каспии и коллегам из Института аридных зон Южного научного центра РАН за материал, полученный из Таганрогского залива. Мы также выражаем признательность С.Е. Аносову (ВНИРО) за помощь в проведении полевых исследований на побережьях Крыма и Кавказа в 2013 г., Ч. Франсену (С. Fransen) за помощь в работе с коллекциями Музея Натуралис и рецензенту статьи за полезные замечания и комментарии. Работа поддержана гран-

том Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) № 13-04-01127.

Литература

- Андреев Н.И., Андреева С.И. Краб *Rhithropanopeus harrisii* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 1. С. 135–136.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. Экосистемы акваторий морских портов Черноморско-Азовского бассейна: Введение в экологию морских портов // Одесса: Астропринт, 2012. 572 с.
- Волго-Донской судоходный канал // Вестник Росморречфлота. 2014. № 1. 2014. С. 5.
- Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 399 с.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: Материалы III Международной конференции, 10–11.11.2007 г. Керчь: ЮГНИРО, 2008. С. 45–51.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Наука, 1975. 431 с.
- Карпинский М.Г. О вселении полихет рода *Nereis* в Каспийском море // В сб.: IX съезд Гидробиологического общества РАН: Тезисы докладов. Т. 1. (г. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г.). 2006. С. 208.
- Макаревич П.Р., Любин П.А., Ларионов В.В. Основные тенденции динамики структуры фитопланктонных и бентосных сообществ в Азовском море // Экология. 2000. № 6. С. 444–448.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Доклады АН СССР. 1939. Т. 23. № 8. С. 25–26.
- Набоженко М.В., Шохин И.В., Булышева Н.И. Зообентос // Чужеродные виды в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Чёрного морей / Под ред. Матишова Г.Г. и Болтачева А.Р. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. 2010. С. 17–27.
- Небольсина Т.К. Краб в Каспийском море // Природа. 1959. № 6. С. 116–117.
- Овсиенко С.Н., Фащук Д.Г., Зацева С.Н. и др. Шторм 11 ноября 2007 г.: Хроника событий, математическое моделирование и географо-экологический анализ // Труды ГОИН. 2008. Т. 211. С. 308–340.
- Плотников И.С. Изменение видового состава фауны свободноживущих беспозвоночных (Metazoa) Аральского моря // Труды Зоологического института РАН. 2013. Приложение № 3. С. 41–54.
- Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской, Г.Е. Шульмана, Ю.А. Загородней. НАН Украины, Институт биологии южных морей НАН Украины. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 367 с.
- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisii*:

