

ISSN 1996–1499

2019 №4



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., Косой М.Ю.,
д.б.н., Краснов Б.Р., 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.,
д.б.н. Ричардсон Дэвид, к.б.н., Слынько Ю.В., д.б.н., Телеш И.В., к.б.н., Фенева И.Ю.,
к.б.н., Хляп Л.А., д.б.н., Чжибинь Чжан, д.б.н., Шиганова Т.А., д.б.н., Щербина Г.Х.

Тематика журнала

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

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

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

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

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

Индексирование журнала – *AGRICOLA, CNKI, EBSCO Discovery Service, Gale, Gale Academic OneFile, Geobase, Global Health, Google Scholar, Health Reference Center Academic, OCLCWorldCat Discovery Service, ProQuest Agricultural & Environmental Science Database, ProQuest Biological Science Database, ProQuest Natural Science Collection, ProQuest SciTech Premium Collection, ProQuest-ExLibris Primo, ProQuest-ExLibris Summon, SCOPUS, Web of Science Core Collection, PИИЦ.*

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>Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В.</i> О ПРИЧИНАХ ПРОНИКНОВЕНИЯ ВИДОВ <i>ARATURA FABRICIUS</i> , 1807 (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ	2
<i>Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Солод Е.Г., Шайкина М.Н., Попова М.Ю., Полудченков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В.</i> МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЛАБОРАТОРНЫХ И ПОЛЕВЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ	12
<i>Евченко О.В., Заремба Н.Б., Ребик С.Т.</i> О НАХОДКЕ ЛИЧИНОК КРЕВЕТКИ <i>PALAEOMON MACRODACTYLUS</i> RATHBUN, 1902. (DECAPODA, PALAEMONIDAE) В КЕРЧЕНСКОМ ПРОЛИВЕ	27
<i>Каплин В.Г.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА ГОРОХОВОЙ ЗЕРНОВКИ (<i>BRUCHUS PISORUM</i>)	36
<i>Кацман Е.А., Суздалева А.Л., Осипов В.В., Башинский И.В.</i> СОДЕРЖАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ВОДОТОКАХ И ВОДОЁМАХ ПРИ ЗАСЕЛЕНИИ ИХ БОБРАМИ (<i>CASTOR FIBER</i> L.)	50
<i>Козловский Б.Л., Федоринова О.И., Куропятников М.В.</i> ИЗУЧЕНИЕ ИНВАЗИИ <i>PARTHENOCISSUS INSERTA</i> (KERN.) K. FRITSCH. В ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ	63
<i>Малыгин В.М., Баскевич М.И., Хляп Л.А.</i> ИНВАЗИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ	71
<i>Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А., Комжа А.Л.</i> ПРОСТРАНСТВЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ДОЛГОСРОЧНАЯ КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВ РОДА <i>AMBROSIA</i> L. НА КАВКАЗЕ	94
<i>Серёгин С.А., Попова Е.В.</i> <i>PSEUDODIAPTOMUS MARINUS</i> SATO, 1913 – НОВЫЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ КОПЕПОД В ЧЁРНОМ МОРЕ: ПЕРВЫЕ ИТОГИ ИНВАЗИИ	107
<i>Федина Л.А., Куприн А.В., Огородников Е.М.</i> <i>TUSSILAGO FARFARA</i> L. (ASTERACEAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	113
<i>Яковлева Г.А., Артемьев А.В., Лебедева Д.И.</i> ЭКСПАНСИЯ БОЛЬШОГО БАКЛАНА (<i>PHALACROCORAX CARBO</i> L. 1758) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ КАК ВОЗМОЖНОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПАРАЗИТОВ	118

О ПРИЧИНАХ ПРОНИКНОВЕНИЯ ВИДОВ *APATURA FABRICIUS*, 1807 (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ

© 2019 Гордеев С.Ю.*, Гордеева Т.В.**

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ 6670047, Россия;
e-mail: *gordeevs07@mail.ru; **tagor71@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2019. После доработки 19.10.2019. Принята к публикации 11.11.2019.

Анализ распределения неморальных дневных бабочек рода *Apatura* (Lepidoptera, Nymphalidae) и погодных характеристик Забайкалья выявил связи, проясняющие причины проникновения данных бабочек вглубь Сибири в последние десятилетия. Для всех видов *Apatura* определяющим их нормальные условия существования является температурный фактор, для видов *Apatura iris*, *A. metis*, кроме температуры важна влажность воздуха.

Ключевые слова: чешуекрылые, неморальные виды, ареал, климат, температура, влажность.

Введение

С начала 2000-х гг. в Бурятии в нижнем течении рек Уда и Хилок впервые были отмечены бабочки-переливницы (*Apatura Fabricius*, 1807) (рис. 1). В течение следующих 15 лет на ключевом участке севернее долины Уды заметно возросла численность вида *Apatura ilia* (Denis et Schiffermüller, 1775). У *A. iris* она осталась стабильной (Linnaeus, 1758), в то время как *A. metis* Freyer, 1821 сместился на 10 км южнее и локализовался в пойме реки [Гордеев, 2011; Гордеев, Гордеева, 2016]. С середины первого десятилетия нынешнего века переливницы стали нередки в окрестностях г. Улан-Удэ, а вид *A. ilia* был отмечен западнее долины Селенги [Гордеев, 2016]. Сходные тенденции к расширению ареала отмечены у *A. iris* в Западной части Сибири [Костерин и др., 2007; Yakovlev, Kostyunin, 2015].

Для выяснения причин проникновения неморальных видов бабочек вглубь Забайкалья в последние десятилетия, были поставлены следующие задачи: 1) на основе количественных учётов определить динамику численности видов рода *Apatura* на контрольном участке; 2) проанализировать особенности их размещения и северные границы распространения

в Забайкалье и на Дальнем Востоке; 3) выявить разницу климатических показателей в местообитаниях контрольных видов и за их пределами, на основе чего определить пороговое значение для существования модельных видов; 4) определить разницу в климатических данных для Западного Забайкалья в прошлом и настоящем, сравнить данные текущего времени с пороговыми значениями в Нижнем Приамурье; 5) выявить корреляционные связи между изменениями численности модельных видов и климатическими показателями.

Материал и методика

Работа выполнена на основе тринадцатилетних (2002–2014 гг.) количественных учётов, проводимых во время активности имаго модельных видов в Западном Забайкалье (2–3 декады июля). Район исследований – северная окраина Селенгинского Среднегорья. Ключевые участки расположены в нижнем течении Уды в крупном распадке северного макросклона хребта Улан-Бургасы, в пади Онохой-Шибирь, в 7 км севернее посёлка Онохой. Полученные данные сведены в таблицы Microsoft Excel, пересчитаны на единицу площади (1 га) и нормированы (рис. 1).

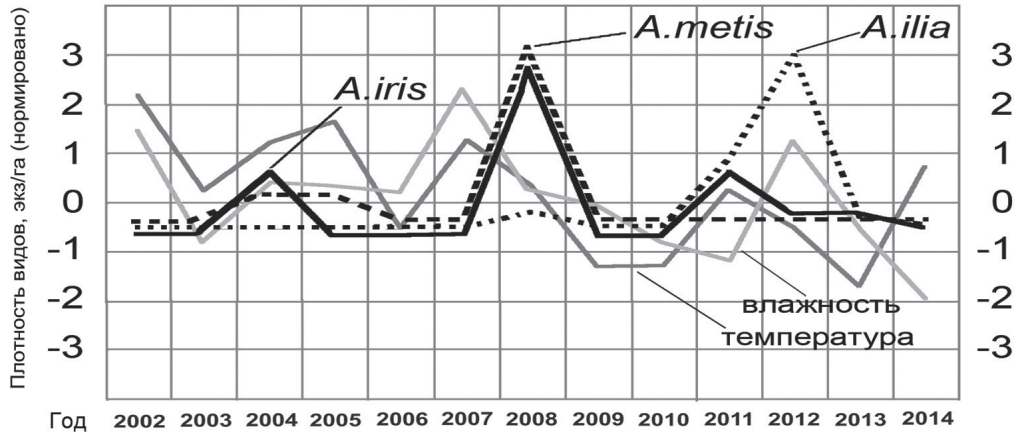


Рис. 1. Динамика численности бабочек рода *Apatura* и колебаний температуры и абсолютной влажности в нижнем течении Уды в 2002–2014 гг. (данные нормированы).

Кроме учётов дневных бабочек (*Diurna*), в работу вовлечены результаты наблюдений фенологии и метеоданные. В анализ вошли известные в настоящее время для территории Западного Забайкалья представители рода *Apatura* и вид *Neptis tshetverikovi*, пока здесь не выявленный, но обнаруженный близ восточных границ Бурятии [Гордеев, 2016]. Для иллюстрации северной границы ареала *Apatura* и *Neptis tshetverikovi* на территории Забайкалья и Дальнего Востока приведена карта их крайних

северных находок и линии среднегодовых изотерм, построенных на основе данных Гидрометцентра [География России, 2008; Главная геофизическая..., 2009–2019] (рис. 2).

Информация о метеоданных для таблицы 1 (табл. 1) и графиков (рис. 3, 4) получена из климатических справочников [Климатический..., 1958, Научно-прикладной справочник по климату..., 1989, 1992; Погода..., 2004–2019; Climate-energy, 2007–2019]. Используются данные 1966–2016 гг. метеостанций (WMO

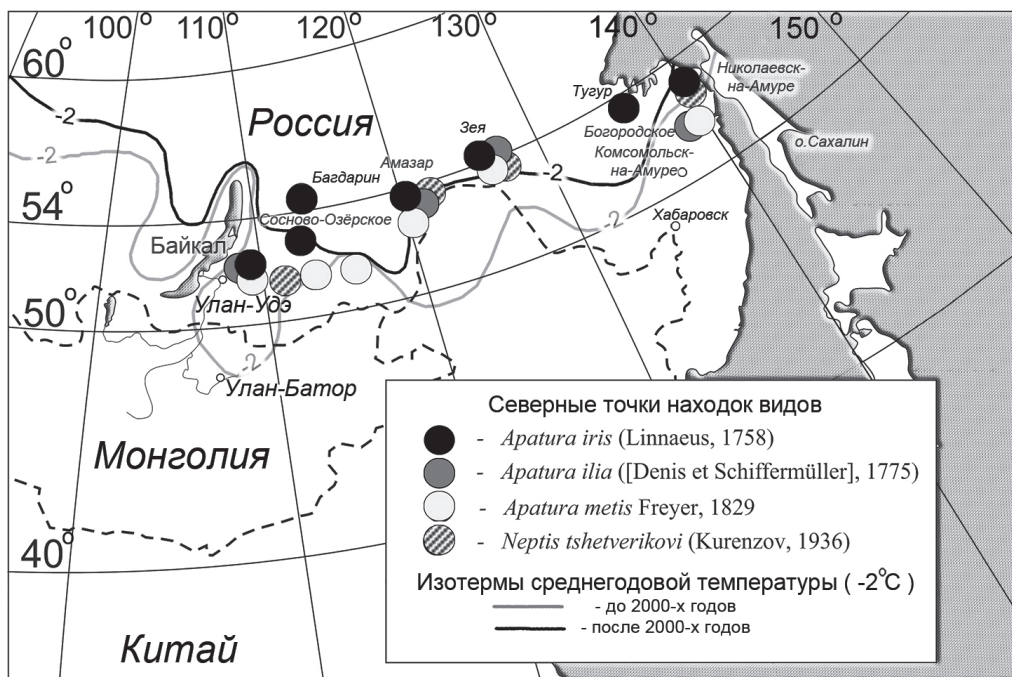


Рис. 2. Карта наиболее северных находок неморальных бабочек на востоке Евразии.

Таблица 1. Среднегодовые показатели температуры и абсолютной влажности по данным метеостанций Западного Забайкалья и Приамурья за период 1966–2016 гг.

Среднегодовые данные	Температура, °C		Влажность, г/м ³	
	(до 2000 г.)	(с 2000 г.)	(до 2000 г.)	(с 2000 г.)
Улан-Удэ	-1.5	0.2	4.4	4.6
Багдарин	-5.8	-5.3	3.3	3.6
Хабаровск	2.4	2.7	6.0	6.1
Комсомольск-на-Амуре	-0.1	0.9	5.6	6.0
Богородское	-1.5	-0.5	5.0	5.2
Николаевск-на-Амуре	-1.8	-1.1	4.9	5.0

ID): 30823 – г. Улан-Удэ, 51.8° с. ш., 107.5° в. д., 530 м над ур. моря; 30554 – с. Багдарин, 54.5° с. ш., 113.6° в. д., 903 м над ур. моря; 31735 – г. Хабаровск, 48.52° с. ш., 135.23° в. д., 76 м над ур. моря; 31561 – г. Комсомольск-на-Амуре, 50.6° с. ш.; 137.0° в. д., 19 м над ур. моря; 31439 – с. Богородское, 52.4° с. ш., 140.5° в. д., 35 м над ур. моря; 31369 – г. Николаевск-на-Амуре, 53.13° с. ш., 140.7° в. д., 68 м над ур. моря.

Полученные данные обработаны в программе MSExcel – XLSTAT 2018 (Addinsoft,

France) с использованием метода главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) (табл. 2).

Результаты и обсуждение

Динамика. Данные учётов бабочек *Apatura* проиллюстрированы графиком, отражающим динамику их численности с 2004 г. (времени первой в Бурятии находки) по 2014 г. в сравнении с изменением среднегодовых показателей температуры и влажности воздуха в этот период (рис. 1).

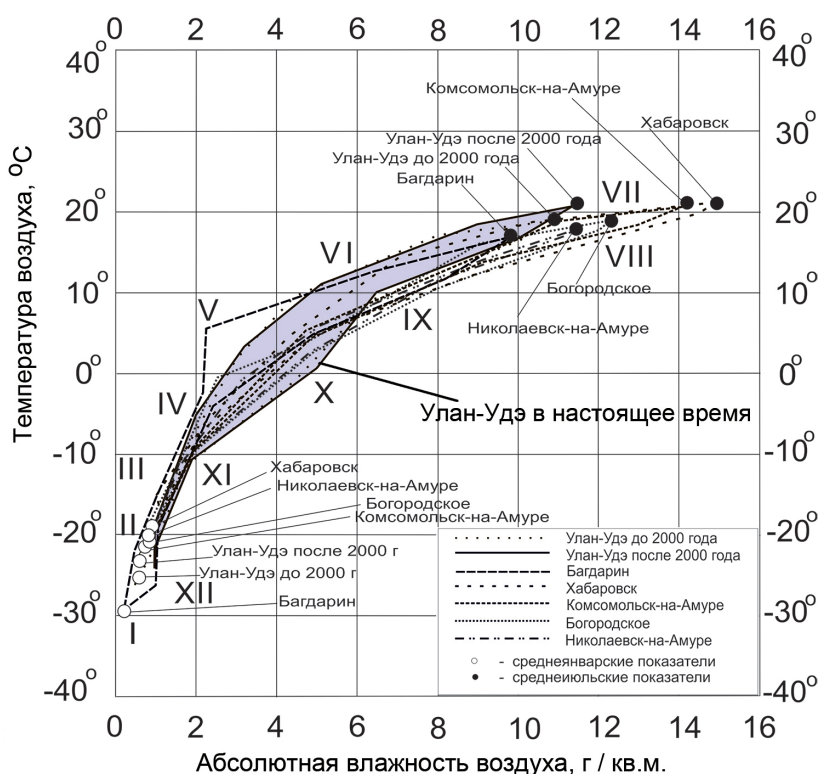


Рис. 3. Климатограмма показателей среднемесячной температуры и абсолютной влажности в Приамурье и Бурятии. Серым залита климатограмма г. Улан-Удэ в настоящее время.

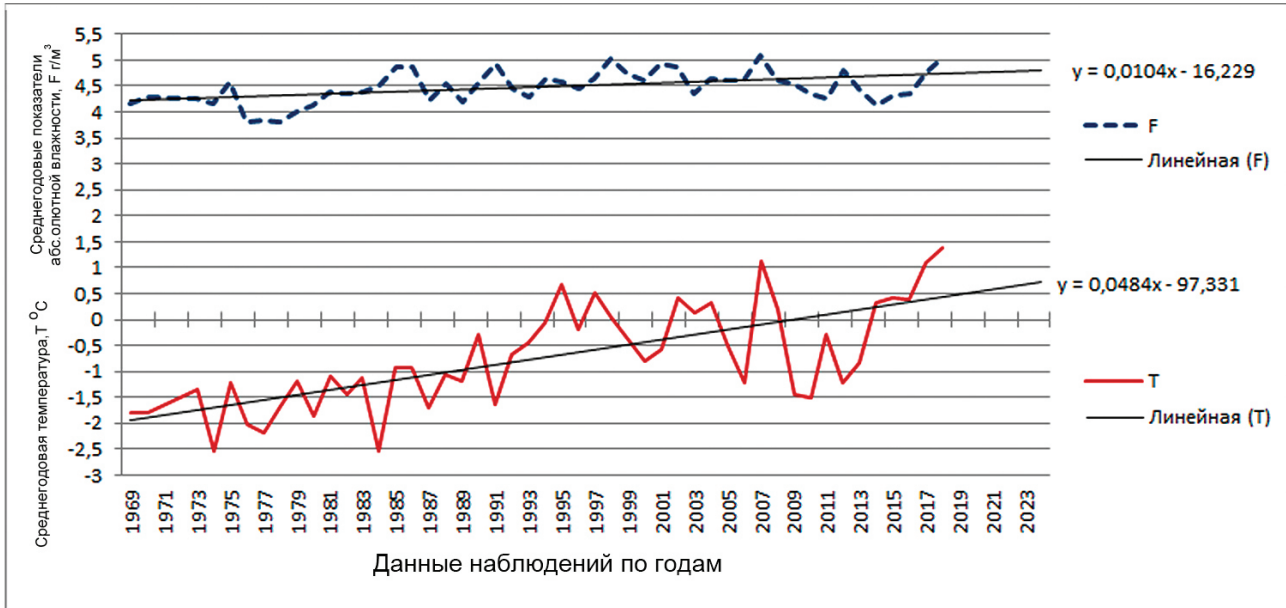


Рис. 4. Графики показателей и линейные тренды динамики среднегодовой температуры T ($^{\circ}\text{C}$) и абсолютной влажности воздуха F ($\text{г}/\text{м}^3$) по данным метеостанции г. Улан-Удэ в 1969–2018 гг.

Первыми в 2004 г. на исследуемом участке в пади Онохой-Шибирь были отмечены большая (*A. iris*) и замещающая переливницы (*A. metis*). С 2008 г. – времени появления третьего вида – ивово-переливницы (*A. ilia*), предыдущие стали встречаться реже, а *A. ilia*, наоборот, стала нередка и, в отдельные годы, многочисленна. На маршрутных учётах, проведённых в более сухой соседней пади Добо-Енхор в 2015 г. также насчитывалось до 1 особи/га *A. ilia*, а с начала 2000-х гг. бабочек переливниц здесь не отмечалось.

Для сбора необходимой информации по модельным видам был использован авторский неопубликованный материал и литературные сведения. Специальная работа об особенно-

стях распространения неморальных видов в Нижнем Приамурье опубликована В.В. Дубатовым с соавторами [2010].

1. *Apatura iris* (Linnaeus, 1758) – амфипале-арктический вид. В регионе он представлен забайкальско-амурским подвидом *A. i. amurensis* Stichel, 1909. В Нижнем Приамурье он встречается повсеместно и проходит вплоть до нижнего течения р. Тугур – $53^{\circ}30'$ с. ш. [Дубатов и др., 2010]. В Северном Приамурье (территория Зейского заповедника) он отмечен в широколиственных и смешанных лесах, в том числе на широте $54^{\circ}07'$ (кордон Каменушка). Там этот вид в 2000-х гг. зарегистрирован как обычный, а в 1970-х гг. – редкий [Свиридов, 1981; Дубатов и др., 2014]. В Восточном Забайкалье

Таблица 2. Фактор нагрузки (Factor loadings) главных компонент анализа динамики численности переливниц и среднегодовых погодных показателей (температуры и влажности периода, предшествовавшего вылету бабочек). Примечание: F1–F2 – главные компоненты (в PCA); T – температура; F – абсолютная влажность.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6
Var1	–0.336	0.725	0.065	0.592	–0.081	0.021
<i>A. iris</i>	0.752	0.588	–0.186	–0.133	–0.068	–0.179
<i>A. metis</i>	0.820	0.434	–0.297	–0.135	–0.013	0.182
<i>A. ilia</i>	–0.375	0.683	0.500	–0.330	0.182	0.017
T	0.699	–0.182	0.650	0.015	–0.236	0.022
F	0.855	–0.199	0.163	0.322	0.313	–0.019

A. iris предпочитает предгорно-низкогорные разреженные мелколиственные (с участием ив) леса [Гордеев, 2011]. На север здесь он проходит до широты Амазара (53°51' с. ш.), где обычен. Ранее в Забайкалье этот вид по находкам был известен не западнее верхнего течения р. Шилки (близ устья р. Нерча) и верхнего течения Турги (Оловянинский р-н) [Дубатолов, 2000]. В конце 1990-х гг. он был отмечен как нередкий под Читой, а в 1998 г. один самец встречен в окрестностях станции Могзон (верхнее течение р. Хилок). В 2004 г. этот вид стал известен на территории Бурятии: долина Курбы, в 70 км восточнее Улан-Удэ (по одному самцу); Сосново-озёрская котловина (восточное побережье оз. Большое Еравное – 52°35.5' с. ш.), по трём самцам. С 2008 г. большая переливница стала регулярно встречаться на модельном участке в пади Онохой-Шибирь. В июле 2013 г. один самец был найден в верхнем течении Худана (Кодуна) в 75 км северо-восточнее пос. Кижинга. Наиболее северная находка *A. iris* в Забайкалье – окрестности пос. Северный на широте 54°20' [Yakovlev, Kostyunin, 2015], а юго-западная – на территории национального парка «Чикой» [Гордеев, 2016]. Подобная картина расширения границ ареала этого вида наблюдается и в европейской части его обитания. Сравнительно недавно он был известен не восточнее Тюменской области: бассейны рек Тобол и Ишим [Коршунов, 2000]. Однако, в конце 1990-х – начале 2000-х гг. был отмечен в Омской обл., в бассейне Иртыша [Князев, Костерин, 2003], и в Томской обл., в бассейне Оби [Костерин и др., 2007], после был обнаружен на территории Атайского края, в Новосибирской и Кемеровской областях [Yakovlev, Kostyunin, 2015].

2. *Apatura ilia* (Denis et Schiffermüller, 1775) – амфипалеарктический вид, представленный забайкальско-амурским подвидом *A. i. praeclara* Vollow, 1930. В Нижнем Приамурье он многочислен в районе Хабаровска, Комсомольска-на-Амуре и несколько севернее (до 50°40' с. ш.), как нередкий отмечен в районе с. Киселёвка, севернее не встречен [Дубатолов и др., 2010]. В Северном Приамурье этот самый обычный из переливниц вид

населяет долинные лиственные леса, отмечен до широты кордона Каменушка (54.7° с. ш.) [Дубатолов и др., 2014]. В Восточном Забайкалье его предпочтения совпадают с *A. iris* [Гордеев, 2011]. Здесь он отмечен до высот 1200–1300 м, а на север, как и *A. iris*, проходит до широты посёлка Амазар. В Забайкалье до конца 1990-гг. эта переливница была известна не западнее долины Онона. В 1997–1999 гг. она была найдена в окрестностях Читы и пос. Лесной Городок, а западнее хр. Яблоновый – не отмечалась. В июле 2008 г. она была впервые отмечена в пади Онохой-Шибирь, в последующие годы стала здесь обычна, временами многочисленна. В 2012 г. один самец *A. ilia* найден С.Г. Рудых на восточном побережье оз. Бол. Еравное на широте 52°35.5' с. ш. [Гордеев, 2013], в 2013 г. – в верхнем течении Худана, совместно с *A. iris*. В 2016 г. этот вид отмечен как обычный и многочисленный на юго-западе Забайкальского края и один самец – на левом берегу Селенги северо-западнее Улан-Удэ [Гордеев, 2016].

3. *Apatura metis* Freyer, 1829 – населяет Юго-Восточную Европу, юго-запад Западной Сибири и территорию от Забайкалья до Японии. В Нижнем Приамурье обычен от Хабаровска до Киселёвки, найден в районе оз. Кизи (51°37' с. ш.), севернее неизвестен [Дубатолов и др., 2010]. На территории Зейского заповедника он отмечен как очень редкий вид на широте 53°48.7' [Дубатолов и др., 2014]. В Забайкалье *A. metis* предпочитает поросшие кустарником поймы широких речных долин [Гордеев, 2011], по долине и притокам р. Онон он проникает до границ с Монголией, отмечен и в северной части Монголии на широте 48°50.2' [Bayartogtokh, Enkhbayar, 2009]. На территории Забайкалья ранее был известен до среднего течения р. Онон и его притоков первого порядка (самая западная точка – окрестности с. Кыра) [Дубатолов, 2000]. В конце 1990-х гг. *A. metis* был найден в 60 км западнее Читы (юго-восточный макросклон хр. Яблоновый). С 2004 г. обычен в юго-восточной части Бурятии: в нижнем течении рек Хилок, Уда; в черте г. Улан-Удэ и севернее, на перевале Пыхта – 52°01' с. ш. В ходе целена-

правленных экспедиций 2008 г. в нижнем и среднем течении Хилка (окрестности с. Буй, ст. Бада, нижнее течение р. Закульта) из всех рассмотренных в работе видов там был найден лишь этот. На ключевом участке Онохой-Шибирь *A. metis* в последние годы стал редок. В Западной Сибири тенденции продвижения вида на восток в настоящее время не выявлено [Костерин и др., 2007].

4. *Neptis tshetverikovi* (Kurenzov, 1936) – забайкальско-дальневосточный лесной вид. В Нижнем Приамурье он отмечен как обычный или нередкий в районе Хабаровска и севернее до устья р. Амур на широте 53°05' (с. Чныррах) [Дубатовол и др., 2010]. В Северном Приамурье он поднимается в горы до «нижней части пояса еловых лесов», отмечен там до 54°05' с. ш. [Дубатовол и др., 2014], в Восточном Забайкалье – до широты города Амазар – 53°51' с. ш. [Чиколовец, 1994: *N. thisbe*], где нередок. Вид не известен северо-западнее территории Ивано-Арахлейских озёр (52°11' с. ш.). В Забайкалье *N. tshetverikovi* предпочитает места сходные с видами *Apatura iris*, *A. ilia* [Гордеев, 2011]. На юго-западной оконечности хр. Борщовочный с начала 2000-х гг. он отмечен как многочисленный и обычный вплоть до гребневых лиственных лесов на высоте 1000–1200 м над ур. моря. Западнее *N. tshetverikovi* связан с открытыми участками низкогорных лесов. Местами наиболее западных находок этого вида в настоящее время являются: долина р. Северная Горка, в 50 км восточнее города Хилок; национальный парк «Алханай»; территория национального парка «Чикой» [Гордеев, 2016]. В местах встреч он обычен.

Северные пределы распространения. В Северном и Верхнем Приамурье виды *Apatura* и *Neptis tshetverikovi* проходят на север до сходных широт (рис. 2).

Наиболее информативным районом является северная часть Нижнего Приамурья. Здесь виды *Apatura iris*, *Neptis tshetverikovi* встречаются до устья реки Амур, в то время как *Apatura ilia* и *A. metis* не отмечены севернее широты с. Киселёвка и оз. Кизи. В этом месте «между районом Киселёвки и устьем Амура» – на северном пределе распространения широ-

колиственных лесов – отмечена «наибольшая смена видового богатства в Нижнем Приамурье» для Lepidoptera [Дубатовол, 2013].

Для определения разницы в климатических условиях выше и ниже линии Киселёвка – Кизи были сопоставлены данные метеостанций, расположенных отсюда к северу (Богородское, Николаевск-на-Амуре) и южнее (Хабаровск, Комсомольск-на-Амуре), по двум показателям: температура воздуха; абсолютная влажность воздуха (рис. 2, табл. 1). Поскольку региональными метеостанциями (Улан-Удэ, Давша – восточное побережье оз. Байкал [Ананин, Ананина, 2002]) регистрируются непрерывные изменения по этим параметрам, нами была изначально принята гипотеза, что они являются значимыми для появления здесь неморальных видов *Diurna* или увеличения их численности.

Судя по усреднённым за год показателям абсолютной влажности для видов *Apatura ilia*, *A. metis* малопригодны территории с показателем ниже 5 г/м³: Богородское (5.0); Николаевск-на-Амуре (4.9). Эти виды обычны при показателях выше 5.5 г/м³, например, в Комсомольске-на-Амуре (5.6). По температурной шкале для этих видов пригодны территории со среднегодовыми показателями около и выше 0 °С, как в Хабаровске (+2.4) и Комсомольске-на-Амуре (–0.1). Условия теплообеспечения в районе с. Богородское (–1.5) и в г. Николаевске-на-Амуре (–1.8) менее благоприятны. Существенно, что низкие зимние температуры не являются решающими для существования здесь этих видов, поскольку в необитаемых ими Богородском (среднеянварская –23.5) и Николаевске-на-Амуре (–21.9) эти показатели незначительно мягче против температур в таких их местообитаниях, как Комсомольск-на-Амуре (–23.7) (рис. 3). Возможно, что в преимагинальной стадии эти виды менее восприимчивы к низким зимним температурам.

Определение устойчивых изменений в Западном Забайкалье. Динамика показателей температуры и влажности в центральной части Забайкалья положительна. Так к началу нового века среднегодовая температура здесь достигла

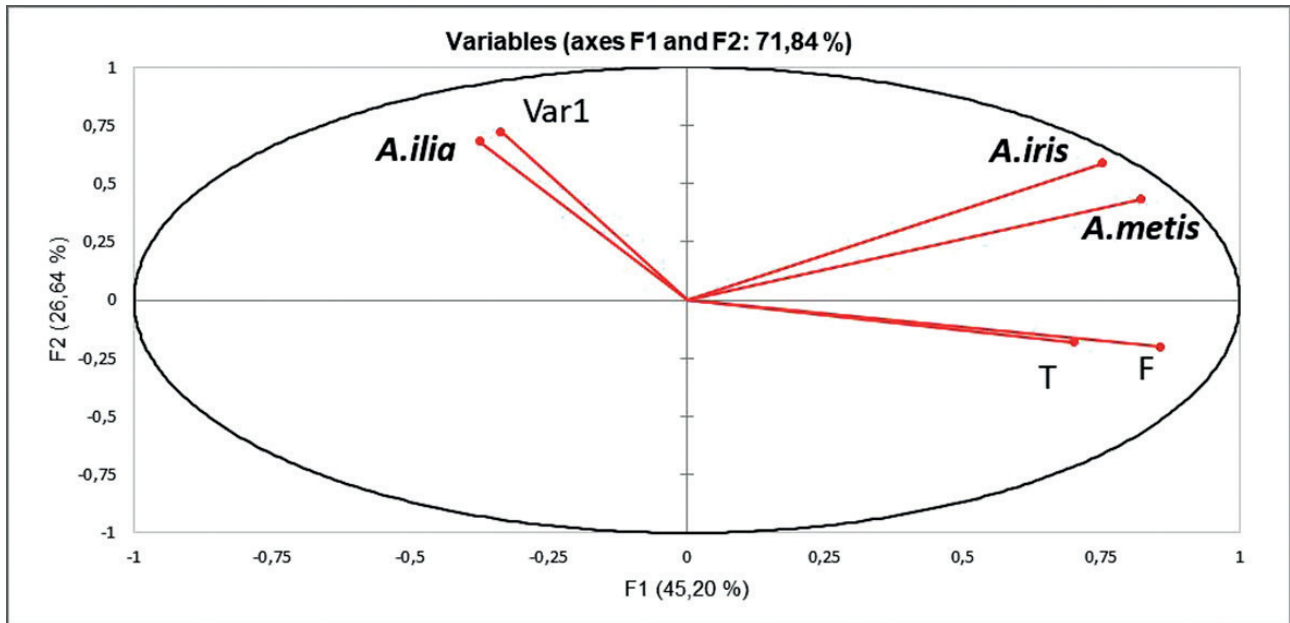


Рис. 5. Распределение данных о плотности *Apatura* и среднегодовых погодных показателей (температуры и влажности периода, предшествовавшего вылету бабочек) в пространстве главных компонент F1 и F2 (PCA). Т – температура; F – абсолютная влажность.

положительного значения. Влажность воздуха стала заметно выше с 1980-х гг., к началу 2000-х она приблизилась к показателям северной части Нижнего Приамурья – Комсомольска-на-Амуре (4.9) (табл. 1, рис. 3, 4). Тогда же в разных точках Западного Забайкалья стали отмечаться переливницы (рис. 1).

Статистический анализ. Методом главных компонент (PCA) выявлена связь между изменением численности видов *Apatura* и среднегодовыми показателями тепла и влажности в регионе (табл. 2, рис. 5, 6).

Первая компонента F1 показала высокую связь видов *Apatura iris*, *A. metis* с абсолютной

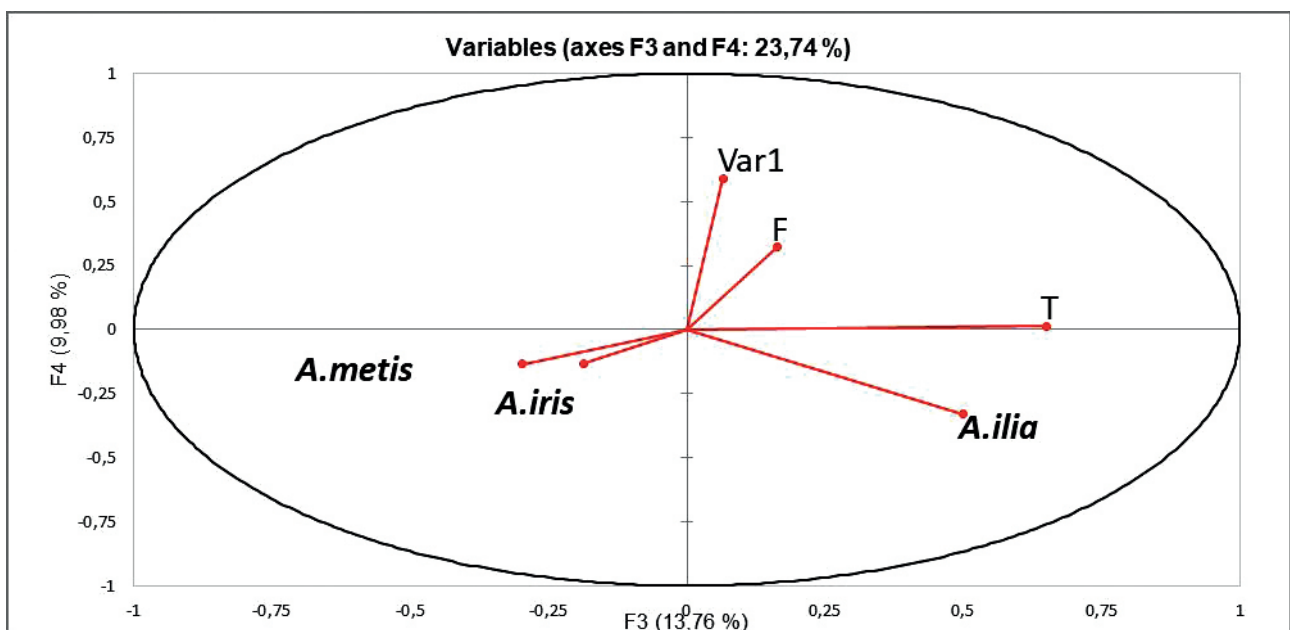


Рис. 6. Распределение данных о плотности *Apatura* и среднегодовых погодных показателей (температуры и влажности периода, предшествовавшего вылету бабочек) в пространстве главных компонент F3 и F4 (PCA). Т – температура; F – абсолютная влажность.

влажностью воздуха ($F=0.9$) и температурой ($T=0.7$); третья компонента F_3 связала *A. ilia* с температурой ($T=0.7$) при меньшей её зависимости от абсолютной влажности ($F=0.2$).

Выводы

Таким образом, проникновению видов рода *Apatura* на запад Забайкалья способствовала положительная годовая динамика температуры. Для видов *Apatura iris* и *A. metis* также значимым оказался рост абсолютной влажности воздуха. Для нормального существования этих видов среднегодовые параметры температуры и влажности должны составлять соответственно около $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и 4.5 г/м^3 (и выше). Территория Нижнего Приамурья, расположенная выше линии Киселёвка – Кизи (Богородское, Николаевск-на-Амуре), для этих видов мало пригодна: при подходящих условиях влажности воздуха (около 5 г/м^3) показатели среднегодовой температуры здесь довольно низкие (ниже $-0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ – в настоящее время). Возможно, бабочки *A. iris*, отмеченные здесь, как и в районе пос. Багдарин, должно относить к мигрантам (рис. 2). Следует также отметить рост в Нижнем Приамурье средних значений тепла и влажности в последнее время, что в дальнейшем может привести к смещению северной границы неморальной фауны *Lepidoptera* (табл. 1).

Благодарности

Авторы выражают свою признательность С.В. Зайцевой – сотруднику лаборатории микробиологии ИОЭБ СО РАН (г. Улан-Удэ) за ценные консультации и помощь в освоении метода главных компонент (Principal Component Analysis, PCA).

Финансирование работы

Исследования проведены при поддержке фонда РФФИ 2008–2010 гг. (проект № 08-04-98023-р_сибирь_a) и частично на средства проекта фундаментальных исследований СО РАН 2013–2016 гг. (VI.51.1.2) «Реакции животного мира Байкальского региона на глобальные изменения климата» (Регистрационный номер: АААА-А17-117011810035-6; ФАНО 0337-2016-0002).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Ананин А.А., Ананина Т.Л. Многолетняя динамика климатических параметров // В сб.: Мониторинг природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья. Труды Государственного природного биосферного заповедника «Баргузинский». Улан-Удэ: Изд-во Бурятского Гос. ун-та, 2002. Вып. 8. С. 9–27.
- География России. 2008 (Электронный ресурс) // (<https://geographyofrussia.com>). Проверено 19.02.2019.
- Главная геофизическая обсерватория имени А.И. Воейкова. 2009–2019 (Электронный ресурс) // (<http://www.voeikovmgo.ru>). Проверено 19.02.2019.
- Гордеев С.Ю. Распределение дневных бабочек (*Lepidoptera*, *Diurna*) в Верхнеамурском Среднегорье // В сб.: Ученые записки Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н.Г. Чернышевского. Чита, 2011. № 1. С. 56–61.
- Гордеев С.Ю. Переливница илия *Apatura ilia* // В кн.: Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 86.
- Гордеев С.Ю. Находки неморальных видов нимфалид (*Lepidoptera*, *Diurna*) в юго-западной части Забайкальского края // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. № 6. С. 563–565.
- Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В. К проблеме изучения видов дневных бабочек рода *Apatura* Fabricius, 1807 (*Lepidoptera*, *Diurna*, *Nymphalidae*) на территории Бурятия в связи с представлениями о перемене климата // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Мат-лы III Всерос. науч. конф. (г. Улан-Удэ, 21–23 июня 2016 г.): электронный вариант. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. С. 111–113. ISBN 978-5-7925-0432-5
- Дубатолов В.В. Переливница большая *Apatura iris* (Linnaeus, 1758) // Красная Книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Животные. Чита: Поиск, 2000. С. 170.
- Дубатолов В.В. Чешуекрылые Нижнего Приамурья: рубежи смены фаун // Сибирский экологический журнал. 2013. Вып. 3. С. 373–381. [Dubatolov V.V. *Lepidoptera* of the Lower Amur Region: barriers of fauna change // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6. No. 3. P. 292–299].