- Crustacea, Brachyura) // Труды Ин-та океанологии АН СССР. 1967. Т. 85. С. 136–177.
- Селифонова Ж.П. Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона прибрежных вод северо-восточного шельфа Чёрного моря // Биология моря. 2012. Т. 38. № 1. С. 3–10.
- Сергеева Н.Г., Буркатский О.Н. Макробентос восточной части Азовского моря осенью 2000 г. // Экология моря. 2002. Т. 61. С. 29–35.
- Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОРАН. 2009. 25с.
- Andreev N.I., Andreeva S.I., Filippov A.A., Aladin N.V. The fauna of the Aral Sea in 1989. 1. The benthos // International Journal of Salt Lake Research. 1992. Vol. 1. P. 103–110.
- Boyle J.R.T., Keith D., Pfau R. Occurrence, reproduction, and population genetics of the Estuarine Mud Crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Decapoda, Panopidae) in Texas freshwater reservoirs // Crustaceana. 2010. Vol. 83, № 4. P. 493–505.
- Buitendijk A.M., Holthuis L.B. Note on the Zuiderzee crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) subspecies *tridentatus* (Maitland) // Zoologische Mededelingen. 1949. Vol. 30. № 7. P. 95–106.
- Carlton J.T., Cohen A.N. Episodic global dispersal in shallow water marine organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii* // Journal of Biogeography. 2003. Vol. 30. P. 1809–1820.
- Chikina M.V., Kucheruk N.V. Long-Term changes in the structure of coastal benthic communities in the North-eastern part of the Black Sea: influence of alien species // Oceanology. 2005. Vol. 45. Suppl. 1. P. S176–S182.
- Clement M., Snell Q., Walker P., Posada D., Crandall K. TCS: Estimating gene genealogies // Parallel and Distributed Processing Symposium, International Proceedings. 2002. Vol. 2. P. 184.
- Cronin T.W. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1982. Vol. 15. P. 207–220.
- Cuesta J.A., Garcia-Raso J.E., Gonzalez-Gordillo J.I. Primeracita de *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1814) (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Xanthidae) en la Península Iberica // Boletón del Instituto Espanol de Oceanografía. 1991. Vol. 7. P. 149–153.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. jModel Test 2: more models, new heuristics and parallel computing // Nature Methods. 2012. Vol. 9. № 8. P. 772.
- Demel K. Nowy gatunek w faunie Bałtyku // Kosmos. 1953. Vol. 2. P. 105–106.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. Vol. 10. P. 564–567.
- Forward R.B. Larval biology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): A Synthesis // The Biological Bulletin. 2009. Vol. 216. P. 243–256.
- Fu Y.X. Statistical properties of segregating sites // Theoretical Population Biology. 1995. Vol. 48. P. 172–197.
- Gonçalves F. Zooplankton do estuario do Rio Mondego: distribuicao e abundancia (Maio a Agosto de 1988) // Revista de Biologia Universidade de Aveiro. 1991. Vol. 4. P. 173–185.
- Guindon S., Gascuel O. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood // Systematic Biology. 2003. Vol. 52. P. 696–704.
- Hegele-Drywa J., Thiercelin N., Schubart C.D., Normant-Saremba M. Genetic diversity of the non-native crab *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura: Panopeidae) in the Polish coastal waters – an example of patchy genetic diversity at a small geographic scale // International Journal of Oceanological and Hydrobiological studies. 2015. Vol. 44. № 3. P. 305–315.
- Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Susan I., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) // Biological Invasions. 2000. Vol. 2. P. 255–258.
- Kerckhof F. National report for Belgium, Anex 3: National reports, WGITMO report. 2001.
- Kirby M.X. Fishing down the coast: historical expansion and collapse of oyster fisheries along continental margins // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2004. Vol. 101. P. 13096–13099.
- Leigh J., Bryant D., Steel M. Popart 1.7 (Электронный документ) // (<http://popart.otago.ac.nz>). Проверено 24.12.2015.
- Maitland R.T. Naamlijst van Nederlandsche Schaaldieren // Tijdschriften Nederlandischen Dierkunde. 1874. Vol. 1. P. 228–269.
- Mizzan L., Zanella L. First record of *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1814) (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) in the Italian Waters // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia. 1996. Vol. 46. P. 109–122.
- Neubaur R. Ein neuer Mitbewohner schleswig-holsteinischer Feischgewasser // Fischereizeitung. 1936. Vol. 39. P. 725–726.
- Normant M., Gibowicz M.. Salinity induced changes in haemolymph osmolality and total metabolic rate of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* Gould, 1814 from Baltic coastal waters // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2008. Vol. 355. № 2. P. 145–152.
- Paavola M., Olenin S., Leppakoski E. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2005. Vol. 64. P. 738–750.
- Petersen C. Range expansion in the northeast Pacific by an estuary mud crab – a molecular study // Biological Invasions. 2006. Vol. 8. P. 565–576.
- Projecto-Garcia, J., Cabral H., Schubart C.D. High regional differentiation in a North American crab species throughout its native range and invaded European waters: a phylogeographic analysis // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 253–263.

- Roche D.G., Torchin M.E., Leung B., Binning S.A. Localized invasion of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi*, in the Panama Canal: implications for eradication and spread // *Biological Invasions*. 2009. Vol. 11. P. 983–993.
- Shalovenkov N. Restoration of some parameters in the development of benthos after reduction of anthropogenous loading in the ecosystem of the Sevastopol Bay in the Black Sea // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. 2005. Vol. 10. P. 105–113.
- Smith R.I. Osmotic regulation and adaptive reduction of water permeability in a brackish-water crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura, Xanthidae) // *Biological Bulletin*. 1967. Vol. 133. № 3. P. 643–658.
- Son M.O., Novitsky R.A., Dyadichko V.G. Recent state and mechanisms of invasions of exotic Decapods in Ukrainian rivers // *Vestnik zoologii*. 2013. Vol. 47. № 1. P. e-45-e-50.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. Vol. 123. № 3. P. 585–595.
- Thoma B.P., Guinot D., Felder D.L. Evolution of American mud crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Xanthoidea) inferred from nuclear and mitochondrial markers with comments on adult morphology // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2014. Vol. 170. P. 86–109.
- Turoboyski K. Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus* // *Marine Biology*. 1973. Vol. 23. P. 303–313.
- Williams A.B. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1984. 401p.
- Wolff T. Occurrence of two East American species of Crabs in European Waters // *Nature*. 1954. Vol. 174. P. 188–189.
- Zaitsev Y., Ozturk B. Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Istanbul: Turkish Marine Research Foundation, 2001. 267 p.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Tiunov A.V. The position of an invasive crab *Rhithropanopeus harrisi* in the food chain network of the Taman Bay // Abstracts volume from the 4th Bi-annual Black Sea Scientific Conference 28–31 October 2013, Constanta Romania. 2013. P. 118–119.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Kolyuchkina G.A. New method of in situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda, Panopeidae) applied in the Black and Azov seas // *Arthropoda Selecta*. 2016. Vol. 25. No. 1. P. 39–62.

GENETIC ANALYSIS OF POPULATION STRUCTURE OF INVASIVE NORTH AMERICAN MUD CRAB *RHITHROPANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841) IN THE BLACK SEA – CASPIAN REGION

© Simakova U.V.¹, Zalota A.K.², Spiridonov V.A.³

P.P. Shirschov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences (IO RAS)
Nakhimovsky prospect, 36, Moscow, 11799

e-mail: yankazeisig@gmail.com, azalota@gmail.com, vspiridonov@ocean.ru

The structure of a fragment (523 nucleotide pairs) of the gene of the 1st subunit of mitochondrial cytochrome oxidase (COI) has been studied in the populations of invasive crab *R. harrisii* (family Panopeidae) that established in the basins of the Azov-Black and Caspian Seas in 1930–1950s. In the samples of 6 populations from this region, 4 haplotypes (A, B, T, Lerm1) have been found. One of them is unique (Lerm1) to the northern part of the Black Sea. Haplotype T has only been found in the Black and Caspian Seas region, while haplotype A is found in almost all European populations. Only 4 substitutions have been observed in the sampled sequence, one of which is non-synonymous and there have been 3 polymorphic sites. The diversity of haplotypes (h) of the Black/Caspian Seas region population (from 0.181 ± 0.143 to 0.475 ± 0.098) is significantly lower than this in the other European populations, where the value of h ranged from 0.563 ± 0.063 to 0.795 ± 0.065 , and in North American populations (from 0.725 ± 0.083 to ± 1.0). Harris crab populations of the Black/Caspian Seas region have a common origin, and differ in their genetic structure from populations of the rest of introduction area in Europe. The population of the Caspian Sea originates directly from the Sea of Azov populations and, possibly, there have been numerous repeated exchange events due to shipping vector. The populations in the estuaries of rivers Shapsuho and Vulkan in the north-eastern Black Sea might be isolated since their haplotype composition is slightly different from other populations in the region.

Key words: invasions, vector, COI, haplotype diversity, Sea of Azov, Taman Bay, Krasnodar region, North Caspian Sea.

УДК: 595.384.2-152.6(268.46)

О РАСПРОСТРАНЕНИИ КАМЧАТСКОГО КРАБА В ГОРЛЕ БЕЛОГО МОРЯ

© 2016 Стесько А.В.¹, Манушин И.Е.²

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н.М. Книповича, Мурманск, 183038
e-mail: ¹stesko@pinro.ru; ²manushyn@pinro.ru

Поступила в редакцию 29.09.2016

В статье представлены новые данные о распространении камчатского краба в Горле Белого моря по результатам ловушечных съёмок 2015–2016 гг. Камчатский краб отмечался на глубинах 44–54 м при солёности у дна 29.2‰ и придонной температуре 6.7 °С. Уловы краба в Горле Белого моря составляли до 8.7 экз./ловушку. В уловах присутствовали самки без наружной икры и самцы краба, в том числе промысловых размеров.

Рассмотрен вопрос проникновения камчатского краба в Горло Белого моря. Высказаны предположения о ежегодных миграциях краба из Воронки в Горло, а также существование устойчивой группировки, которая обитает в северной части Горла Белого моря.

Ключевые слова: Белое море, Горло, камчатский краб, распространение, биологическое состояние, температура и солёность.

Введение

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – вид-интродуцент, вселённый советскими учёными в Баренцево море в 1960–1970-е гг. Вселение проводилось под руководством доктора биол. наук А.Ф. Карпевич и Ю.И. Орлова [Беренбойм, 2003]. В настоящее время этот вид широко распространён в южной части Баренцева моря и является важным промысловым объектом [Пинчуков, 2011]. Его ежегодный вылов российским флотом достигает 6 тыс. т, в основном добыча ведётся в южной части исключительной экономической зоны РФ Баренцева моря.

В пределах территориального моря РФ в Баренцевом море камчатский краб распределяется на акватории от Варангер-фьорда на западе до района п-ова Канин (45°30' в. д.) на востоке. Значительные скопления этого гидробионта отмечались в Воронке Белого моря к югу от м. Канин Нос. Согласно данным за 2008–2013 гг., южная граница распространения камчатского краба в Белом море располагалась на параллели 67°40' с. ш. [Золотарёв, 2010; Стесько, 2015].

Летом 2013 г. в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря была выловлена самка камчатского краба [Стариков и др., 2015]. Этот факт вызвал ряд вопросов, касающихся не только распространения камчатского краба, но и пределов его физиологической устойчивости относительно условий внешней среды. Гипотеза о сформировавшейся популяции камчатского краба в Бассейне Белого моря была подвергнута аргументированной критике [Стариков и др., 2015]. Осенью 2015 г. в губе Чупа Кандалакшского залива на глубине 37 м был выловлен самец камчатского краба промысловых размеров, ширина его карапакса (ШК) составила 160 мм. Особь была живой, но с признаками декальцификации (мягким панцирем), очень низкой для своих размеров массой (1.15 кг) [С.Б. Фролов, зав. лаб. прибрежных исследований Северного филиала ФГБНУ «ПИНРО» – устное сообщение].