- Дубатолов В.В., Мутин В.А., Новомодный Е.В., Долгих А.М. Пределы распространения дневных чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea) суббореального и южных представителей температурного комплекса в Нижнем Приамурье // Амурский зоологический журнал. 2010. Т. 2, вып. 3. С. 253–275.
- Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н., Синёв С.Ю., Аникин В.В., Барбарич А.А., Барма А.Ю., Барышникова С.В., Беляев Е.А., Василенко С.В., Ковтунович В.Н., Лантухова И.А., Львовский А.Л., Пономаренко М.Г., Свиридов А.В., Устюжанин П.Я. Чешуекрылые Зейского заповедника. / Под ред. В.В. Дубатолова. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2014 [2015]. 304 с.
- Климатический справочник СССР по восточной части Бурятской АССР, Читинской области и западной части Амурской области. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. 1. Температура воздуха / Забайкальское террит. упр. по гидрометеорологии. Вып. 23. Л.: Гидрометеиздат, 1958. 290 с.
- Князев С.А., Костерин О.Э. Новые находки неморальных видов дневных чешуекрылых (*Apatura iris* (L., 1758), *Maniolia jurtina* (L., 1758)) в Западной Сибири и их возможное зоогеографическое значение // Евразийский энтомологический журнал. 2003. Т. 2, вып. 3. С. 193–194.
- Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Урала, Сибири и Дальнего Востока: Определитель и аннотации. Новосибирск, 2000. 217 с.
- Костерин О.Э., Князев С.А., Потейко А.А., Пономарёв К.Б., Кошелева Т.Ф., Теплоухов В.Ю. Новые находки дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) в Омской и Томской областях // Евразийский энтомологический журнал. 2007. Т. 6, вып. 4. С. 473–482.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Ч. 1–6 / Забайкальское террит. упр. по гидрометеорологии. Вып. 23: Бурятская АССР, Читинская область. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 550 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Ч. 1–6 / Дальневосточное террит. упр. по гидрометеорологии. Вып. 25: Хабаровский край и Амурская область. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 558 с.
- Погода в 243 странах мира. 2004–2019 (Электронный ресурс) // (<http://www.rp5.ru>). Проверено 19.02.2019.
- Свиридов А.В. Фауна булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Зейского государственного заповедника и окрестностей // В сб.: Эколого-фаунистические исследования: Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ, 1981. С.46–84.
- Чиколовец В.В. К изучению видового состава булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Восточного Забайкалья // Чешуекрылые Забайкалья: Труды заповедника «Даурский». Вып. 2. Киев: Ин-т зоологии НАН Украины, 1994. С. 73–78.
- Bayartogtokh B., Enkhbayar T. A New Record of Butterfly Species, *Apatura metis* Freyer, 1829 (Lepidoptera: Nymphalidae) in Mongolia // Mongolian Journal of Biological Sciences. 2009. Vol. 7 (1–2). P. 3–6.
- Climate-energy. 2007–2019 (Электронный ресурс) // (<https://climate-energy.ru/>). Проверено 19.02.2019.
- Yakovlev R.V., Kostyunin A.E. Range expansion of *Apatura iris* (Linnaeus, 1758) in Siberia (Lepidoptera: Nymphalidae) // SHILAP Revista de Lepidopterologia. 2015. Vol. 43. No. 170. P. 305–308.

REASONS OF THE *APATURA* FABRICIUS, 1807 SPECIES (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) PENETRATION INTO THE WESTERN PART OF TRANSBAIKALIA

© 2019 Gordeev S.Yu.*, Gordeeva T.V.**

Institute of General and Experimental Biology of the SB of the RAS,
Ulan-Ude, 670047, Russia;
e-mail: *gordeevs07@mail.ru, **tagor71@mail.ru

The analysis of distribution of nemoral diurnal butterflies of the genus *Apatura* (Lepidoptera, Nymphalidae) and the weather characteristics of Transbaikalia has revealed the connections clarifying the reasons of the butterfly penetration deep into Siberia in recent decades. For all species of *Apatura* the temperature factor is the one determining their normal living, and for the species *Apatura iris* and *A. metis* the air humidity is also important.

Key words: butterflies, nemoral species, range, climate, temperature, humidity.

МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЛАБОРАТОРНЫХ И ПОЛЕВЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Далькэ И.В.^{а, *}, Чадин И.Ф.^а, Малышев Р.В.^а, Захожий И.Г.^а,
Тишин Д.В.^{б, **}, Харевский А.А.^а, Солод Е.Г.^а, Шайкина М.Н.^{с, ***},
Попова М.Ю.^а, Полюдченков И.П.^а, Тагунова И.И.^а, Лязев П.А.^а,
Беляева А.В.^а

^а Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
Сыктывкар, 167982, Россия

^б Казанский (Приволжский) федеральный университет,
Казань, 420097, Россия

^с Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, г. Москва, 127276, Россия
e-mail: *dalke@ib.komisc.ru; **dtishin80@gmail.com; ***mshajk@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.08.2019. После доработки 01.11.2019. Принята к публикации 16.11.2019.

Представлены результаты оценки устойчивости растений борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) к воздействию отрицательных температур в лабораторных и полевых условиях. Гибель проростков и взрослых растений в диапазоне температуры $-6 \dots -12$ °C указывает на слабую морозоустойчивость вида. Снежный покров обеспечивает стабильную температуру почвы (не ниже -3 °C) на глубине залегания почек возобновления и сохранение меристематического потенциала в ценопопуляциях гигантского борщевика. Сдвиг температуры замерзания меристем растений от минус 12 °C (осенью) до $-5 \dots -7$ °C (весной) вероятно обусловлен отсутствием глубокого покоя и изменением содержания криопротекторов в них. Семена также снижают свою морозостойкость после стратификации в течение перезимовки и увеличения содержания воды в тканях.

Полевые исследования были выполнены с участием добровольцев в рамках проекта «Мороз», организованного с использованием принципов «гражданской» науки («citizen science») в границах инвазионного ареала вида на территории Европейской части России. Показано, что уничтожение борщевика Сосновского после уборки снежного покрова и промерзания растений полностью зависит от погодных условий. Промораживание как метод ликвидации зарослей борщевика Сосновского можно рекомендовать только для территорий, характеризующихся среднепогодными минимальными температурами в январе-феврале не выше -25 °C, и он может быть востребован на территориях, где использование химических способов борьбы с растениями ограничено или запрещено.

Ключевые слова: борщевик Сосновского, инвазия, морозоустойчивость, зимостойкость, гражданская наука, уничтожение зарослей.

Введение

Конкурентные свойства борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в сочетании с его окультуриванием привели к формированию обширного инвазионного ареала этого вида, который на территории России охватывает несколько природных зон от лесостепи на юге до лесотундры на севере [Сацыперова, 1984; Виноградова и др., 2010;

Pergl et al., 2016; Озерова и др., 2017; Chadin et al., 2017; Озерова, Кривошеина, 2018; Эбель и др., 2018; Vinogradova et al., 2018].

До настоящего времени эффективных и экологически безопасных методов контроля численности борщевика Сосновского не разработано [Caffrey, Madsen, 2001; Nielsen et al., 2005; Ecology and management..., 2007; Резник и др., 2008; Кривошеина, 2011; Якимович и

др., 2013; Dalke et al., 2015]. Анализ мероприятий по картографированию и ликвидации нежелательных зарослей борщевика показал, что в последнее время в России всё чаще используют химические методы борьбы [Далькэ и др., 2018]. Однако применение пестицидов и агрохимикатов в черте населённых пунктов ограничено, гербициды не могут быть использованы в водоохраных зонах и на особо охраняемых природных территориях [Гигиенические требования..., 2016].

Поддержание численности ценопопуляций и расселение борщевика Сосновского обеспечивают многочисленные почки возобновления на стеблекорне растений и ежегодно пополняемый почвенный банк семян [Dalke et al., 2015; Gudžinskas, Žalneravičius, 2018]. Известно, что почки возобновления борщевика Сосновского, борщевика Лемана, борщевика понтийского погибают после выхода из состояния покоя в бесснежный период [Александрова, 1971] или после жёстких условий предзимья [Хантимер, 1974]. На этом основана возможность ликвидации их зарослей (снижение меристематического потенциала) путём изменения теплового режима почвы после уборки снежного покрова. Успешный эксперимент по уничтожению растений борщевика Сосновского этим способом [Чадин и др., 2018] оставил открытыми вопросы: при какой температуре вымерзают гигантские борщевика, как изменяется температура в почве после очистки снежного покрова в зарослях борщевика, в какой период уборка снега будет наиболее эффективна, на территории каких регионов (климатических зон) этот метод может быть применён.

В связи с этим в задачи настоящей работы входило: определение температур, вызывающих гибель растений борщевика Сосновского; определение динамики температурного режима почвы при уборке снежного покрова в зимний и весенний период; определение географических районов, на территории которых возможно применение уборки снежного покрова в качестве меры борьбы с данным инвазионным видом.

Методика

Морозоустойчивость растений определяли с использованием классических методов в полевых (учёт числа перезимовавших особей на единицу площади) и лабораторных условиях [Туманов, 1979].

Лабораторные исследования проводили на базе Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар). Полевые работы выполняли с привлечением добровольцев в рамках проекта «Мороз» [Проект «Мороз», 2019], организованного на основе концепции «гражданской науки» (англ. citizen science) [Silvertown, 2009].

Проростки были получены из семян с 30 растений, собранных осенью 2018 г. в моновидовых зарослях борщевика в окрестностях г. Сыктывкар (координаты участка 61.645961° с. ш., 50.730800° в. д). Семена стратифицировали при температуре +5 °С во влажной среде, период с 7 февраля по 27 мая 2019 г. К началу эксперимента семена дозрели, сформировались проростки с корешками длиной 3–4 см и начали отрастать семядольные листья. Взрослые растения (старше одного года) выкапывали в конце мая 2019 г. на трансекте в моновидовых зарослях борщевика, отбирая все растения подряд. Во время сбора у взрослых растений была сформирована первая генерация листьев (1–3 шт.), высота зарослей составляла около 50 см.

Проростки борщевика Сосновского (100–120 штук) раскладывали на фильтровальной бумаге в чашках Петри и делили на контроль и опыт по 50–60 проростков в каждой группе. Взрослые растения (60–70 шт.) отмывали от почвы и обрезали у них надземную часть побега с листьями. Оставшиеся стеблекорни случайным образом делили на две равные группы (контроль и опыт). Для оценки воздействия каждого из изученных температурных диапазонов использовали отдельные опытные группы растений (50–60 проростков и 30–35 взрослых растений).

Проростки помещали в холодильник «КШ-240» (Россия), взрослые растения – в холодильник «Gram HF-462» (Дания). Для установки и поддержания необходимой температуры использовали термореле, изготовленное на основе

8-канального микропроцессорного таймера, твердотельного реле KSA215AC8 («Cosmo», Китай) и термостата BM8036 («Мастер Кит», Россия). Режим работы реле устанавливали в диапазоне температуры, например, от -4 до -5 °C. В заданном диапазоне температуры растения промораживали в течение 4 часов. Для регистрации температуры в чашки Петри и среди корневищ растений размещали автономные регистраторы температуры TP-1 (DS1921G-F50) с частотой записи данных от 1 до 5 мин («Инженерные технологии», Россия). В конце опыта данные с нескольких регистраторов усредняли, оценивали медианное и минимальное значение температуры, наблюдаемое в процессе экспозиции растений. В эксперименте добивались, чтобы медианное значение температуры в процессе промораживания отличалось от минимального не более чем на 2 °C.

После промораживания растения помещали в благоприятные для роста условия, обеспечивая наличие влаги, освещение около 200 мкмоль/м²с ФАР, температуру 20 °C, и в течение 3–5 дней наблюдали за их ростом. У пророст-

ков отмечали состояние семядольных листьев и корешка. У взрослых растений наблюдали за ростом побега и почек возобновления. Подсчитывали количество выживших растений.

Температуру кристаллизации воды в апикальной части побегов и семядольных листьях проростков определяли на дифференциальном сканирующем калориметре DSC-60 (Shimadzu, Япония). Апикальные части почек и проростков массой 30–70 мг помещали в алюминиевый контейнер объёмом 90 мм³. Образцы промораживали со скоростью 1 °C / мин в диапазоне температуры от 0 до -20 °C. После окончания измерения образцы высушивали при 105 °C до постоянного веса.

С помощью программного обеспечения для DSC-60 «TA 60 Version 1.33» определяли начало фазового перехода вода – лёд. По площади экзотермического пика с использованием коэффициента удельной теплоты кристаллизации воды (330 Дж/кг) рассчитывали количество воды, претерпевшей фазовый переход. Долю замёрзшей воды ($P_{\text{frozenH}_2\text{O}}$, %) определяли по формуле:

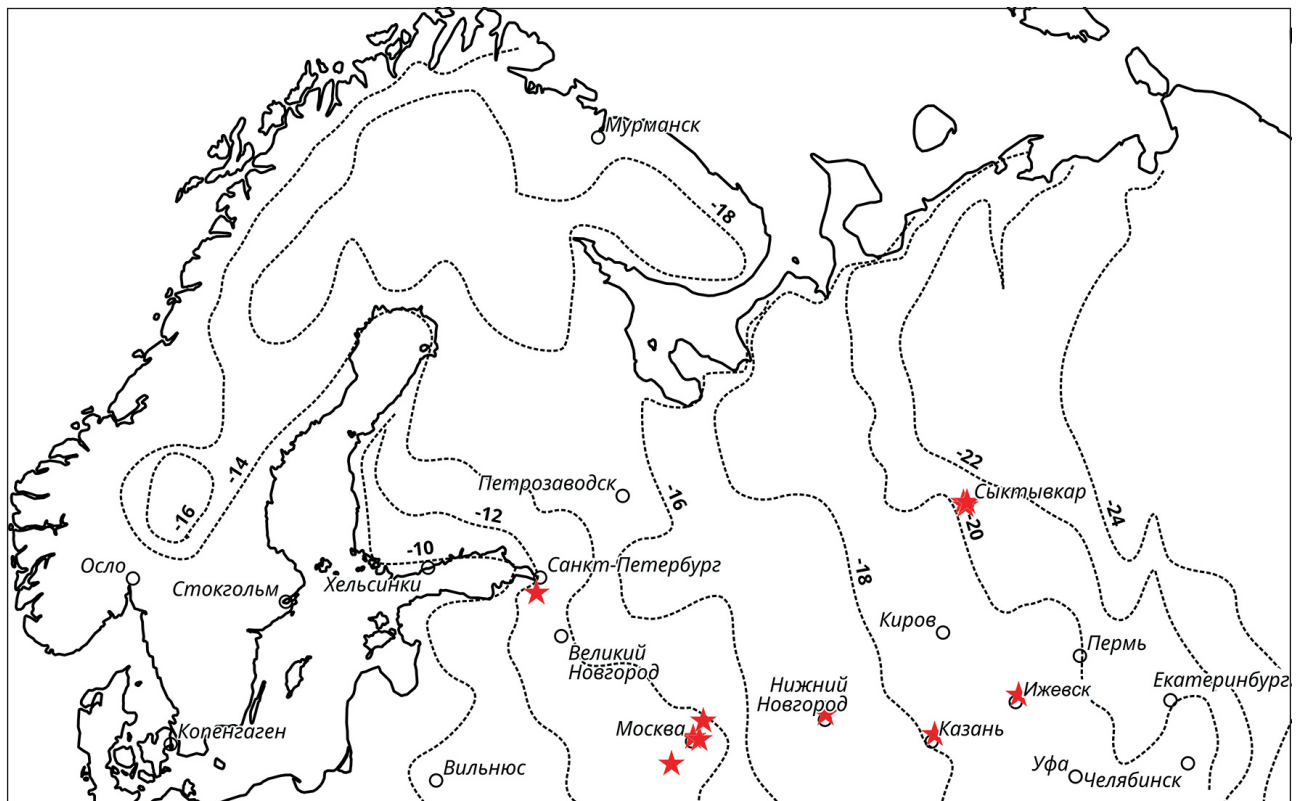


Рис. 1. Среднеголетняя минимальная температура воздуха в январе за период с 1970 по 2000 г. (пунктирные линии) [по данным Fick, Hijmans, 2017] в районах выполнения работ (помечены звёздочками).

$$P_{frozenH_2O} = \left(\frac{V_{H_2O} - V_{frozenH_2O}}{V_{H_2O}} \right) 100 \quad (1)$$

где, V_{H_2O} – количество воды, содержащейся в апексе, мг; $V_{frozenH_2O}$ – количество замёрзшей воды, определённой на DSC-60, мг.

Содержание воды в растительных образцах (WC, %) определяли по формуле:

$$WC = \left(\frac{FW - DW}{FW} \right) 100 \quad (2)$$

где, FW – масса свежего образца, мг; DW – масса высушенного образца, мг.

Полевые работы по оценке морозоустойчивости борщевика Сосновского выполняли с сентября 2018 г. по май 2019 г. в границах географических координат от 55 до 61° с. ш. и от 30 до 49° в. д. (рис. 1). Было выбрано 14 участков с типичными зарослями борщевика Сосновского на территории Ярославской, Московской, Калужской, Ленинградской, Нижегородской областей, Удмуртской Республики, Республики Коми и Республики Татарстан, в г. Москве и г. Санкт-Петербурге.

В каждом регионе на выбранном участке закладывали контрольные и опытные площадки рекомендованного размера 4×4 м. Учётные площадки располагались в границах однородных ценопопуляций борщевика Сосновского, поэтому считали, что плотность растений в контроле и опыте в начале эксперимента была равная. На опытных учётных площадках снег убирали до поверхности земли. На контрольных участках воздействия на снежный покров не оказывали. Уборку снежного покрова проводили ручным и/или механизированным способом. В условиях Республики Коми, Удмуртской Республики, Подмоскovie было заложено по несколько контрольных и опытных площадок. В остальных регионах участники проекта заложили по одному контрольному и опытному участку. Процесс выполнения работы описан в индивидуальных дневниках участников проекта [Проект «Мороз», 2018-2019].

В апреле-мае 2019 г. были собраны данные о состоянии и количестве растений борщевика Сосновского на 8 участках из 5 регионов с использованием единой методики. Число про-

ростков и всходов определяли в серии из 5–12 выборочных измерений на двух диагоналях учётного участка с помощью рамки площадью от 0.025 до 0.04 м². Количество растений пересчитывали на 1 м² участка. Взрослые растения старше одного года подсчитывали на всём участке сплошным способом. Количество растений, выживших на опытных участках, выражали в процентах от контроля (100%).

Температуру почвы на глубине залегания почек возобновления борщевика Сосновского (15 см) измеряли на участках в г. Сыктывкар и г. Казань. Измерения проводили непрерывно, с момента закладки полевых опытов до их окончания каждые 4 часа с помощью автономных регистраторов температуры TP-1.

Для характеристики высоты снежного покрова и температуры воздуха использовали данные гидрометеорологических станций, наиболее близко расположенных к контрольным и опытным участкам. Сведения были получены из открытых архивов Национального центра экологической информации США [Архив Национального..., 2018, 2019], сайта «Расписание Погоды» [2004–2019], Автоматизированной информационной системы обработки режимной информации [Автоматизированная..., 2019].