Особь камчатского краба, выловленная в 2015 г., по всей вероятности, была добыта в Баренцевом море при осуществлении браконьерского лова и выпущена в Белое море. Версия преднамеренной интродукции на данный

момент является наиболее обоснованной и лучше прочих объясняет случаи поимки крабов в Бассейне Белого моря [Стариков и др., 2015]. Вместе с тем, динамика и площадь расселения камчатского краба в Баренцевом море, а также Воронке Белого моря, свидетельствуют о хорошем адаптивном потенциале этого гидробионта. С учётом того, что Воронка Белого моря, фактически, уже освоена крабом [Золотарёв, 2010; Стесько, 2015], особую актуальность приобретает вопрос о его продвижении в Горле и перспективы распространения в Бассейн Белого моря.

В июле 2015 и 2016 гг. при проведении комплексной ловушечной съёмки камчатского краба были выполнены работы по поиску скоплений камчатского краба в Горле Белого моря. В настоящей публикации представлены результаты этих исследований, обсуждены возможности продвижения камчатского краба из Горла в Бассейн Белого моря.

Материал и методика

Исследования камчатского краба выполнялись в июле 2015 и 2016 гг. на научно-исследовательских судах ФГБНУ «ПИНРО» МК-0520 «Профессор Бойко» и МК-0220 «ПИНРО-1» при помощи донных конусных ловушек. Диаметр основания таких ловушек составлял 140 см, диаметр верхней части – 88 см, размеры входного отверстия были 55 см, а высота ловушки – 90 см. Орудия лова выставлялись в линию по три штуки, расстояние между ловушками составляло 100 м, между собой они соединялись специальным канатом. Такая группа ловушек, выставленная на определённом участке исследуемой акватории, называлась «ловушечной станцией». В 2016 г. ловушки выставляли на участках, показавших положительный результат в 2015 г., а также на 10–15 морских миль южнее.

Исследования при помощи донных ловушек в Горле Белого моря проводили в период 16–18 июля 2015 г. и 16–17 июля 2016 г., ловушки ставили однократно на каждой станции на 12 ч. В качестве наживки использовали сельдь атлантическую. Выловленные крабы подвергались

биологическому анализу [Павлов, 2003; Изучение..., 2004].

При помощи буксируемого аппарата подводного видеонаблюдения Gnom (ИО РАН им. П.П. Ширшова, Россия) для описания биоценозов выполняли видеосъёмку дна.

Измерения температуры и солёности воды выполняли в период 16–18 июля 2015 г. при помощи зонда SBE 19plus V2 (Sea-Bird Electronics, Inc, USA). Первичные океанографические данные обрабатывались при помощи пакета программ More (ФГБНУ «ПИНРО», Россия).

В 2016 г. измерения температуры и солёности не выполняли.

Обработку материала производили при помощи пакета программ MS Office, также геоинформационной системы Картмастер 4.1 (ФГБНУ «ВНИРО», Россия) и MapViewer 8.0 (Golden Software, USA).

Результаты

Условия среды

Придонная температура в точках вылова краба в 2015 г. составляла 6.7 °С. Солёность колебалась от 29.2‰ на глубине 58 м до 30.0‰ на глубине 54 м.

Минимальную придонную температуру в районе исследований отмечали на границе Горла и Бассейна Белого моря, она составила 6.2 °С, температурный максимум фиксировали в срединной части Горла, он достигал 7.2 °С. Минимальное значение придонной солёности на смежном участке Горла и Воронки Белого моря составило 28.9‰, минимальная солёность у границы Горла и Бассейна Белого моря была 27.9‰ (рис. 1).

Локализация и величина уловов

Граница распространения камчатского краба в Горле Белого моря по результатам ловушечного лова в 2015 г. находилась на широте 66°46.90' с. ш., а в 2016 г. – на широте 66°37.40'. Данные по уловам камчатского краба ловушками в 2015–2016 гг. в Горле Белого моря представлены в таблице.

Таким образом, в 2016 г. определённая нами граница распространения камчатского краба