Для статистической обработки результатов использовали среднее значение, стандартное отклонение, медиану. Сравнение результатов, полученных в контроле и опыте, проводили с помощью непараметрического теста Краскала – Уоллиса. Статистические расчёты выполняли в MS Excel и среде R [R Core Team, 2017]. После знака «±» приведено стандартное отклонение. Набор данных, полученный в результате проведения лабораторных и полевых экспериментов по промораживанию борщевика Сосновского, доступен в репозитории Zenodo [2019].

Результаты

Эксперименты показали, что экспозиция при отрицательных температурах в течение 4 часов повлияла на жизнеспособность проростков и взрослых растений борщевика Сосновского. В

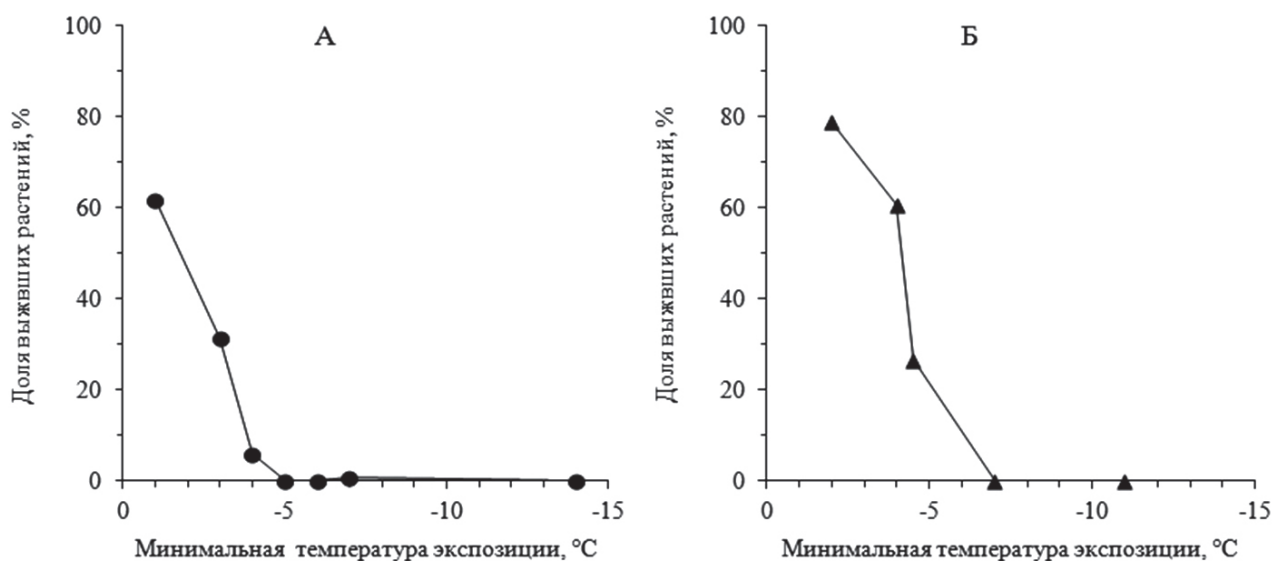


Рис. 2. Выживание проростков (А) и взрослых (Б) растений борщевика Сосновского после промораживания в течение 4 часов при различных температурах. Воздействие каждой температуры изучали, подсчитывая количество выживших растений в группах по 50–60 особей для проростков и 30–35 особей для взрослых растений.

результате промораживания при температуре $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ погибло до 40% проростков. Половина растений гибла при температуре $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$. При температуре $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже погибали все проростки (рис. 2 А).

От 30 до 60% взрослых растений сохранили жизнеспособность почек возобновления после воздействия температуры от -4 до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 2 Б). После 4 часов экспозиции при температуре $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже погибли все взрослые особи борщевика. Через сутки после промораживания у погибших растений в отличие от контроля отсутствовали видимые признаки роста побега, черешка листа и почек возобновления. На продольном срезе стеблекорня и побега ткани мёртвых растений темнели и разрушались.

До процедуры промораживания оводнёность проростков составляла в среднем 73%, а у почек возобновления взрослых растений 86%. Данные дифференциальной сканирующей калориметрии свидетельствуют, что фазовый переход вода – лёд у проростков и почек возобновления растений наступает при близких значениях температур: у проростков при $-6.2 \pm 0.4\text{ }^{\circ}\text{C}$, у почек возобновления при $-6.2 \pm 1.6\text{ }^{\circ}\text{C}$. При данной температуре в тканях растений замерзло 87% свободной воды, что приводило к летальному исходу.

Районы проведения полевых исследований существенно различались между собой по минимальной температуре самого холодного месяца – января. Изменение температурного режима по регионам (потепление) заметнее в долготном направлении с востока на запад (рис. 1). Среднегодовое наблюдение за 30 лет наблюдений показывают, что в наиболее тёплом регионе Московской обл. минимальная температура в январе опускается до $-13\text{ }^{\circ}\text{C}$, а в самом холодном – Республике Коми до $-29\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Предварительный анализ временных серий среднесуточных температур воздуха с ноября по март показал, что самый холодный период в местах выполнения полевых экспериментов наступает во второй половине января [Про борщевик..., 2019]. Поэтому очистку снега в январе проводили с учётом краткосрочного местного прогноза погоды. В результате перед предполагаемым понижением температуры воздуха снежный покров на опытных участках был убран полностью. На разных участках снег убрали от одного раза (Республика Коми) в середине января 2019 г. до восьми раз (Республика Татарстан) с ноября 2018 г. по март 2019 г. (таблица 1).

В период ожидаемых заморозков и уборки снега (январь-февраль) средняя температура

Таблица 1. Температура воздуха, высота снежного покрова и выживаемость растений борщевика Сосновского в местах полевых наблюдений

Регион наблюдений	Участок	Индекс метеостанции	Количество уборок снега	Температура воздуха за период 01.01.2019 – 28.02.2019, °С		Высота снежного покрова, см		Плотность проростков, экз./м ²		Плотность взрослых растений, экз./м ²		Доля выживших растений, % от контроля	
				средняя	минимальная	01.01.2019	28.02.2019	контроль	опыт	контроль	опыт	проростки	взрослые
Республика Коми	1	23804	2	-11.6	-31.0	35	71	346	72	49	9	21	18
Республика Коми	2	23804	1	-11.6	-31.0	35	71	453	213	19	11	47	58
Республика Коми	3	23804	2	-11.6	-31.0	35	71	175	5	14	7	3	50
Удмуртская Республика	1	28411	3	-10.6	-27.0	22	60	133	0	13	3	0	23
Республика Татарстан	1	27595	8	-9.4	-25.0	33	64	799	236	3	1	30	33
Нижегородская обл.	1	27459	2	-6.8	-19.9	37	61	–	–	2	2	–	100
г. Москва, Московская обл.	1	27612	1	-4.1	-19.8	24	26	605	120	14	9	20	64
г. Москва, Московская обл.	2	27612	2	-4.1	-19.8	24	26	3469	1592	10	12	46	120

Примечание: показатели температуры воздуха и высоты снежного покрова приведены по данным сервиса [Архив Национального..., 2019]; контроль – участки без уборки снежного покрова, опыт – участки, где проводили уборку снежного покрова; прочерк обозначает, что подсчёт растений не проводили.

воздуха в областях, расположенных в центре европейской части России (Московская обл., Нижегородская обл.), составила около $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, а минимальная температура не опускалась ниже $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (табл. 1). В остальных регионах на востоке (Республика Татарстан) и северо-востоке европейской части России (Удмуртская Республика, Республика Коми) было заметно холоднее, средняя температура воздуха в январе-феврале 2019 г. достигла $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, а минимальная температура была в диапазоне от -25 до $-31\text{ }^{\circ}\text{C}$. Во всех регионах высота снежного покрова в начале января составляла в среднем 30 см, а в конце февраля возросла в два раза, за исключением Московской области.

Полевые наблюдения весной (апрель-май 2019 г.) показали, что растения борщевика в

опыте, где проводили очистку снега, заметно отставали в скорости роста и формировании листовой поверхности по сравнению с контролем (растения зимовали под нетронутым снежным покровом). После промораживания выжившие генеративные растения борщевика начинали цветение на одну неделю позже, чем в контроле (наблюдения в Республике Коми и Республике Татарстан).

Учёт количества растений показал, что после уборки снежного покрова и наступивших заморозков во всех регионах выжило в среднем около 24% проростков и 58% взрослых растений (табл. 1). До 95% взрослых растений борщевика выжило в регионах с более тёплой зимой (г. Москва, Московская и Нижегородская области). В более суровых климатических

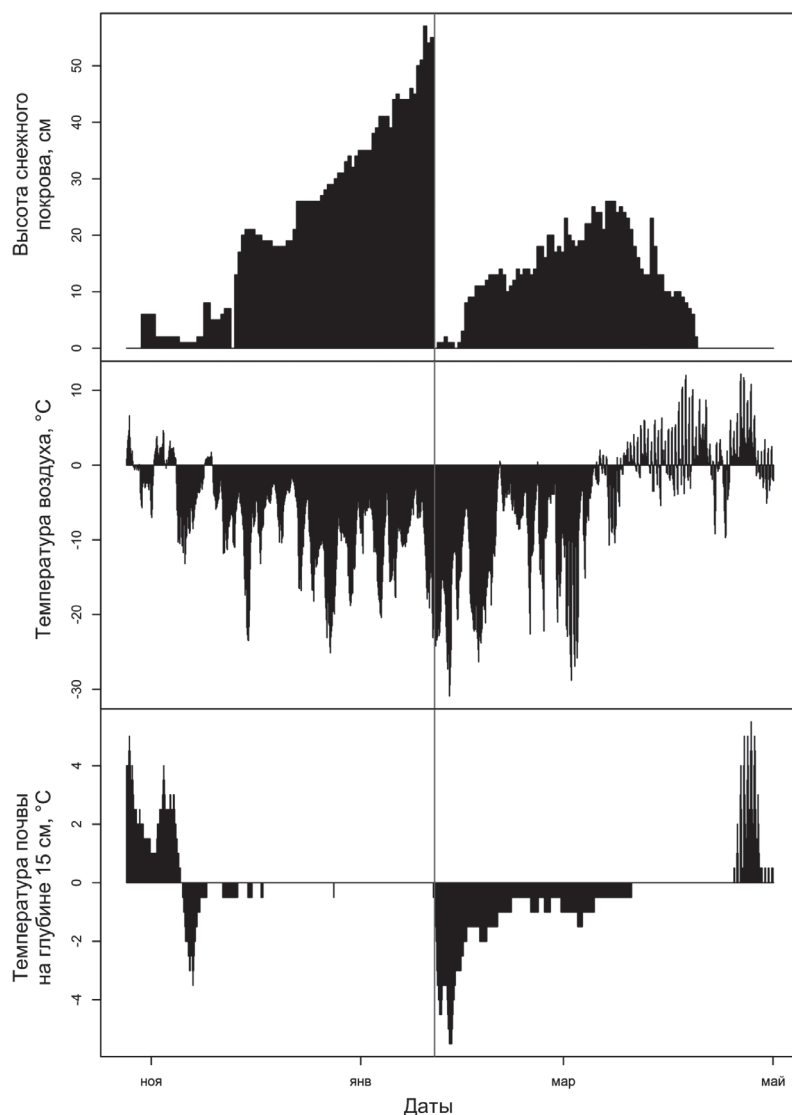


Рис. 3. Высота снежного покрова, температура воздуха и почвы на глубине 15 см на опытном участке до и после уборки снежного покрова, дата уборки снега отмечена красной линией (г. Сыктывкар, Республика Коми).

условиях погибло до 100% проростков и 77% взрослых растений (Удмуртская Республика). В июне 2019 г. на большинстве опытных участков растения сформировали сплошной полог с листовым индексом более единицы.

Изучение термического режима почвы выявило, что при наличии устойчивого снежного покрова высотой более 10 см температура в почве на глубине 15 см остаётся стабильной (до $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$) в отдельных случаях опускаясь до $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). В Республике Коми после однократной уборки снега в конце января, в условиях снижения температуры воздуха до $-31\text{ }^{\circ}\text{C}$ в почве на глубине 15 см температура опустилась до $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). В начале февраля

2019 г. с выпадением осадков высота снежного покрова на опытном участке превысила 10 см. В это время на глубине залегания почек возобновления борщевика Сосновского установилась температура около $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и удерживалась вплоть до схода снега в начале апреля (рис. 3).

После многократной очистки снега зимой (8 раз) на опытном участке в окрестностях г. Казани высота снежного покрова не превышала 10 см. Исключение составила вторая половина декабря 2018 г., когда толщина снега кратковременно достигла 25 см (рис. 4). Во второй декаде января 2019 г. после пятой уборки снега почва на глубине 15 см промёрзла до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Последующие заморозки (температура

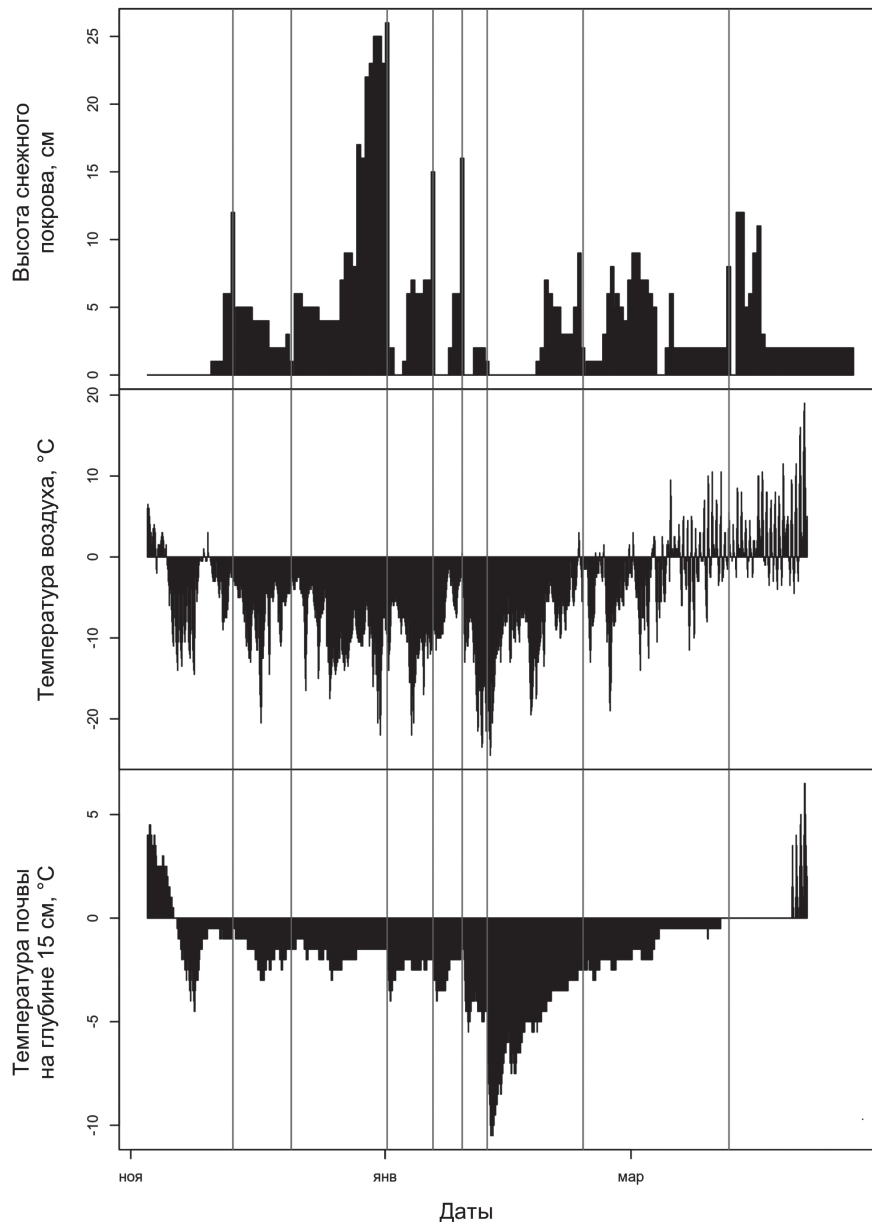


Рис. 4. Высота снежного покрова, температура воздуха и почвы на глубине 15 см на опытном участке до и после уборки снежного покрова, даты уборки снега отмечены красными линиями (г. Казань, Республика Татарстан).

воздуха до -25 °C 26 января 2019 г.) привели к резкому снижению температуры в почве до -10.5 °C (рис. 4). Однако последующее увеличение температуры воздуха и высоты снежного покрова привели к повышению температуры в почве опытного участка. В середине февраля температура в почве на глубине залегания почек опытных растений борщевика Сосновского уже не опускалась ниже -3 °C , вплоть до весеннего схода снега.

Слабая морозостойкость растений борщевика Сосновского по данным лабораторных

экспериментов была подтверждена результатами полевых наблюдений. Уборка снежного покрова при понижении температуры воздуха до -20 °C и ниже позволяет проморозить и ликвидировать растения борщевика. Для этого в естественных условиях все стеблекорни должны быть проморожены до -7 °C , а проростки – до температуры не менее -5 °C .

В 2019 г. в окрестностях г. Сыктывкара после однократной уборки снега в самый холодный период (январь) наблюдали лишь кратковременное снижение температуры в почве до $-4...$

Таблица 2. Результаты воздействия отрицательных температур в период покоя на количество растений борщевика Сосновского в окрестностях г. Сыктывкара

Группа растений в разные годы учёта	Плотность растений (медиана), экз./м ²		p*
	Контроль	Опыт	
Проростки (растения первого года): 12.05.2018 г.** 18–19.05.2019 г.	107 453	0 213	<0.0001 <0.0001
Взрослые растения (растения старше одного года): 12.05.2018 г.** 18–19.05.2019 г.	9 19	2 11	0.0210 0.0002

Примечание: * – значение p-value по результатам теста Краскела – Уоллиса; ** – данные Чадина с соавторами [2018] для зимнего периода 2017–2018 гг.

–6 °С. В результате опыта погибла только часть проростков и взрослых растений, а заросли борщевика восстановились в ходе вегетации.

Впервые полную ликвидацию растений борщевика удалось реализовать в Республике Коми в условиях крайне холодного марта 2018 г. [Чадин и др., 2018]. В этот период температура воздуха опускалась ниже –20 °С не менее семи раз, и температура почвы на глубине залегания почек возобновления борщевика Сосновского могла стать ниже –10 °С, так как опытные площадки непрерывно поддерживались в бесснежном состоянии с начала марта до схода снега. В ходе выполнения проекта в 2019 г. это предположение получило подтверждение в варианте с многократной уборкой снега (Республика Татарстан). Систематическая очистка участка в течение всего зимнего периода (8 раз) и последующее понижение температуры воздуха до –20 °С привели к снижению температуры в почве до критических значений –10.5 °С. Однако последующее потепление и выпадение осадков снова повысили температуру в почве. После трёхкратной уборки снега и понижения температуры воздуха в конце января до –29 °С на опытном участке в Удмуртии были ликвидированы все проростки и 77% взрослых растений борщевика (табл. 1).

Влияние погодных условий на гибель растений борщевика Сосновского, вызванную промораживанием почвы, можно оценить при сравнении опытов, проведённых в окрестностях г. Сыктывкара в 2018 и 2019 гг. (табл.

2). После уборки снега в 2018 г. количество проростков этого вида снизилось до нуля, а взрослых растений в пять раз. Весной 2019 г. число растений на опытных участках снизилось только в два раза. При этом в 2019 г. на каждом квадратном метре зарослей сохранилось около 200 шт. проростков и 11 взрослых особей.

В г. Сыктывкаре средняя температура воздуха в приземном слое в январе и феврале 2018 и 2019 гг. (–10... –12 °С) была на 2–7 °С выше среднемноголетних значений (базовый период 1961–1990 гг.). Минимальные температуры воздуха достигали –31 °С (табл. 3). Март 2018 г. был очень холодным, средняя температура воздуха опустилась ниже среднемноголетних значений на 5 °С. Напротив, начало весны 2019 г. было значительно теплее, и среднемесячная температура воздуха в марте превысила среднемноголетние значения в два раза. Сумма отрицательных температур с января по март 2018 г. составила –980 °С, а в 2019 г. –813 °С.

Зимы 2017–2018 и 2018–2019 гг. на территории России характеризуют как тёплые с температурными аномалиями (отклонения от средней температуры базового периода 1961–1990 гг.) +2.5 и +2.1 °С, соответственно [Изменения климата..., 2018б; Изменения климата..., 2019]. Однако 2018 и 2019 гг. существенно различались по погоде в начале весны. В марте 2018 г. на европейской части России сложились очень холодные условия.

Таблица 3. Погодные условия в окрестностях г. Сыктывкара в 2018 г. (числитель) и 2019 г. (знаменатель)

Показатель	Январь	Февраль	Март
Среднемноголетняя температура воздуха за базовый период 1961–1990 гг.*	–17	–14	–6
Средняя температура воздуха, °С	$\frac{-10}{-12}$	$\frac{-12}{-10}$	$\frac{-11}{-3}$
Минимальная температура воздуха	$\frac{-25}{-31}$	$\frac{-30}{-27}$	$\frac{-29}{-29}$
Сумма отрицательных температур, °С	$\frac{-301}{-390}$	$\frac{-345}{-296}$	$\frac{-335}{-125}$
Средняя высота снежного покрова, см	$\frac{39}{48}$	$\frac{69}{68}$	$\frac{80}{74}$

Примечание: показатели рассчитаны по данным [Архив Национального центра..., 2018, 2019] для метеостанции г. Сыктывкар (индекс ВМО 23804); * – по данным [Автоматизированная информационная..., 2019].

Осреднённая по России аномалия температуры составила -0.49 °С, а в Республике Коми отклонения от нормы достигли -6 °С [Изменения климата..., 2018a]. В результате после уборки снежного покрова в марте 2018 г. и последующей серии температур воздуха до -29 °С растения борщевика Сосновского вымерзли практически полностью.

По данным Гидрометцентра России [2019], весна 2019 года получила 4-й ранг среди самых высоких значений температуры за историю метеонаблюдений. Почти на всей территории Российской Федерации средняя сезонная температура воздуха превысила норму на 2 °С и более. В результате положительных аномалий температуры воздуха (недостаточной суммы отрицательных температур) температура в почве достигла критических значений в среднем лишь для половины растений в ценопопуляции борщевика Сосновского. Весной 2019 г. выжившие проростки и взрослые особи восстановили 100% проективное покрытие растений на опытных участках.

Обсуждение результатов

Морозоустойчивость – способность растений выживать при температурах ниже 0 °С без существенных повреждений. Морозоустойчивость определяется генотипом, скоростью снижения температуры, условиями, предшествовавшими наступлению морозов и влия-

ющими на характер льдообразования. Развитию морозостойкости растения способствует целый комплекс биохимических изменений, формируемый в результате прохождения ими процесса закалки [Туманов, 1979; Климов, 2001; Трунова, 2007]. Основным критерием для оценки морозоустойчивости является подсчёт количества выживших растений после действия гипотермии. Оценки «низкая» и «высокая» морозоустойчивость носят условный характер. Плодовые и ягодные культуры, почки которых повреждаются при температурах от -1 до -7 °С, относят к культурам с низкой морозоустойчивостью [Соловьёва, 1988; Князев и др., 2006; Красова и др., 2009; Ожерельева, 2018]. Однако к растениям с низкой морозоустойчивостью относят и сорта озимой пшеницы, погибающие при -19 °С [Иванисов, ИONOва, 2016].

По данным дифференциальной сканирующей калориметрии, вода в семенах и почках борщевика Сосновского, отобранных в осенний период, замерзала при -12 °С [Malyshev, 2018] и растения погибали. Проростки, собранные под снегом в марте, замерзли уже при $-7... -8$ °С [Malyshev, 2019]. Прямые измерения выживаемости взрослых растений в начале вегетации показали, что их 100%-я гибель происходит при температуре -7 °С. Полная гибель проростков наступает при -5 °С. Результаты дифференциальной сканирующей калориметрии подтверждают, что

весной льдообразование в тканях проростков и почек борщевика Сосновского происходило при температуре $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$.

По сравнению с измерениями морозоустойчивости у других видов растений в течение всего года [Van Huystee et al., 1967; Senser, Beck, 1977; Алаудинова и др., 2007; Малышев, Атоян, 2018] сдвиг температуры замерзания почек борщевика Сосновского от $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ был небольшой.

Снижение морозоустойчивости в процессе перезимовки можно объяснить изменениями в составе и содержании углеводов, выполняющих роль криопротекторов, стимулирующих процессы роста, развития и адаптации зимующих почек, и корневищ растений [Kaurin et al., 1981; Маслова и др., 2007; Живетьев и др., 2011; Поморцев и др., 2013]. Сходное с борщевиком Сосновского изменение морозоустойчивости в разные периоды вегетации было продемонстрировано для почек и корневищ морозники [Kaurin et al., 1981].

Весной летальная для проростков и почек борщевика Сосновского температура сопоставима с температурами возвратных весенних заморозков от -1 до $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$. Плодовые и ягодные культуры, почки которых повреждаются при данных температурах, относят к культурам с низкой морозоустойчивостью [Соловьева, 1988; Князев и др., 2006; Красова и др., 2009; Ожерельева, 2018]. Слабая морозоустойчивость борщевика обусловлена отсутствием глубокого покоя у его почек возобновления и высоким содержанием воды в них ($5\text{--}7\text{ мг H}_2\text{O/мг}$ сухой массы) [Александрова, 1971; Dalke et al., 2018; Malyshev, 2018, 2019], что было показано также на растениях лука-порея, которые погибали при промерзании почвы до $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Палкин и др., 2017]. Снижение содержания воды в почках древесных и кустарничковых растений до $1\text{ мг H}_2\text{O/мг}$ сухой массы обеспечивает их устойчивость к температурам до $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Алаудинова, 2007; Малышев, Атоян, 2018].

По нашим данным, снежный покров способствует стабильной, до $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$, температуре на глубине залегания почек возобновления гигантского борщевика, что полностью предот-

вращает их вымерзание [Александрова, 1971] и обуславливает высокую зимостойкость вида [Сацыперова, 1984]. Под снегом погружённые в почву на $10\text{--}15\text{ см}$ терминальные и пазушные почки борщевика Сосновского, несмотря на выявленную слабую морозоустойчивость, хорошо защищены от криостресса, а в период вегетации и от механических воздействий [Dalke et al., 2015; Klima, Synowiec, 2016].

Морозоустойчивость семян борщевика связана с очень низким содержанием воды: в среднем $0.5\text{ мг H}_2\text{O/мг}$ сухой массы [Malyshev, 2018]. После зимней стратификации, которая завершается ещё до схода снежного покрова, количество воды в семенах борщевика возрастает на порядок. Уборка снежного покрова в сочетании с понижением температуры воздуха в этот период может обеспечить ликвидацию значительной части фонда семян. Зимостойкость вида обусловлена снежным покровом, который обеспечивает стабильные температурные условия для перезимовки растений и сохранение меристематического потенциала ценопопуляций.

Районы проведённых полевых исследований существенно отличались между собой по температурным условиям в течение зимнего периода. Согласно величине среднесезонной минимальной температуры января [Fick et al., 2017], потенциальная возможность использовать промораживание борщевика Сосновского после уборки снежного покрова убывает в ряду: Республика Коми > Удмуртская Республика > Республика Татарстан > Нижегородская обл. > г. Москва и Московская обл.

Несмотря на то, что воздействие отрицательных температур на жизнеспособность растений борщевика Сосновского было подтверждено в лабораторном и полевом эксперименте, достичь аналогичных результатов в производственных условиях на значительных по площади территориях сложно. Основным препятствием является полная зависимость результата работы от погодных условий. При этом за последние 40 лет на территории Северного полушария отмечают общее потепление в весенний и зимний периоды. Линейный тренд средней по России температуры воздуха за

период 1976–2018 гг. составил для зимы +0.39 °C/10 лет, весны +0.61 °C/10 лет [Изменения климата..., 2018а, 2018б]. Губительные для зимующих под снегом растений суровые бесснежные зимы, были отмечены на территории России в период 1939–1979 гг., а с конца 1980-х гг. преобладают положительные экстремумы [Круглов, 2005]. В новейшее время лишь весна 2018 г. характеризовалась отрицательными экстремумами холода, которые позволили ликвидировать нежелательные заросли гигантского борщевика после уборки снежного покрова [Чадин и др., 2018].

Таким образом, результаты оценки устойчивости растений борщевика Сосновского к воздействию отрицательных температур в лабораторных и полевых условиях указывают на слабую морозоустойчивость вида. Все проростки борщевика погибают при температуре –5 °C, а взрослые растения при температуре –7 °C и ниже. Опираясь на результаты экспериментов, мы можем рекомендовать промораживание как метод ликвидации зарослей борщевика Сосновского только для территорий, характеризующихся среднесезонными минимальными температурами в январе-феврале не выше –25 °C. В таких регионах описанный метод может быть востребован на территориях, где использование химических способов борьбы с растениями ограничено или запрещено.

Благодарности

Мы искренне благодарим за помощь в проведении работы старшего преподавателя кафедры экологии Удмуртского государственного университета Дмитрия Александровича Адаховского, а также Олега Сергеевича Федосеева (с. Глебовское, Ярославская область), Алину Александровну Муратову и Аллу Юрову (г. Санкт-Петербург) за регистрацию и поддержку проекта «Мороз». Выражаем благодарность всем, кто распространил информацию о проекте, и нашим глубокоуважаемым оппонентам за конструктивную критику.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках проекта УрО РАН «Фототрофные организмы как ком-

понент живой природы и индикатор климатических изменений» (2018–2020 гг. № 18-4-4-20) и НИР «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (2017–2019 гг., ГР 0414-2016-0001).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Автоматизированная информационная система обработки режимной информации (АИСОРИ). 2019 (Электронный ресурс) // (<http://aisori.meteo.ru/ClimateR>). Проверено 11.07.2019.
- Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и её распределение в клетках // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 4–5. С. 487–491.
- Александрова М.И. Некоторые виды борщевика в среднетаёжной зоне Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киров. 1971. 26 с.
- Архив Национального центра экологической информации США. 2018 (Электронный ресурс) // (<ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/gsoad/2018>). Проверено 11.07.2019.
- Архив Национального центра экологической информации США. 2019 (Электронный ресурс) // (<ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/gsoad/2019>). Проверено 11.07.2019.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Изд-во ГЕОС, 2010. С. 512.
- Гигиенические требования к безопасности процессов испытаний, хранения, перевозки, реализации, применения, обезвреживания и утилизации пестицидов и агрохимикатов: СанПиН 1.2.2584-10. (Электронный документ) // (<http://docs.cntd.ru/document/902204851>). Проверено 11.07.2019.
- Гидрометцентр России (Электронный ресурс) // (<https://meteoinfo.ru/novosti/16117-vesna-2019-v-rossii-bylo-ochen-teploj>). Проверено 11.07.2019.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации //

- Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 44–61.
- Живетьев М.А., Граскова И.А., Поморцев А.В., Войников В.К. Содержание воды и сахаров в листьях лекарственных растений в течение вегетации // Журнал стресс-физиологии и биохимии. 2011. Т. 7 № 4. С. 69–79.
- Иванисов М.М., Ионова Е.В. Морозостойкость сортов и линий озимой мягкой пшеницы // Международный научно-исследовательский журнал. 2016. № 9. (51). Ч. 3. С. 110–113.
- Изменения климата 2018 весна: март – май. Обзор состояния и тенденций изменения климата России, Москва 2018а. (Электронный документ) // (http://climatechange.igce.ru/index.php?option=com_docman&task=doc_download&gid=242&Itemid=75&lang=ru). Проверено 11.07.2019.
- Изменения климата 2018 зима: декабрь 2017 – февраль 2018. Обзор состояния и тенденций изменения климата России, Москва 2018б. (Электронный документ) // (http://climatechange.igce.ru/index.php?option=com_docman&task=doc_download&gid=226&Itemid=75&lang=ru). Проверено 11.07.2019.
- Изменения климата 2019 зима: декабрь 2018 – февраль 2019. Обзор состояния и тенденций изменения климата России, Москва 2019. (Электронный документ) // (http://climatechange.igce.ru/index.php?option=com_docman&task=doc_download&gid=248&Itemid=75&lang=ru). Проверено 11.07.2019.
- Климов С.В. Пути адаптации растений к низким температурам // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. С. 3–22.
- Князев С.Д., Голяева О.Д., Николаев А.В., Панфилова А.А. Особенности зимних повреждений смородины // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. тр. / ВСТИСП. М., 2006. Т.16. С. 131–134.
- Красова Н.Г., Ожерельева З.Е., Галашева А.М. Устойчивость цветков яблони к весенним заморозкам // Вестник Орловского государственного аграрного университета. 2009. № 6 (21). С. 50–53.
- Кривошеина М.Г. Насекомые – вредители борщевика Сосновского в Московском регионе и перспективы их использования в биологической борьбе // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 44–51.
- Круглов Н.М. Прямое промораживание как метод оценки морозостойкости плодовых растений // Состояние и перспективы селекции и сорторазведения плодовых культур: Материалы междунар. научно-метод. конф. (12–15 июля 2005 г.). Орел, 2005. С. 359–363.
- Малышев Р.В., Атоян М.С. Оводнённость и температура фазового перехода вода – лёд в почках древесных растений // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 2 (204). С. 2–7. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.2\(204\).1](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.2(204).1)
- Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Куренкова С.В., Плюснина С.Н. Сезонная динамика анатомо-морфологической структуры и содержания фитогормонов и сахаров в подземных побегах *Phalaroides arundinacea* // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 3. С. 1–7.
- Ожерельева З.Е. Ускоренная оценка устойчивости земляники садовой к весенним заморозкам // Современные научные исследования и разработки 2018. Т. 3. № 4 (21). С. 303–305.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H.mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 78–87.
- Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.
- Палкин Ю.Ф., Мокшонова И.М., Раченко М.А. Морозостойкость лука-порея в Восточной Сибири // Вестник российской сельскохозяйственной науки. 2017. № 4. С. 23–24.
- Поморцев А.В., Грабельных О.И., Дорофеев Н.В., Пешкова А.А., Войников В.К. Связь морозостойкости озимых зерновых с интенсивностью дыхания и содержанием водорастворимых углеводов в течение осенне-весеннего периода // Журнал стресс-физиологии и биохимии. 2013. Т. 9. № 4. С. 115–121.
- Про борщевик. 2019 (Электронный документ) // (<http://proborshevik.ru/archives/4193>). Проверено 11.07.2019.
- Проект «Мороз». 2018–2019 (Электронный документ) // (<http://proborshevik.ru/moroz-2018-2019-prodolzhaetsya>). Проверено 11.07.2019.
- Проект «Мороз». 2019 (Электронный документ). // (<http://proborshevik.ru/moroz-2019-2020-gg>). Проверено 11.07.2019.
- Расписание погоды. 2004–2019 (Электронный документ) // (<https://tp5.ru>). Проверено 11.07.2019.
- Резник С.Я., Долговская М.Ю., Зайцев В.Ф., Давидьян Г.Э., Нентвиг В. О возможности использования слоника *Nastus fausti* Reitter (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae, Nastini) для биологического контроля инвазивных видов борщевиков (*Heracleum spp*) // Энтомологическое обозрение. 2008. Т. 87 № 3. С. 489–502.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л. Наука, 1984. 223 с.
- Соловьёва М.А. Атлас повреждений плодовых и ягодных культур морозами. Киев, 1988. 48 с.
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.
- Хантимер И.С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л., 1974. 221 с.
- Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В. Оценка морозостойкости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) после удаления снежного по-

- крова в ранневесенний период // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 4. С. 105–116.
- Эбель А.Л., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Черногривов П.Н., Эбель Т.В. Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae) в Сибири // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. С. 1065–1070.
- Якимович Е.А., Ясюченя О.А., Ивашкевич А.А. Методические рекомендации по применению гербицидов для борьбы с борщевиком Сосновского. 3-е изд., доп. / РУП «Институт защиты растений». Минск, 2013. 92 с.
- Caffrey J.M., Madsen J.D. The management of giant hogweed in an Irish river catchment // Journal of Aquatic Plant Management. 2001. Vol. 39. P. 28–33.
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. et al. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. Vol. 77. P. 71–80. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.77.11186>
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. № 11. P. e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
- Dalke I., Malyshev R., Maslova S. Growth of *Heracleum sosnowskyi* Manden. plant in indoor conditions after end of vegetation period [Data set] (Электронный документ) // Zenodo. 2018 // (<https://doi.org/10.5281/zenodo.1244757>). Проверено 11.07.2019.
- Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum Mantegazzianum*) / Eds. P Pysek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. 2007. CABI Publishing Wallingford, United Kingdom. 352 p.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas: New climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37. No. 12. P. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gudžinskas Z., Žalneravičius E. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania. // Annales Botanici Fennici. 2018. Vol. 55. P. 309–320. <https://doi.org/10.5735/085.055.0412>
- Kaurin A., Junttila O., Hanson J. Seasonal changes in frost hardiness in cloudberry (*Rubus chamaemorus*) in relation to carbohydrate content with special reference to sucrose // Physiologia Plantarum. 1981. Vol. 52. No. 2. P. 310–314. doi:10.1111/j.1399-3054.1981.tb08512.x
- Klima K., Synowiec A. Field emergence and the long-term efficacy of control of *Heracleum sosnowskyi* plants of different ages in southern Poland // Weed Research. 2016. Vol. 56. No. 2. P. 377–385. <https://doi.org/10.1111/wre.12214>
- Malyshev R.V. Freezing point of water, water content and proportion of freezing water in *Heracleum sosnowskyi* plants [Data set] (Электронный документ) // Zenodo. 2018 // (<http://doi.org/10.5281/zenodo.1475913>). Проверено 11.07.2019.
- Malyshev R.V. Freezing point of water, water content and proportion of freezing water in *Heracleum sosnowskyi* seedlings with radicles [Data set] (Электронный документ) // Zenodo. 2019 // (<http://doi.org/10.5281/zenodo.2636095>). Проверено 11.07.2019.
- Nielsen C., Ravn H.P., Nentwig W., Wade M. The giant hogweed best practice manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe. Forest & Landscape Denmark, Hoersholm. 2005. 44 p.
- Pergl J., Sádlo J., Petrušek A., Laštůvka Z., Musil J., Perglová I., Šanda R., Šefrová H., Šíma J., Vohralík V., Pyšek P. Black, Grey and Watch Lists of alien species in the Czech Republic based on environmental impacts and management strategy // NeoBiota. 2016. Vol. 28: P. 1–37. <https://doi.org/10.3897/neobiota.28.4824>
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Core Team. – Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2017 (Электронный документ) // (<https://www.R-project.org>). Проверено 11.07.2019.
- Senser M., Beck E. On the mechanisms of frost injury and frost hardening of spruce chloroplasts // Planta. 1977. Vol. 137. No. 3. P. 195–201. <https://doi.org/10.1007/BF00388150>
- Silvertown J. A new dawn for citizen science // Trends in Ecology & Evolution. 2009. Vol. 24. No. 9. P. 467–471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.017>
- Van Huystee R.B., Weiser C. J., Li P.H. Cold acclimation in *Cornus stolonifera* under natural and controlled photoperiod and temperature // Botanical Gazette. 1967. Vol. 128. No. 3–4. P. 200–205. <https://www.jstor.org/stable/2472925>
- Vinogradova Y., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // Biological Invasions. 2018. Vol.20. No. 8. P. 1931–1943. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1686-3>
- Zenodo (Электронный документ) // (<http://doi.org/10.5281/zenodo.3368583>). Проверено 11.07.2019.