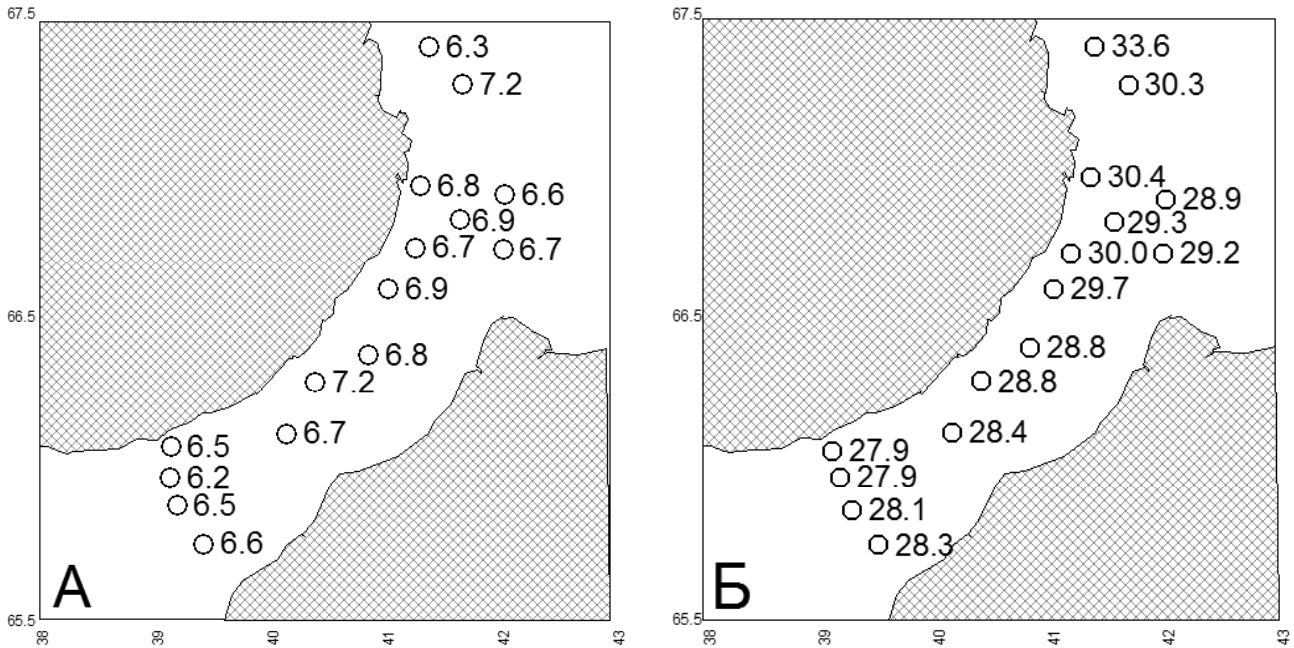


Рис. 1. Придонные температура (А, °С) и солёность (Б,‰) в Горле Белого моря и на смежных участках 16–18 июля 2015 г.

в сравнении с предыдущим годом сместилась на юг на 15 морских миль (рис. 2).

На границе Бассейна и Горла Белого моря в уловах присутствовал краб *Huys araneus* (3.7 экз./ловушку), морской ёж *Strongylocentrotus pallidus* (единично). Камчатский краб на этом участке обнаружен не был.

Состав уловов и биологическое состояние особей

В уловах в 2015–2016 гг. присутствовали самцы с ШК 60–180 мм и массой 130–2940 г,

также самки с ШК 59–117 мм и массой 140–880 г.

Размерный состав камчатского краба в уловах ловушек в Горле Белого моря в 2015–2016 гг. представлен на рисунке 3.

Медианные размеры крабов, выловленных в Горле Белого моря в 2016 г., превышали аналогичные значения у особей в уловах 2015 г. Так, ШК самок краба возросла с 85 до 101 мм, а самцов – со 106 до 115 мм.

В 2015–2016 гг. среди выловленных в Горле Белого моря особей камчатского краба преоб-

Таблица. Локализация уловов камчатского краба в Горле Белого моря в 2015–2016 гг.

№	Год	Координаты	Глубина, м	Улов, экз./ловушку
1	2015	66°52.48' с. ш. 41°22.86' в. д.	34	0
2	2015	66°52.09' с. ш. 41°39.07' в. д.	43	0
3	2015	66°47.44' с. ш. 41°38.63' в. д.	58	3.3
4	2015	66°46.90' с. ш. 41°22.77' в. д.	54	5.3
5	2015	66°01.94' с. ш. 39°11.59' в. д.	48	0
6	2015	65°59.32' с. ш. 39°14.98' в. д.	63	0
7	2015	65°57.03' с. ш. 39°22.37' в. д.	72	0
8	2015	65°55.01' с. ш. 39°32.69' в. д.	88	0
9	2016	66°47.40' с. ш. 41°38.60' в. д.	58	2.7
10	2016	66°47.00' с. ш. 41°28.20' в. д.	42	8.7
11	2016	66°37.40' с. ш. 41°28.60' в. д.	44	8.7
12	2016	66°38.30' с. ш. 41°17.70' в. д.	56	1.7
13	2016	66°37.50' с. ш. 41°00.30' в. д.	25	0