***HERACLEUM SOSNOWSKYI* FROST-RESISTANCE IN LABORATORY AND FIELD EXPERIMENTS**

**Dalke I.V.^{a,*}, Chadin I.F.^a, Malyshev R.V.^a, Zakhozhiy I.G.^a,
Tishin D.V.^{b,**}, Kharevsky A.A.^a, Solod E.G.^a, Shaikina M.N.^{c,***},
Popova M.Y.^a, Polyudchenkov I.P.^a, Tagunova I.I.^a, Lyazev P.A.^a,
Belyaeva A.V.^a**

^aInstitute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar,
167982, Russia

^bKazan (Volga Region) Federal University, Kazan, 420097, Russia

^cN.V. Tsytsyn Main Botanical Garden of the RAS, Moscow, 127276, Russia

e-mail: *dalke@ib.komisc.ru; **dtishin80@gmail.com; ***mshajk@yandex.ru

Results of *Heracleum sosnowsky* frost resistance evaluation in laboratory and field experiments are presented. Plants of these species have low freezing tolerance and die in temperature range minus 6–12 °C. Snow cover provides stable soil temperature (not lower than minus 3 °C) and is the only factor that ensures the survival of *H. sosnowsky* plants in the regions with cold winter. The *H. sosnowsky* frost tolerance is higher in autumn (up to minus 12 °C) and became lower at spring (minus 5–7 °C). These results can be explained by absence of deep dormancy in *H. sosnowskyi* meristem tissues and gradual change of carbohydrate content in them during the cold period. The seeds have high freezing tolerance after their formation but lost it after stratification. The field experiments were carried out by participants of citizen science project “Moroz”. It was shown that probability of *H. sosnowskyi* plant eradication by snow removal depends completely on weather conditions. This method can be used only in the territories where the use of herbicides is prohibited and only in the regions with minimal temperature in January – February not higher than minus 25 °C.

Key words: *Heracleum sosnowskyi*, invasion management, frost resistance, winter hardiness, citizen science.

О НАХОДКЕ ЛИЧИНОК КРЕВЕТКИ *PALAEMON MACRODACTYLUS* RATHBUN, 1902. (DECAPODA, PALAEMONIDAE) В КЕРЧЕНСКОМ ПРОЛИВЕ

© 2019 Евченко О.В.*, Заремба Н.Б.**, Ребик С.Т.***

Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Керчь 298300, Россия
e-mail: *olev200707@mail.ru, **natalia1052@in.box.ru, ***rebikst@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2019. После доработки 12.11.2019. Принята к публикации 20.11.2019.

В последние десятилетия в связи с интенсификацией инвазий морских гидробионтов в Чёрное море назревает необходимость их мониторинга с целью прогноза последствий для местных видов и экосистем. Как правило, большая часть видов-вселенцев регистрируется в районе реципиенте в результате находок взрослых особей. Однако находки личиночных стадий могут косвенно указывать на наличие формирующейся популяции. Расселение восточной креветки *Palaemon macrodactylus* M. J. Rathbun, 1902 из Юго-Восточной Азии в новые регионы по всему миру хорошо известны. В Чёрном море вид впервые зарегистрирован в прибрежных водах западной части в 2002 г. и 2009 г. (Румыния, Болгария). Мы сообщаем о первых находках личинок этого вида, зоэи I и III стадий, в пробах планктона северо-восточной части Чёрного моря (Керченский пролив, недалеко от порта г. Керчь) в четырёх сборах за период с 2017 по 2019 г. Принимая во внимание гидродинамику вод исследуемой акватории и время развития личиночных стадий этого вида, с высокой степенью вероятности предполагается, что эти личинки происходят из местной популяции креветок.

Ключевые слова: *Palaemon macrodactylus*, чужеродный вид, Чёрное море, Керченский пролив.

Введение

Во второй половине XX – начале XXI столетия проблема проникновения чужеродных (инвазивных) видов в морские водные экосистемы (регионы-реципиенты) приобрела крупномасштабный характер по всему земному шару и стала одной из основных угроз для видовой разнообразия. Во многих случаях чужеродные виды существенно преобразуют структуру биоценозов, и их появление имеет глобальные экологические, экономические, а иногда и социальные последствия [Convention..., 2013]. Способы и направления инвазии чужеродных видов часто называются «векторами» и условно подразделены на естественные и антропогенные, из которых последние имеют первостепенное значение [Galil, 2009]. Однако значительная часть инвазий не связана с деятельностью человека. Организмы, будучи тем или иным образом занесены в регион-реципиент и натурализовавшись там, в случае

благоприятных условий для образования самоподдерживающихся (самовоспроизводящихся) популяций, способны к самостоятельной колонизации без всяких поддерживающих усилий со стороны человека.

К водоёмам, весьма восприимчивым к натурализации в нём чужеродных видов, можно отнести Азово-Черноморский бассейн. Так, в акватории Чёрного моря за одно десятилетие общее число вселенцев возросло в пять раз (включая пресноводные формы) и достигло 156 видов, в Азовском море – 46 [Шиганова, 2009].

Для успешного прогнозирования новых инвазий и разработки превентивных мер важно установить первое проникновение чужеродного вида и время образования самовоспроизводящейся популяции (натурализации).

Восточная креветка *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 происходит из прибрежных вод северо-западной части Тихого океана, где она

встречается у берегов Японии, Кореи, южной части российского Приморья, северного Китая и Тайваня [Rathbun, 1902; Кобякова, 1936, 1967; Kubo, 1942; Марин, 2013].

Первая находка этого вида за пределами нативного ареала датируется 1950-ми гг., когда восточная креветка была найдена в заливе Сан-Франциско, Калифорния [Newman, 1963]. В настоящее время этот вид считается хорошо обосновавшимся вдоль западного побережья Северной Америки, от залива Уиллапа (штат Вашингтон) до бухты Южная Калифорния, где она называется «восточной креветкой» [Ruiz et al., 2000]. Второе вторжение было задокументировано в 1970-е гг. в прибрежных водах Юго-Восточной Австралии (Ньюкасл), где креветка стала постоянным обитателем [Buckworth, 1979; Holthuis, 1980; Pollard, Hutchings, 1990; Bruce, Coombes, 1997; Walker, Poore, 2003].

В 2004 г. вид *P. macrodactylus* был впервые идентифицирован в Великобритании в устьях рек Стор и Оруэлл [Ashelby et al., 2004], хотя повторное рассмотрение архивных образцов позволило зафиксировать его появление в р. Темза до 1992 г. [Worsfold, Ashelby, 2006].

В континентальной Европе вид отмечен в водах Испании [Cuesta et al., 2004], Нидерландов [d'Udekem d'Acoz et al., 2005; Tulp, 2006], Бельгии [d'Udekem d'Acoz et al., 2005; De Vlauwe, 2006], Франции [Beguer et al., 2007], Германии [González-Ortegón et al., 2007] и Португалии [Chicharo et al., 2009]. В это же время вид был обнаружен в Юго-Западной Атлантике – гавань Мар-дель-Плата [Spivak et al., 2006]. В 2005 и 2010 гг. – у берегов Майорки (Балеарские острова) и в Средиземном море [Torres et al., 2012; Cuesta et al., 2004].

В 2002 и 2009 гг. восточная креветка была найдена в западной части Чёрного моря у берегов Румынии и Болгарии [Misu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010], а в 2018 г. – в северо-восточной части Чёрного моря (Керченский пролив) [Тимофеев и др., 2019].

К настоящему времени многие аспекты биологии восточной креветки хорошо изучены: параметры роста, соотношение полов, морфологические параметры, репродуктив-

ный цикл [Omori, Chida, 1988 a, b, c; Siegfried, 1980], прикрепление яиц [Fisher, Clark, 1983], бактерии, связанные с нерестом [Fisher, 1983a], заражение молоди грибом [Fisher, 1983b], морфологические аномалии [Beguer et al., 2008], хищничество и рационы [Sitts, Knight, 1979; Siegfried, 1982], распределение в эстуариях в связи с факторами окружающей среды [Ogawa et al., 1983; González-Ortegón, Cuesta, 2006], осморегуляция [Born, 1968; González-Ortegón, Cuesta, 2006].

Как показали лабораторные исследования, особи этого вида могли выживать в очень суровых условиях: в широком диапазоне колебаний температуры и солёности, при низкой концентрации кислорода и ограниченном питании.

Восточная креветка проявляет хорошие осморегуляторные способности и переносит диапазон солёности от 3 до 35‰ [Born, 1968, González-Ortegón, Cuesta, 2006]. Этот вид обычно ассоциируется с солоноватыми водами, хотя чисто морские популяции были найдены в Аргентине [Spivak et al., 2006]. Наибольшую плотность образует в верхней части лиманов, при солёности, равной 10‰ или ниже [Ogawa et al., 1983; González-Ortegón, Cuesta, 2006]. Вид избегает высоких температур. В устье р. Жиронда во Франции было отмечено, что обилие восточных креветок уменьшалось по мере повышения температуры с 8 до 23 °C [Béguer et al., 2011]. В Великобритании одиночные особи *P. macrodactylus* были обнаружены при температуре воды 4.7 °C [Ashelby et al., 2004].

Высокая приспособляемость восточной креветки к экстремальным условиям внешней среды обеспечивает виду успешное вселение в новые районы Мирового океана [Newman 1963; González-Ortegón et al., 2007].

Личинки *P. macrodactylus* легко идентифицируются по наличию спинного крючка на третьем сегменте абдомена, которого нет ни у одной другой палаемонидной личинки [González-Ortegón, Cuesta, 2006]. Полное личиночное развитие складывается из 5–7 стадий зоза и стадии постличинки. В лабораторных условиях восточная креветка развивается в течение 15–20 дней (6–7 личиночных стадий) [Little, 1969]. Личинки являются планктон-

ными и очень многочисленны в течение лета [Siegfried, 1980; Raykov et al., 2010].

В настоящей статье сообщается о первых находках личинок восточной креветки *P. macrodactylus* в северо-восточной части Чёрного моря (Керченский пролив, недалеко от порта г. Керчь).

Материал и методика

Пробы зоопланктона отбирались в Керченском проливе еженедельно в течение 2017–2019 гг. сетью Джеди (диаметр входного отверстия 25 см, ячейка сита 86 мкм) в слое 0–2.5 м. Координаты точки сбора: 45° 20' 57.3" с. ш., 36° 28' 30.288" в. д. (рис.1).

Одновременно измерялась температура, определялась солёность воды и направление ветра. Всего отобрано и исследовано 140 проб зоопланктона.

Изучение проб зоопланктона производилось в лабораторных условиях с использованием бинокля МБС-9. Обнаруженные личинки креветок идентифицировались по определите-

лю креветок семейства Palaemonidae [Аносов, 2016], после чего были зафиксированы 4%-м формалином для хранения.

Результаты

Первая личинка креветки была обнаружена 2 июня 2017 г. В месте поимки солёность воды была 15.4‰, температура – 21.2 °С. Ветер западного направления. Второй экземпляр выловлен 22 июня этого же года при солёности 15.9‰ и температуре 23.1 °С. Ветер северо-восточный. 18 октября 2018 г. была отловлена третья личинка при температуре воды 15.7 °С и солёности 15.0‰, ветер северо-восточного направления. 12 сентября 2019 г. выловлена четвёртая личинка при температуре воды 20.6 °С и солёности 15.0‰, ветер северо-восточный. Все образцы пойманы на глубине 1.5–2.0 м. В точке поимки дно выложено бетонными плитами, заросшими макрофитами (цистозира, кладофора, полисифония).

Первая личинка III стадии (зоэа III), выловленная 2 июня 2017 г., была идентифицирована

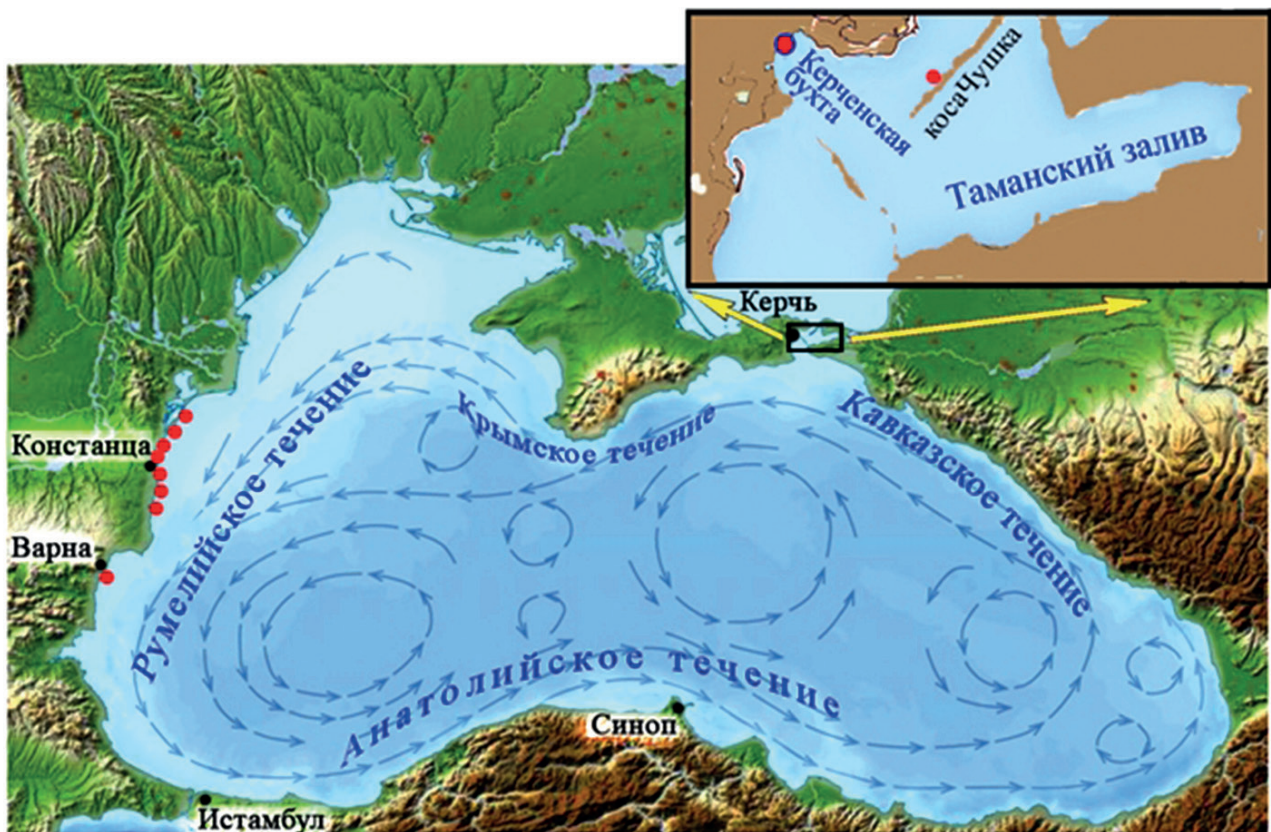


Рис. 1. Распространение креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 в Чёрном море и наши находки личинок в Керченском проливе Азовского моря (красные точки – места находок креветки).

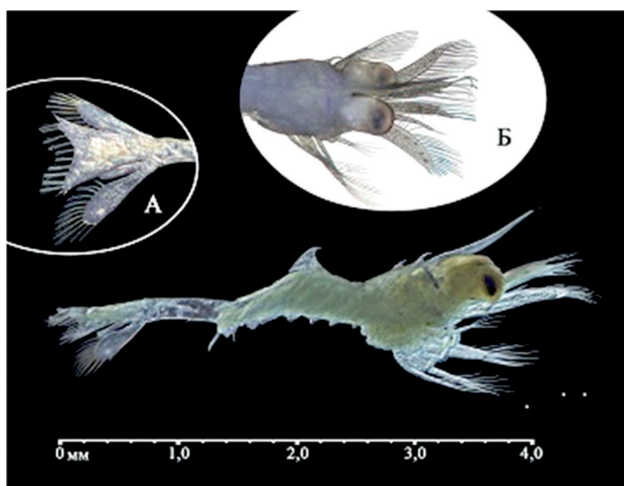


Рис. 2. Личинка креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 на III стадии развития (А – тельсон и уроподы, Б – цефалоторакс) – экземпляр из коллекции Отдела «Керченский» Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО». Фото С.Т. Ребика.

по следующим признакам: на карапаксе один дорсальный шип и пара супраорбитальных шипов, третий абдоминальный сегмент несёт большой дорсальный шип, пятый абдоминальный сегмент несёт пару латеральных шипов, направленных назад (рис. 2). У неё ещё не развились плеоподы, тельсон и уроподы разделены, последние состоят из уро-эндоподов и опушённых уро-экзоподов. Тельсон несёт медиальные шипы – 14 больших и 2 маленьких. Стебельчатые глаза подвижные, большие, не прикрыты цефалотораксом. Измеренная длина составила 3.8 мм. Личинки III стадии в среднем имеют длину 3.6 мм [Little, 1969].

Личинка, пойманная 22 июня 2017 г., находилась на I стадии развития (зоа I). Она имела следующие признаки: шипы на роstrуме и карапаксе отсутствуют, на 3-м абдоминальном сегменте есть характерный большой дорсальный шип, абдоминальных сегментов 6, на тельсоне имеется 14 терминальных шипов, глаза сидячие и полуприкрыты краем цефалоторакса, длина – 2.3 мм (рис. 3 и 4). Средняя длина личинок этого возраста 2.6 мм [Little, 1969].

Выловленные в октябре 2018 г. и сентябре 2019 г. личинки на I стадии развития (зоа I) были размером 2.8 и 2.1 мм, соответственно. Наблюдаемые признаки личинок полностью согласуются с описанием в используемых



Рис. 3. Личинка креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 на I стадии развития с дорсальной стороны – экземпляр из коллекции Отдела «Керченский» Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО». Фото С.Т. Ребика.



Рис. 4. Личинка креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun 1902 на I стадии развития (вид сбоку) – экземпляр из коллекции Отдела «Керченский» Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО». Фото С.Т. Ребика.

идентификационных ключах [González-Ortegon, Cuesta, 2006; Ashelby et al., 2004].

Обсуждение

Выявление вектора вселения – одна из основных задач исследования инвазии вида. Нами рассматриваются две гипотезы, объясняющие наличие личинок в планктоне из описываемой акватории.

Первое предположение заключается в пассивном расселении личинок с черноморским течением из ближайшей известной популяции Чёрного моря. Так, в водах румынского побережья (район г. Констанца) северо-западной

части Чёрного моря и Болгарского побережья (оз. Варненское) ранее уже были обнаружены яйценосные самки *P. macrodactylus* в возрасте от 0+ до 2+ и 3+ лет [Mіcu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010], что предполагает наличие здесь самовоспроизводящейся популяции. Однако, учитывая возраст личинок из наших проб (zoea III в возрасте 4–5 дней и zoea I в возрасте 1–2 дня) [Little, 1969], а также общую картину течений в Чёрном море [Книпович, 1932; Залогин, Косарев, 1999], крайне маловероятно наличие связи между популяцией восточной креветки прибрежных вод Румынии и Болгарии и личинками, пойманными в Керченском проливе.

Вторая гипотеза заключается в том, что существуют необнаруженные популяции этого вида, локализованные в акваториях, близлежащих к месту поймки личинок. Так, наличие популяции *P. macrodactylus* в западной части Средиземного моря было предсказано по присутствию нескольких личинок (одна zoea VI в 2005 г. и семь zoeae III в 2010 г.) в образцах планктона, собранных в морских водах Майорки Балеарских островов [Torres et al., 2012]. В описанном случае Эшелби с соавторами [Ashelby et al., 2013] предположил, что эти личинки могли быть, скорее всего, выпущены с балластными водами проходящим судном и вряд ли происходили из близлежащей всё ещё необнаруженной популяции, как предполагали Торрес с соавторами [Torres et al., 2012]. Однако позднее, наличие в Средиземном море хорошо развитой популяции *P. macrodactylus* было подтверждено фотографиями (2012 г.) и отловленными в 2013 г. взрослыми особями [Cuesta et al., 2014].

В районе наших исследований в июле 2018 г. на противоположной стороне Керченского пролива (побережье косы Чушка) на глубине 1–1.5 м впервые для вод европейской части России была обнаружена одна самка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* [Тимофеев и др., 2019]. Она имела кладку из 1950 яиц на ранней стадии эмбрионального развития. Коса Чушка граничит с мелководным Таманским заливом с зарослями zostеры, харовых, зигнемовых водорослей – предпочитаемыми

местами обитания *P. macrodactylus* (в Японии особи этого вида живут в зарослях *Zostera japonica*). Вероятно, обнаруженные в Керченской бухте личинки были принесены из района обитания самовоспроизводящейся популяции ветровыми течениями при преобладании ветра восточных румбов, наблюдавшимися в соответствующий период времени [Погода..., 2019]. Учитывая длительность стадий развития личинок и гидродинамику вод Керченского пролива, можно заключить, что вид размножается здесь естественным путём. Это указывает на формирование популяции креветки в исследованном районе и свидетельствует об окончательной натурализации данного вида в Керченском проливе и, возможно, во всей акватории северо-восточной части Чёрного моря.

В нативном ареале северо-западной части Тихого океана сезон размножения креветки апрель – октябрь [Omori, Chida, 1988a]. В западной части Чёрного моря отмечен аналогичный срок репродуктивного периода [Mіcu, Niță, 2009]. Наши находки личинок в Керченском проливе в июне, сентябре и октябре также свидетельствуют о сходстве сроков размножения *P. macrodactylus* с нативным ареалом.

В Керченском проливе возможна конкуренция вновь вселившейся креветки с родственными аборигенными видами *P. adspersus* и *P. elegans*, поскольку они обитают в одних и тех же местах и имеют схожий спектр питания [Sitts, Knight, 1979; González-Ortegón et al., 2010; Евченко и др., 2015; Аносов, 2016]. Проявляя толерантность к широкому диапазону температур, солёностей, кислородных вариаций [Born, 1968; González-Ortegón et al., 2010] и загрязнению окружающей среды [Siegfried, 1982], и в случае ухудшения условий (загрязнение, гипоксия и др.), *P. macrodactylus* может оказаться более жизнеспособной относительно аборигенных видов. Кроме этого, воздействием на местные виды может быть передача аборигенам от *P. macrodactylus* патогенов, таких как грибы, бактерии и вирусы. Некоторые из этих патогенов были обнаружены у *P. macrodactylus* [Ashelby et al., 2013]. Среди них наиболее опасным является вирус синдрома белого пятна (WSSV), обнаруженный

в аргентинских популяциях *P. macrodactylus* [Martorelli et al., 2012].

Заключение

В течение последних лет (2017–2019 гг.) в Керченском проливе, недалеко от порта г. Керчь, были выловлены четыре личинки креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902. Это восьмой случай обнаружения данного вида креветки в Чёрном море и пятый – в акватории Керченского пролива, в том числе первый случай поимок личинок. Учитывая длительность стадий развития личинок и гидродинамическую характеристику Керченского пролива, вероятно, эти личинки принадлежат к формирующейся популяции креветки *P. macrodactylus* Керченского пролива, что свидетельствует о натурализации этого вида в северо-восточной части Чёрного моря. Принимая во внимание обнаружение популяции креветок в западной части Чёрного моря (2002 и 2009 гг.) и наши находки, можно заключить, что креветка *P. macrodactylus* полностью натурализовалась в Чёрном море. Вполне допустимо, что в ближайшие годы она успешно будет вторгаться в Азовское море и прилегающие эстуарии, дельты рек и лиманы.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Боровской Р.В. – заведующей сектором промысловой океанографии Отдела «Керченский» Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» за помощь в обработке гидрологического материала, Дергуновой Н.Н. – к. б. н., старшему научному сотруднику Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН за понимание и поддержку, Р.Н. Буруковскому – д. б. н. ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» за рецензирование статьи и конструктивные замечания.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Осуществление государственного мониторинга водных био-

логических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях» № 0000000001100007606 12056102200000012006101102, № 721916Ф. 99.1.АХ83АА05002

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Аносов С.Е. Характеристика фауны Decapoda Азово-Черноморского бассейна. Качественные и количественные изменения за последнее столетие / ФГБНУ «ВНИРО»: Дис. ... канд. биол. наук. 2016. 438 с.
- Евченко О.В., Замятина Е.А., Семик А.М., Шляхов В.А. Состояние запасов и промысла креветок (род *Palaemon*) и брюхоногого моллюска рапаны (*Rapanavenosa*) в водах Чёрного моря и Керченского пролива, прилегающих к Крыму // Промысловые беспозвоночные: Сборник материалов VIII Всероссийской научн. конф. / Под. ред. Р.Н. Буруковского, Ч.М. Нигматуллиной. Изд-во: ФГБОУ ВПО Калининград, 2015. С. 115–118.
- Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 400 с.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской экспедиции. М.: ЦНИИРХ, 1932. Т. 10. 274с.
- Кобякова З.И. Десятиногие раки залива Посыет (Crustacea, Decapoda) // Биоценозы залива Посыет. Гидробиологические исследования с помощью акваланга. Исследования фауны морей. Вып. 5 (8). Л.: Наука, 1967. С. 230–247.
- Кобякова З.И. Зоогеографический обзор фауны Decapoda Охотского и Японского морей // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1936. Т. 55, вып. 2. С. 186–228.
- Марин И.Н. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2013. 145 с.
- Погода в 243 странах мира (Электронный ресурс). 2019 // (https://tr5.ru/Погода_в_Керчи). Проверено 12.09.2019.
- Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea Decapoda Palaemonidae) в

- территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 110–119.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 56 с.
- Ashelby C.W., De Grave S., Johnson M.L. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): an interrogation of records and a synthesis of data // Crustaceana. 2013. Vol. 86. P. 594–624.
- Ashelby C.W., Worsfold T.M., Fransen C.H.J.M. First records of the oriental prawn *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Caridea), an alien species in European waters, with a revised key to British Palaemonidae // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84. P. 1041–1050.
- Béguer M., Pasquaud S., Noël P., Girardin M., Boët P. First description of heavy skeletal deformations in *Palaemon* shrimp populations of European estuaries: the case of the Gironde (France) // Hydrobiologia. 2008. Vol. 607. P. 225–229.
- Béguer M., Girardin M., Boët P. First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde Estuary) // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. P. 132–136.
- Béguer, M.J., Bergé J., Martin J., Martinet J., Pauliac G., Girardin M., and Boët P. // Presence of *Palaemon macrodactylus* in a European estuary: evidence for successful invasion of the Gironde (SW France) // Aquatic Invasion. 2011. P. 301–318.
- Born J.W. Osmoregulatory capacities of two caridean shrimps, *Syncaris pacifica* (Atyidae) and *Palaemon macrodactylus* (Palaemonidae) // Biological Bulletin. 1968. Vol. 134. P. 235–244.
- Bruce A.J., Coombes K.E. An annotated checklist of the caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of Darwin Harbour, with descriptions of three new species of *Periclimenes* (Palaemonidae: Pontoniinae) // In: J.R. Hanley (ed). Proceedings of the Sixth International Marine Biological Workshop. 1997. P. 301–337.
- Buckworth R. Aspects of the population dynamics of *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Palaemonidae) in Lake Mannering, N.S.W. and in the laboratory // M. Sc. thesis, University of New South Wales, Sydney, Australia. 1979. P. 162.
- Chicharo M.A., Leitao T., Range P., Gutierrez C., Morales J., Morais P., Chicharo L. Alien species in the Guadiana Estuary (SE–Portugal/SW–Spain): *Blackfordia virginica* (Cnidaria, Hydrozoa) and *Palaemon macrodactylus* (Crustacea, Decapoda): potential impacts and mitigation measures // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. P. 501–506.
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Standing Committee, 33rd Meeting Strasbourg, 3–6 December 2013. List of Decisions and Adopted Texts. Final/ Memorandum of the Secretariat established by the Directorate of Democratic Governance (Электронный документ). 2013. 118 p. // (http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/bern/institutions/Documents/2013/Misc_2013_33rdSC_E_final_7.pdf.) Проверено 12.09.2019.
- Cuesta J.A., González-Ortegón E., Drake P., Rodriguez A. First records of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from European waters // Crustaceana. 2004. Vol. 77. P. 337–380.
- Cuesta, J.A., N. Bettoso G., Comisso G., Froglija C., Mazza G., Rinaldi A., Rodriguez A and Scovacicchi T. Record of an established population of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) in the Mediterranean Sea: confirming a prediction // Mediterranean Marine Science. 2014. Vol. 15. P. 569–573.
- d’Udekem d’Acoz C., Faasse M., Dumoulin E., De Blauwe H. Occurrence of the Asian shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, in the Southern Bight of the North Sea, with a key to the Palaemonidae of North-West Europe (Crustacea, Decapoda, Caridea) // Nederlandse Faunistische Mededelingen. 2005. Vol. 22. P. 95–111.
- De Blauwe H. De rugstreep steurgarnaal *Palaemon macrodactylus* in België [The Asian shrimp *Palaemon macrodactylus* in Belgium] // De Strandvlo. 2006. Vol. 26/ No. 1. P. 22–23.
- Fisher W.S. Clark W.H. Eggs of *Palaemon macrodactylus*. I. Attachment to the pleopods and formation of the outer investment coat // Biological Bulletin. 1983. Vol. 164. P. 189–200.
- Fisher W.S. Eggs of *Palaemon macrodactylus*. II. Association with aquatic bacteria. // Biological Bulletin. 1983a. Vol. 164. P. 201–213.
- Fisher W.S. Eggs of *Palaemon macrodactylus*. III. Infection by the fungus *Lagenidium callinectes*. // Biological Bulletin. 1983b. Vol. 164. P. 214–226.
- Galil B.S. Taking stock inventory of alien species in the Mediterranean Sea // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. No. 2. P. 359–372.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2006. Vol. 86. P. 93–102.
- González-Ortegón E., Cuesta J., Schubart C. First report of the oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from German waters // Helgoland Marine Research. 2007. Vol. 61. P. 67–69.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A., Pascual E., Drake. Assessment of the interaction between the white shrimp, *Palaemon longirostris*, and the exotic oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus*, in a European estuary (SW Spain) // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 1731–1745.
- Holthuis L.B. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of the species of interest to fisheries // FAO species catalogue. 1980. Vol. 1. No. 125. P. 270.
- Kubo I. Studies on the Japanese Palaemonoid Shrimps. III. Leander // Journal of the Imperial Fisheries Institute. 1942. Vol. 35. P. 17–85.

- Little G. The larval development of the shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun reared in the laboratory, and the effect of eyestalk extirpation on development // *Crustaceana*. 1969. Vol.17. P. 69–87.
- Martorelli S.R., Alda P., Marcotegui P., Montes M.M., La Sala L.F. New locations and parasitological findings for the invasive shrimp *Palaemon macrodactylus* in temperate southwestern Atlantic coastal waters // *Aquatic Biology*. 2012. Vol. 15. No. 2. P. 153–157.
- Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4. No. 4. P. 597–604.
- Newman W.A. On the introduction of an edible oriental shrimp (Caridea, Palaemonidae) to San Francisco Bay // *Crustaceana*. 1963. Vol. 5. P. 119–132.
- Ogawa Y., Kakuda S., Takahashi M. On the shrimp fauna of Kozima Bay in the Seto Inland Sea // *Journal of the Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University*. 1983. Vol. 22. P. 235–240.
- Omori M., Chida Y. Reproductive ecology of a caridean shrimp *Palaemon macrodactylus* in captivity // *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1988b. Vol. 54. No. 3. P. 377–383.
- Omori M., Chida Y. Comparison of life history between two caridean shrimps *Heptacarpus rectirostris* and *Palaemon macrodactylus*, with different life spans. // *Tohoku Journal of Agricultural research*. 1988c. Vol. 39. No. 1. P. 29–38.
- Omori M., Chida Y. Life history of a caridean shrimp *Palaemon macrodactylus*, with special reference to the difference in reproductive features among ages. // *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1988a. Vol. 54 No. 3. P. 365–375.
- Pollard D.A., Hutchings P.A. A review of exotic marine organisms introduced to the Australian region. II. Invertebrates and algae // *Asian Fisheries Science*. 1990. Vol. 3. P. 223–250.
- Rathbun M.J. Japanese stalk-eyed crustaceans // *Proceedings of the United States National Museum*. 1902. Vol. 26. P. 23–55.
- Raykov V.S., Lepage M., Pérez-Domínguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 91–95.
- Ruiz G.M., Fofonoff P.W., Carlton J.T., Wonham M.J., Hines A.H. Invasion of coastal marine communities in North America: Apparent patterns, processes and biases // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2000. Vol. 31. P. 481–531.
- Siegfried C.A. Seasonal abundance and distribution of *Crangon franciscorum* and *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Caridea) in the San -Francisco Bay Delta. // *Biological Bulletin*. 1980. Vol. 159. No. 1. P. 177–192.
- Siegfried C.A. Trophic relations of *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun: predation on the opossum shrimp, *Neomysis mercedis* Holmes. // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 89. No. 2. P. 129–139.
- Sitts R.M., Knight A.W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun // *Biological Bulletin*. 1979. Vol. 156. P. 356–368.
- Spivak E.D., Boschi E.E., Martorelli S.R. Presence of *Palaemon macrodactylus* Rathbun 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Mardel Plataharbor, Argentina: first record from southwestern Atlantic waters // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 673–676.
- Torres A.P., Dos Santos A., Cuesta A., Carbonell A., Masutti E., Alemany F., Reglero P. First record of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) in the western Mediterranean // *Mediterranean Marine Science*. 2012. Vol. 13. P. 278–282.
- Tulp A. De rugstreek steurgarnaal *Palaemon macrodactylus* in meerdere Wadden havens. [The Asian shrimp *Palaemon macrodactylus* in the upper Wadden Sea harbours]. // *Het Zeepaard*. 2006. Vol. 66. No. 1. P. 27–28.
- Walker T.M., Poore G.C.B. Rediagnosis of *Palaemon* and differentiation of Southern Australian species (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) // *Memoirs of Museum Victoria*. 2003. Vol. 60. P. 243–256.
- Worsfold T.M., Ashelby C.W. Additional UK records of the non-native prawn *Palaemon macrodactylus* (Crustacea: Decapoda) // *Marine Biodiversity Records*. 2008. Vol. 1. (e48). P. 1–3 [originally published as: Worsfold T.M., Ashelby C.W. Additional UK records of the nonnative prawn *Palaemon macrodactylus* (Crustacea: Decapoda). *JMBA 2 Biodiversity Records*. 2006. 5547:1–3].

ON OCCURRENCE OF THE LARVAE OF *PALAEEMON MACRODACTYLUS* RATHBUN, 1902. (DECAPODA, PALAEMONIDAE) SHRIMP IN THE KERCH STRAIT

© 2019 Evchenko O.V.*, Zaremba N.B.** , Rebik S.T.***

Kerch Department of the Azov-Black Sea Branch of the FSBSI “VNIRO”, Kerch 298300, Russia;
e-mail: *olev200707@mail.ru,**natalia1052@in.box.ru, ***rebikst@mail.ru

In the recent three years (the 2nd and 22nd of June, 2017, the 18th of October, 2018, and the 12th of September, 2019), four larvae of the shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 were caught in the north-eastern part of the Black Sea (in the Kerch Strait, close to the Port of Kerch). It was the eighth occurrence of this shrimp in the Black Sea and the fifth one in the Kerch Strait area, and it also was the first time when its larvae were caught. Taking into account the duration of larvae development and hydrodynamic characteristics of the investigated area, it is possible that the larvae occurred naturally from the spawning females of the developing population of the shrimp *P. macrodactylus* in the Kerch Strait, which presents an evidence of complete naturalization of this species in the north-eastern part of the Black Sea. Given the fact that a shrimp population has been found in the western part of the Black Sea (2002, 2009) and proceeding from our findings, it can be concluded that the shrimp *P. macrodactylus* has fully naturalized in the Black Sea. It is quite possible that it will invade successfully the Sea of Azov and the adjacent estuaries, river deltas and limans.

Keywords: oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus*, alien species, the Black Sea, the Kerch Strait.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА ГОРОХОВОЙ ЗЕРНОВКИ (*BRUCHUS PISORUM*)

© 2019 Каплин В.Г.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
Санкт-Петербург – Пушкин 196608, Россия;
e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2019. После доработки 27.10.2019. Принята к публикации 14.11.2019.

Представлен обзор литературы по экологии, биологии, распространению гороховой зерновки и её основного кормового растения – гороха посевного; влиянию абиотических, биотических и антропогенных факторов на инвазионный процесс, фитосанитарное состояние посевов гороха в России. Прослежены основные этапы и направления возделывания гороха посевного и инвазии зерновки из их первичного ареала в Передней Азии, рассмотрены факторы и причины их обуславливающие. В России экономическая значимость гороховой зерновки возросла с середины 1980-х гг., что совпало с распространением нулевой и минимальной обработки почвы, потеплением климата, уменьшением размеров хозяйств, произошло расширение её распространения в восточном и северо-восточном направлениях. Изолированный очаг высокой численности и вредоносности зерновки сформировался в Алтайском крае к 1999 г. В 1980–1983 гг. она была зарегистрирована в Татарстане, Башкирии, в 2010–2012 гг. – в Кемеровской и Томской областях. С 2008 по 2018 г. произошло расширение ареала этого инвайдера на север до Архангельской области (2018 г.) включительно.

Ключевые слова: горох посевной, Передняя Азия, континенты, направления и факторы инвазии, инвазионный процесс, натурализация.

Введение

Гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* (L.) – инвазионный чужеродный для Европы и многих других регионов вид насекомых [Weenen, Roques, 2010]; включённый в списки инвазионных чужеродных видов Германии [Geiter et al., 2002], Австрии [Rabitsch, Schuh, 2002], Швейцарии [Kenis, 2005], Чехии [Šefrová, Laštůvka, 2005], Болгарии, Албании, Македонии [Tomov et al., 2009], Греции [Avtzis et al., 2017], Японии [Mito, Uesugi, 2004], России [Справочник..., 2019]. Экономический порог вредоносности (ЭПВ) вида составляет 15–20 жуков/100 взмахов сачком, или 2–3 жука на 1 м² в фазу бутонизации гороха. Потери урожая зерна гороха при его повреждении личинками зерновки составляют до 30–40%, на 70–80% снижается всхожесть повреждённых семян, в повреждённом личинками зерне гороха происходит накопление токсичного алкалоида кантаридина, что приводит к отравлению

домашних животных и человека при употреблении в пищу повреждённого зерна. Иными словами, при высокой численности жук наносит ущерб возделыванию гороха, угрожает здоровью человека и домашних животных [Градобоева, Шешегова, 2013]. Гороховая зерновка в европейской части России относится к древним вселенцам (археоинвайдерам). Основной вектор её инвазии – непреднамеренная интродукция при перевозке семян гороха [Справочник..., 2019].