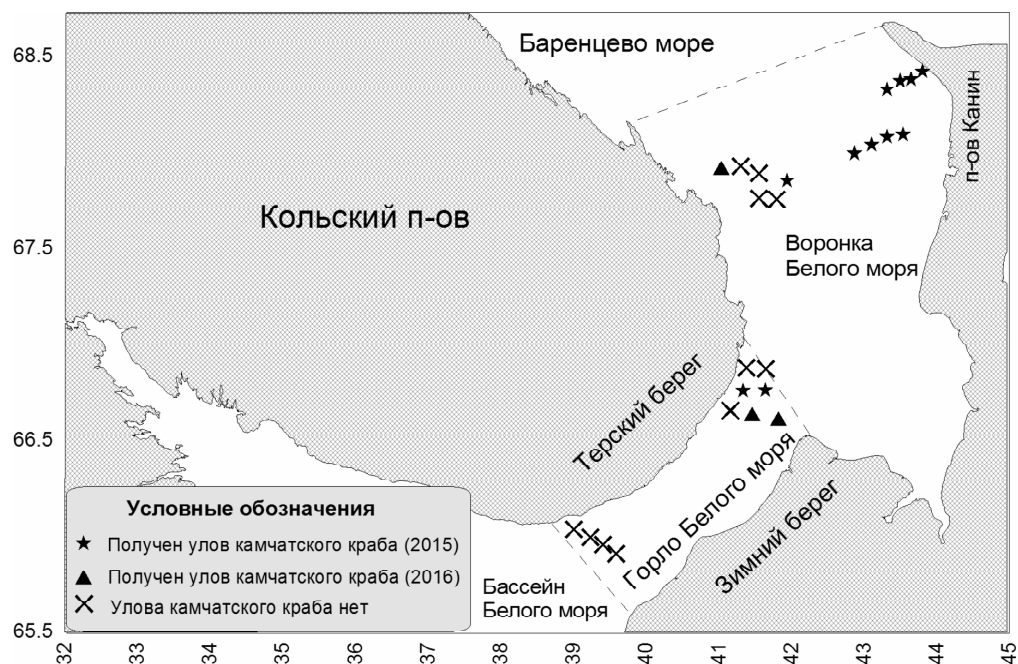


Рис. 2. Ловушечные станции в Белом море, выполненные в июле 2015 и 2016 гг.

ладали самцы (58%). Промысловые особи с ШК >150 мм составляли 10% от общего улова. Значительная доля крабов в общем вылове была представлена самцами с ШК 80–120 мм (48%). Все самки в уловах ловушек были неполовозрелыми или яловыми (пропустившими нерест), особи с наружной икрой отсутствовали.

Обсуждение

Распределение камчатского краба в Воронке и Горле Белого моря

Данные 2011–2016 гг. показали, что на северо-востоке Воронки Белого моря встречаются преимущественно самки камчатского краба с наружной икрой. Такие крабы образуют плотные скопления на песчаных грунтах вдоль

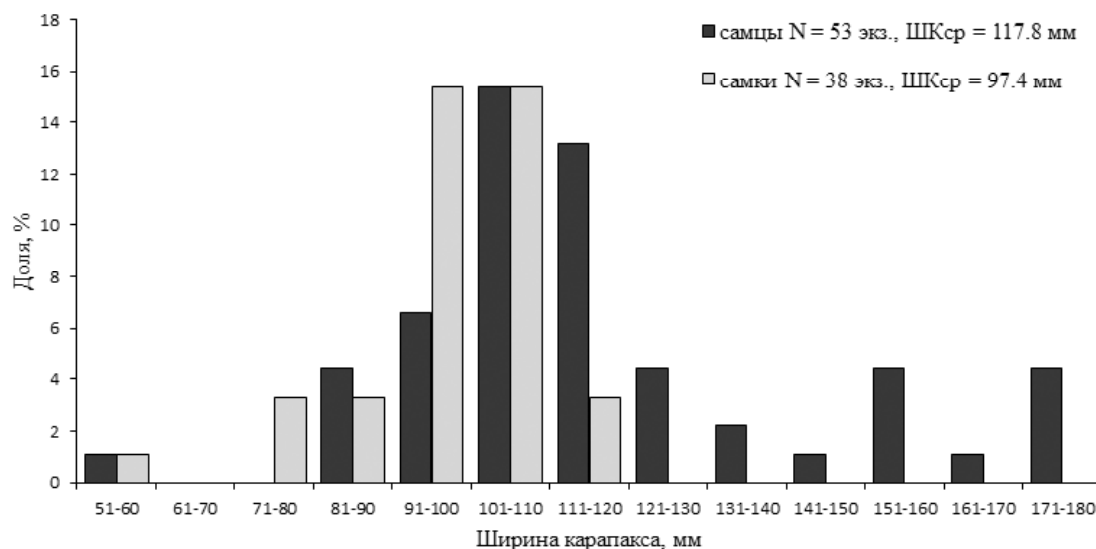


Рис. 3. Размерный состав камчатского краба в ловушечных уловах в Горле Белого моря в 2015–2016 гг.

прибрежья п-ова Канин к югу от м. Канин Нос. Вдоль побережья п-ова Канин в Воронке Белого моря особей камчатского краба регистрировали севернее 68°01' с. ш. [Стесько, 2015]. Южнее этой широты располагаются песчаные отмели, где краб не отмечен ни в уловах ловушек, ни средствами подводного видеонаблюдения.

Материалы подводного видеонаблюдения показывают примечательную особенность распределения краба у Канинского побережья: на песчаных и песчано-илистых грунтах с глубинами 20–40 м, составляющих большую часть поверхности дна Воронки, крабы встречались единично (за исключением южного берега м. Канин Нос). В то же время, группы крабов (25–35 экз. на дистанции в 200–400 м) наблюдались на скалистых подъёмах с глубиной 10 м на поселениях мидии *Mytilus edulis*.

П.Н. Золотарёвым [2010] в Воронке Белого моря на участках скоплений исландского гребешка (*Chlamys islandica*) была обнаружена ранняя молодь камчатского краба. Это особи с ШК до 40 мм в возрасте 3+ [Матюшкин, 2003; Соколов, Милютин, 2007]. Согласно данным водолазных исследований, именно в таком возрасте крабы переходят от оседлого образа жизни к мигрирующему, в том числе образуют агрегированные скопления [Соколов, Милютин, 2007].

В Горле Белого моря крабы встречаются на глубине 40–60 м, что объяснимо с позиции предпочитаемых этим гидробионтом температуры и солёности воды. Поверхностный слой вод здесь более распреснён из-за значительного речного стока и особенностей постоянных течений в Белом море. При этом на глубинах более 50 м в центральной части Горла преобладает постоянное течение, имеющее в своем составе солёные воды Баренцева моря [Наумов, Федяков, 1991].

На основании имеющихся сведений о распределении камчатского краба в Воронке Белого моря можно предположить, что миграционные пути взрослых особей пролегают по относительно глубоководным участкам Мурманского берега до мелководий Терского берега и от п-ова Канин через центр Воронки Белого

моря. Личинки могут быть занесены постоянными течениями, которые в числе прочих охватывают восточную часть Воронки, где размещаются значительные скопления самок камчатского краба с наружной икрой.

Оценка перспектив распространения краба в Горле Белого моря

Основными факторами, лимитирующими распространение камчатского краба в Белом море, являются температура и солёность воды в придонных слоях, а также трофическая ёмкость донных сообществ [Стариков и др., 2015]. Принимая во внимание особенности распространения камчатского краба в Воронке Белого моря, описанные выше, можно предположить, что на её акватории ведущим фактором является кормовая база. Температура в летне-осенний период благоприятна для краба, а о его распределении в зимне-весенний период в Воронке мало данных: можно предположить, что основные скопления гидробионтов смещаются на север в Баренцево море. Солёность в Воронке Белого моря находится на приемлемом для камчатского краба уровне. Так, нижняя граница оптимальных значений солёности для развития личинок камчатского краба составляет 30‰, при этом кратковременное снижение солёности до 25‰ на жизнеспособность особей существенного влияния не оказывает [Влияние солёности..., 2014]. Взрослые особи в естественных условиях могут выдерживать колебания солёности от 28 до 35‰ [Клитин, 2003].

Гидрологический режим Горла Белого моря отличается от Воронки характером течений и солёностью, которая постепенно снижается в направлении Бассейна Белого моря. Неблагоприятным фактором также является отрицательная температура придонного слоя воды в зимний период: в нативном ареале краб может обитать при температуре до минус 1.7 °С [Клитин, 2003], однако такие условия нельзя назвать благоприятными.

Выловленные на границе Горла и Воронки Белого моря крабы относятся к мигрирующим особям, то есть способным совершать дальние и продолжительные миграции, в отличие

от так называемой «ранней молодежи» с ШК до 60 мм, для которой более характерен оседлый образ жизни [Клитин, 2003; Матюшкин, 2003]. Поэтому крабы могли переместиться к участку вылова самостоятельно, скорее всего, от Мурманского берега Воронки, поскольку у Канинского побережья доминируют самки с икрой, которые в уловах в Горле Белого моря отсутствовали. Возможно, крабы могли продвигаться на юг до отмеченной точки при достаточной кормовой базе в течение весенне-летнего сезона. С наступлением гидрологической осени и зимы резкое снижение температуры придонного слоя воды заставляет животных покидать Горло Белого моря и уходить на север, в Воронку.

Оставшиеся крабы теоретически могут перезимовать на глубинных участках Горла, а особи, продолжившие движение на юг в сторону Бассейна Белого моря, сталкиваются с неблагоприятными условиями среды и большинство из них, вероятно, гибнет. Вместе с тем, факт увеличения размеров краба в уловах 2016 г. по сравнению с предыдущим годом позволяет предполагать, что в южной части Воронки и северной части Горла Белого моря может круглогодично обитать небольшая группировка камчатского краба.

Присутствие в уловах особей с ШК 60 мм даёт некоторые основания полагать, что на границе Горла и Воронки возможно оседание глаукотэ краба и развитие до стадии молодки. Тем не менее, дальнейшее проникновение личинок краба в Бассейн Белого моря маловероятно ввиду особенностей циркуляции течений в Горле Белого моря [Стариков и др., 2015].

В условиях продолжающегося тёплого квазивекового температурного периода [Бойцов, 2006] не исключена возможность проникновения взрослых особей камчатского краба в Бассейн Белого моря. Определенная связь между увеличением теплосодержания водных масс и распространением камчатского краба на восток была отмечена ранее [Карсаков, Пинчуков, 2009]. Однако, по ряду причин [Стариков и др., 2015], образование устойчивой самовоспроизводящейся популяции камчатского краба в Белом море маловероятно, наи-

более оптимистичным представляется вариант псевдопопуляции при наличии постоянных мигрантов с Баренцева моря.

Дальнейшие исследования Горла Белого моря будут способствовать получению новой информации по распространению камчатского краба.

Заключение

Согласно данным ловушечных съёмок, южная граница естественного распространения камчатского краба в Воронке Белого моря по состоянию на 2013 г. (67°40' с. ш.) в 2016 г. сместилась на юг в Горло Белого моря до 66°37'40" с. ш.

В ловушечных уловах в Горле Белого моря в июле 2015 и 2016 гг. присутствовали самцы с ШК 60–180 мм и массой 130–2940 г и самки с ШК 59–117 мм и массой 140–880 г. Придонная температура на участках вылова краба была 6.7 °С. Солёность колебалась от 29.2‰ на участке глубиной 58 м до 30.0‰ при глубине 56 м. С учётом данных о среде обитания камчатского краба в нативном ареале и современных аквариальных исследований такие условия для него можно считать нижней границей оптимума.

С учётом того, что в составе уловов камчатского краба в Горле Белого моря присутствовала молодка с ШК 60 мм, есть вероятность оседания на данном участке глаукотэ с последующим развитием до взрослых особей.

Литература

- Беренбойм Б.И. Краткая характеристика работ по вселению камчатского краба в Баренцево море // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 5–10.
- Бойцов В.Д. Изменчивость температуры воды Баренцева моря и её прогнозирование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. 290 с.
- Влияние солёности на выживаемость камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях онтогенеза / А.В. Паршин-Чудин, Р.Р. Борисов, Н.П. Ковачева и др. // Экология. 2014. № 2. С. 154–156.
- Золотарёв П.Н. Молодь камчатского краба в Воронке Белого моря // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. № 1. С. 60–64.

- Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. М.: Изд-во. ВНИРО, 2004. 300 с.
- Карсаков А.Л., Пинчуков М.А. Расселение и условия обитания камчатского краба в российских водах Баренцева моря // *Вопр. промысловой океанологии*. 2009. Вып. 6. № 1. С. 150–163.
- Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во ФГУП «Нацрыбресурсы», 2003. 253 с.
- Матюшкин В.Б. Ранняя молодь камчатского краба в районах Западного Мурмана // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. 2- изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 140–152.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. Особенности гидрологического режима в северной части Белого моря // *Бентос Белого моря: Популяции, биоценозы и фауна*. Л.: ЗИН РАН, 1991. С. 13–30.
- Павлов В.Я. Жизнеописание краба камчатского. М.: Изд. ВНИРО, 2003. 110 с.
- Пинчуков М.А. Особенности расселения и динамика запаса камчатского краба в Баренцевом море // *Рыб. хоз-во*. 2011. Спецвып. С. 65–67.
- Стариков Ю.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д., Зуев Ю.А. Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в Белом море (Crustacea Decapoda Lithodidae) // *Российский журнал биологических инвазий*. 2015. № 1. С. 79–95.
- Соколов В.И., Милютин Д.М. Динамика численности и особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // *Труды ВНИРО*. 2007. Т. 147. С. 158–172.
- Стесько А.В. Распределение и состояние запаса камчатского краба в территориальных водах России в Баренцевом море // *Вопросы рыболовства*. 2015. Т. 16. № 2. С. 175–192.

ABOUT RED KING CRAB DISTRIBUTION IN THE NARROW ENTRANCE TO A GULF OF THE WHITE SEA

© 2016 Stesko A.V.*, Manushin I.E.**

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Murmansk, 183038;
e-mail: * stesko@pinro.ru; ** manushyn@pinro.ru

The article presents new data of the red king crab distribution in the White Sea according to the results of trap surveys 2015–2016. King crab was observed at the depths of 44–54 meters at the bottom salinity of 29.2‰ and the bottom temperature of 6.7 °C. Catches of crab in the Gorlo (the narrow entrance to a gulf/bay) of the White Sea constituted up to 8.7 ind. / trap. In the catches, the females without calves and male crabs including specimens of commercial size were present.

Invasion of the red king crab in the Gorlo of the White Sea is discussed. Assumptions about the annual crab migration between the Voronka and the Gorlo are given. The possible existence of a stable crab group living in the northern part of the Gorlo of the White Sea is suggested.

Key words: the White Sea, red king crab, distribution, biology, salinity and temperature.