Цель работы – обобщение литературных сведений по распространению, биологии и экологии гороховой зерновки.

Материалы и методы

В основу работы положен сопряжённый анализ литературных сведений по экологии, биологии, динамике распространения, основных этапов и направлений инвазии гороховой зерновки; обзоров фитосанитарного состоя-

ния посевов гороха в России за 2011–2018 гг. Российского сельскохозяйственного центра. Рассмотрены направления эволюции дикорастущих форм растений рода горох (*Pisum* L.), исторические особенности возделывания и распространения культурных форм гороха посевного (*Pisum sativum* L.). Дана оценка влияния изменений климата, абиотических, биотических и антропогенных факторов на распространение гороховой зерновки.

Результаты и обсуждение

V. pisorum – космополит, узкий олигофаг гороха (*Pisum* spp.), преимущественно гороха посевного. Становление ареала *V. pisorum* в значительной мере связано с происхождением и распространением *P. sativum* [Byrne, 2005]. Нативный ареал этого вида охватывает Восточное Средиземноморье и Переднюю Азию, что совпадает с распространением дикорастущих представителей рода *Pisum*, включающего три вида: горох красно-жёлтый (*Pisum fulvum* Sibth. et Smith), горох посевной (*Pisum sativum* L.) и более скороспелый горох абиссинский (*Pisum abyssinicum* A. Br.) [Townsend, 1968; Davis, 1970; Maxted, Ambrose, 2001; Haddis, Dargie, 2013; Костерин, 2015]. Горох красно-жёлтый – дикорастущий вид, распространённый вдоль восточного побережья Средиземного моря в Ливане, Израиле, Сирии, южных районах Турции, прилегающих к Сирии, заходящий в Малую Азию и Аравию [Говоров, 1937]. Горох абиссинский, эндемичный для Эфиопии и Йемена, где он культивируется наряду с культурным подвидом гороха посевного (*Pisum sativum* L. subsp. *sativum*), морфологически сходен с ним и часто рассматривается как подвид *P. sativum*. В настоящее время гороховая зерновка распространена в Европе (повсеместно), Азии (Турция, Сирия, Ирак, Иран, Таджикистан, Узбекистан, Казахстан, Китай, Индия, Непал, Бангладеш, Корея, Япония), Африке (Северная Африка, Эфиопия, Нигерия, ЮАР), Северной Америке (Канада, США), на Кубе, в Пуэрто-Рико, в Южной Америке (Аргентина, Чили, Перу), Австралии, Новой Зеландии в районах возделывания гороха посевного [Invasive..., 2018]. Горох посевной встречается в диком

состоянии в Передней Азии и Восточном Средиземноморье, в культуре распространён по всему миру, включает два подвида: культурный (*P. sativum sativum* L.) и дикий (*P. sativum elatius* (Bieb.) Schmalh.). Родиной культурного гороха считается Передняя Азия [Костерин, 2017а, б]. Условия для доместикировки гороха посевного сложились в голоцене, менее 12 тыс. лет назад в Передней Азии и прилегающих территориях.

Культура гороха появилась на Ближнем Востоке на современной территории Ливана, Израиля, Сирии, Ирака, юго-востока Турции, юго-запада Ирана и северо-запада Иордании 8 тыс. лет назад. Семена гороха, которые датируются периодом между 7.5 и 5 тыс. лет до н. э., обнаружили при археологических раскопках на территории Греции и Ирака. Впоследствии, культура распространилась на запад (Европа) и на восток (Индия). Горох найден при раскопках Трои и в Центральной Европе, которые относят к периоду 4 тыс. лет до н. э., в Западной Европе и в Индии – 2 тыс. лет до н. э. Сухой горох, который легко было хранить, составлял на протяжении Средневековья один из главных пищевых ресурсов бедных слоёв населения. Появление гороха в Новом Свете связано с именем Х. Колумба, который во время своего первого плавания в 1492 г. привёз его семена в Санто-Доминго. В настоящее время горох посевной возделывают в большинстве стран в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии. Наибольшие площади заняты горохом в Канаде, Китае, России, Индии, Иране, Украине, США, Австралии, Эфиопии, Франции.

Большинство сортов гороха посевного восприимчивы к гороховой зерновке. Среди сортов *P. fulvum* известны восприимчивые, умеренно устойчивые и устойчивые к этому вредителю. У восприимчивых сортов до проникновения в зёрна гороха погибают около 29%, умеренно устойчивых – 34, устойчивых – 40% отродившихся личинок зерновки, в зёрнах гороха гибнет, соответственно 14, 91 и 100% личинок. У восприимчивых сортов гороха посевного гибель личинок до проникновения в зёрна составляет около 6%, личинок в зёрнах 9% [Clement et al., 2002].

Распространение гороховой зерновки происходит, главным образом, с семенами гороха посевного по мере расширения области его возделывания, что связано с биологическими особенностями этого вредителя. По всему ареалу гороховая зерновка развивается в одном поколении в году с зимовкой имаго в зёрнах гороха или во вторичных укрытиях в почве, подстилке, растительных остатках. Не заражает горох в период его хранения, откладывает яйца на зелёные бобы в полевых условиях, личинки развиваются в зёрнах гороха. После зимовки самцы появляются половозрелыми. Самки для созревания и откладки яиц нуждаются в питании пыльцой, а также лепестками, нектаром, завязью гороха и других бобовых растений [Clement, 1992]. Горох посевной и гороховая зерновка были обнаружены среди интродуцированных в Северную Америку из Европы растительных и энтомологических остатков на юго-восточном побережье полуострова Авалон острова Ньюфаундленд в поселении Ferryland (1621–1673) [Bain, Prévost, 2010]. В приатлантических провинциях Канады (Ontario, Quebec, New Brunswick, Prince Edward Island, Newfoundland, Nova Scotia) и штатах США (Massachusetts, Connecticut, New York, New Hampshire) этот вид относится к адвентивным [Majka, Langor, 2011]. В настоящее время гороховая зерновка как вредитель распространилась во всех провинциях Канады, где возделывается горох, до Британской Колумбии [Campbell et al., 1989]. Она была завезена в США из Европы с сухим горохом в 1628 г. в Массачусетс, где была отмечена как полевой вредитель гороха в 1675 г. [Bain, 1998]. Была обнаружена в Филадельфии и Пенсильвании в 1740, в соседних с ними штатах в 1750 гг. К 1890 г. эта зерновка распространилась в США до западных штатов. Первое упоминание её для штата Монтана относится к 1912 г. [Cooley, 1912], а к 1930 г. она уже относилась к первостепенному вредителю гороха в этом штате [Larson, 1933]. Генетический анализ популяций гороховой зерновки в США показал, что они отличаются большим генетическим разнообразием, сходным с её популяциями в Австралии, Европе и Эфиопии. Это свидетель-

ствует о неоднократных проникновениях жука в США из различных популяций [Scheepers, 2012; Reddy et al., 2017]. В Южной Америке гороховая зерновка относится к вредителям гороха в Чили, где в южных провинциях повреждённость зерна гороха достигает 85% [Olalquiaga, 1953].

В Европе гороховая зерновка как вредитель гороха в полевых условиях впервые отмечена в 1850 г. в Чехии [Beenen, Roques, 2010], в 1852–1853 гг. в Германии и Венгрии [Kollar, 1854], где в настоящее время распространена повсеместно, за исключением наиболее холодных регионов [Burne, 2005; Scheepers, 2012; Stejskal et al., 2014]. По данным музейных коллекций, первые находки гороховой зерновки обнаружены в приокеанических государствах Европы прежде всего в зоне влияния тёплого течения Гольфстрим и в направлении с запада на восток: в Великобритании в 1800 г., во Франции в 1857 г., в Португалии на Азорских островах в 1865 г., в Норвегии в 1888 г., Бельгии в 1917 г., Австрии в 1924 г., в Испании и Германии в 1934 г., в Эстонии в 1951 г., Польше в 1953 г., Швеции в 1962 г. [Global..., 2019].

Первоначальная инвазия гороховой зерновки в Японию относится к 1888 г., её источник – популяции США [Yoshida, 1959, 1990; Mito, Uesugi, 2004]. Она распространена в районах возделывания гороха в Северной и Южной Корее, Китае в Синьцзян-Уйгурском автономном районе [Biology and control..., 1966]. Эта зерновка широко распространена на равнинах и в предгорьях Индии, известна как вредитель в Турции, Ираке, Тунисе, Алжире.

В Южной Африке в Капской провинции гороховая зерновка собрана в 1912–1914 гг. [Global..., 2019], была отмечена как вредитель в 1918 г. [Skaife, 1918]. В Эфиопию *B. pisorum* был интродуцирован в середине 1970-х гг., в полевых условиях отмечен в 1985 г., а в 1992 г. уже относился к важному вредителю гороха в полевых условиях [Esmelealem, Adane, 2007].

В Западной Австралии вид был впервые обнаружен в 1931 г., откуда распространился в умеренных частях этого континента и в 1960 г. повсеместно достиг ЭПВ и превысил его [Waterhouse, Sands, 2001]. Как серьёзный

вредитель *B. pisorum* отмечен в 1936 г., повреждённость зерна гороха личинками зерновки в 1937 г. составляла до 92.5% [Newman, Elliot, 1938]. В Новой Зеландии эта зерновка относится к карантинным видам, неоднократно завозилась с горохом и бобами из Японии в 1970, 1977 гг., Италии в 1972 г., США в 1978 г. [Sommerfeld, 1981]. В апреле 2016 г. зерновка обнаружена в посевах гороха в полевых условиях в юго-восточной части Северного острова (Waigara).

В России область возделывания гороха посевного охватывает зоны степи, лесостепи, широколиственных и смешанных лесов на равнинах, в предгорьях и низкогорьях, где посевные площади под горохом составляют в настоящее время 1.0–1.3 млн га. Посевы гороха занимают наибольшие площади в Северо-Кавказском федеральном округе (Ставропольский край), Центральном (Тамбовская, Орловская, Рязанская области), Южном (Волгоградская, Ростовская области), Приволжском (Саратовская обл., Татарстан, Башкортостан), Уральском (Тюменская обл.), Сибирском (Алтайский край, Омская, Новосибирская области) округах. В Северо-Западном округе горох возделывают в Калининградской, Вологодской, Псковской, Новгородской и Ленинградской областях. В 2018 г. горох впервые возделывали на юге Архангельской обл. в зоне тайги на площади 0.1 тыс. га. Его выращивают во всех областях Центрального, Северо-Кавказского, Приволжского округов, в Южном округе, за исключением Астраханской обл.; Уральском округе, за исключением Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого АО; Сибирском округе, за исключением Республик Алтай и Тыва. Наименьшие площади посевы гороха занимают в Дальневосточном федеральном округе в Приморском крае (0.1–0.3 тыс. га).

Посевные площади гороха в Беларуси составляют 45–90, Украине – 416–436 тыс. га [Тарануха, Камасин, 2009]. Наибольшая численность вредителя отмечается в Брестской, Гомельской, Могилёвской областях и на юго-востоке Минской обл. В Украине гороховая зерновка распространена повсеместно, наиболее многочисленна и вредоносна в пра-

вобережной части в лесостепной и степной зонах [Посылаева и др., 1996].

Гороховая зерновка издавна относилась к серьёзным вредителям гороха в Южной России [Васильев, 1939, 1941], в частности, в Центральном Черноземье и в Воронежской обл. Первые находки её в европейской части России относятся к 1852–1853 гг. [Садовников, 2009].

Статус экономически значимого объекта гороховая зерновка приобрела с середины 1980-х гг., что совпало с распространением поверхностной обработки почвы, которая в меньшей степени обеспечивала гибель насекомого в период окончания развития личинок и куколок в горошинах, остававшихся в виде падалицы после уборки [Шуровенков, Алёхин, 1995]. В настоящее время в Северо-Западном округе данная зерновка обычна в посевах гороха в Калининградской обл., обнаружена также в Псковской обл. и в южных районах Вологодской обл., впервые в 2018 г. зарегистрирована как вредитель гороха в Архангельской обл. [Обзор..., 2019]. *B. pisorum* относится к вредителям гороха во всех областях Центрального, Северо-Кавказского, Приволжского округов, в Южном округе, за исключением Астраханской области.

Динамика распространения гороховой зерновки в России. В Центральном округе жук наиболее многочислен и вредоносен в Курской, Орловской, Липецкой, Белгородской, Воронежской, Тамбовской областях, расположенных преимущественно в лесостепной зоне с чернозёмами и серыми лесными почвами. Зерновка обычна в зоне широколиственных лесов в Брянской, Тульской и Рязанской областях; реже встречается в посевах гороха в зоне смешанных лесов в Смоленской, Калужской, Московской, Владимирской, Ивановской областях, в южной части Тверской, Ярославской и Костромской областей (рисунок).

Анализ многолетней динамики повреждённости зерна гороха личинками зерновки в Воронежской области на территории Каменной Степи в 1986–2008 гг. позволяет оценить темпы повышения плотности популяции этого вредителя. Увеличение численности гороховой зерновки особенно явно обозначилось в 1990-е



Рис. Современное распространение гороховой зерновки (*Bruchus pisorum*) в субъектах Российской Федерации (по данным Россельхозцентра РФ по защите растений [Обзор..., 2012–2019]). Обилие и вредоносность зерновки: 1 – незначительные, 2 – средние, 3 – высокие.

гг. Более высокие показатели повреждённости зерна личинками зерновки (10–50%) отмечены в 2001–2008 гг. При этом численность жуков в фазу цветения культуры составляла 1.1–3.6 экз./10 взмахов сачком, что ежегодно превышало ЭПВ этого вида. При задержке с севом на 1–2 декады плотность вредителя снижалась в среднем до 0.1–0.3 экз./10 взмахов сачком. Доля же повреждённых зёрен составляла 6–7% [Шпанев, Лаптев, 2015]. В условиях Орловской обл. до 1994 г. гороховая зерновка в посевах гороха не наблюдалась. С 1995 по 2001 г., численность данного вида оставалась на низком уровне (1 экз./25 взмахов сачком), а с 2001 г. по настоящее время происходит нарастание численности вредителя (4 экз./25 взмахов сачком) [Зубарева, 2006].

В Южном округе оптимальные условия для развития гороховой зерновки складываются в степной зоне в Ростовской обл. и Краснодарском крае, менее вредоносна она в степях и засушливых степях Волгоградской обл. и Калмыкии [Обзор..., 2012–2019].

В Приволжском федеральном округе *B. pisorum* наиболее вредоносен в зонах широколиственных лесов, лесостепи и степи

в Татарстане, Башкортостане, Пензенской, Ульяновской, Самарской, Саратовской и Оренбургской областях, обычен в смешанных, широколиственных лесах, лесостепи в Нижегородской обл., в Удмуртии, Марий Эл, Мордовии, Чувашской Республике, реже встречается в южных районах Кировской обл., Пермского края (рисунок). По данным А.Н. Фадеевой [1984], впервые на территории Республики Татарстан (53–57° с. ш., 47–54.5° в. д.) брухус появился в 1980 г. В качестве серьёзного вредителя в Республике Башкортостан (51.5–56.5° с. ш.; 53–60° в. д.) он заявил о себе с 1983 г., одновременно в 5 районах предуральской степной зоны, где в 1993 г. вредитель был обнаружен уже в 22 районах [Шарипов, 1998; Давлетов, 2008]. В настоящее время данный вредитель встречается везде, где в республике возделывается горох [Ганиев и др., 2008]. Иными словами, восточная граница распространения *B. pisorum* в этой части Приволжского федерального округа за три года сместилась к востоку примерно на 350–400 км. В Башкортостане повреждённость зерна гороха личинками зерновки составила в 2004–2007 гг. 11–27% [Вахитова, 2009].

Численность её имаго в фазу бутонизации и цветения гороха составила в 2008 г. 10.4, в 2010 г. – 23–31, в 2014 г. – 14–18 жуков на 10 взмахов сачком [Вахитова, 2015]. В последние годы ареал вида расширяется в Кировской обл., где существенный вред жук стал наносить с 2009 г., особенно в юго-восточной части области, где сосредоточены основные посевы гороха. С годами численность этого фитофага нарастает. Если в 2009–2010 гг. она составляла в среднем 6.6, то в 2012 г. – 10.7 экз./кг зерна [Градобоева, Шешегова, 2013; Обзор..., 2013]. Ограничивают распространение вида в регионе недостаток тепла в период откладки яиц и возделывание гороха преимущественно на зерносеуж и силос, но для семеноводческих и селекционных посевов он представляет опасность, так как жук зимует внутри зерновки. В соседней Республике Марий Эл в 2016 г. вредитель зарегистрирован на 32% посевов гороха с численностью 1.6–10.0 экз./100 взмахов сачком [Обзор..., 2018].

В Уральском округе гороховая зерновка встречается преимущественно в лесостепной и степной зонах, где наиболее вредоносна в Тюменской обл., почти ежегодно отмечается как вредитель на юге Свердловской обл., реже встречается в Курганской и Челябинской областях.

В Сибирском федеральном округе высокая вредоносность данного фитофага почти ежегодно наблюдается в Алтайском крае. В последние годы он становится сравнительно обычным вредителем гороха в Новосибирской, Омской и Кемеровской областях, реже отмечается в Томской обл. В Хакасии, Красноярском крае, Иркутской обл. и в Дальневосточном округе в посевах гороха не отмечен. Возможно присутствие гороховой зерновки на юге Красноярского края, где она была зарегистрирована в конце XIX в. [Аргунов, 1892]. В Сибирском округе основным очагом её вредоносности является Алтайский край, где она как вид встречалась с начала XX в., однако экономическое значение приобрела после 1999 г. В настоящее время широко распространена в равнинной части края в Кулундинской, Приалейской, Приобской левобережной, Бийско-Чумышской пра-

вобережной природно-климатических зонах, чаще встречается в Приобской и Приалейской лесостепи, где отмечается самая высокая доля гороха в структуре посевных площадей [Садовников, 2009]. С 2008 г. посевные площади гороха в Западной Сибири увеличились более чем в два раза, что создало предпосылки для нарастания численности гороховой зерновки также в Омской, Новосибирской, Кемеровской и Томской областях, её распространения с семенами, главным образом, из Алтайского края. В 2012 г. в Новосибирской обл. фитофагом было заселено около 2/3 гороховых полей. В Омской обл. он выявлен в 4 районах; в Томской обл. зарегистрирован на производственных посевах единично [Поддубная, Приданникова, 2013].

По данным И.В. Васильева [1939], заметное продвижение *B. pisorum* на север до 54° с. ш. замечено в 1937 и 1938 гг., когда восточная граница его распространения достигла Челябинска [Берим, Саулич, 2014]. В это время жук был также обнаружен в окрестности Владивостока в Приморском крае, куда, по-видимому, был завезён с зерном гороха [Лукиянович, 1938]. С 1976 г. после наступления потепления климата наблюдалось расширение распространения зерновки в восточном и северо-восточном направлениях, в 1980–1983 гг. она была зарегистрирована в Татарстане, Башкирии, в 2010–2012 гг. – в Кемеровской и Томской областях. С 2008 по 2018 г. произошло незначительное расширение ареала этого инвайдера на север до Архангельской обл. (2018 г.) включительно. Изолированный очаг высокой численности и вредоносности фитофага сформировался в Алтайском крае к 1999 г. Возможно дальнейшее расширение ареала зерновки на север до Ленинградской обл., на восток – до Хакасии, юга Красноярского края, Иркутской обл., Бурятии и Забайкальского края.

Факторы, влияющие на развитие популяций гороховой зерновки. На распространение вида в России оказывают влияние абиотические, биотические и антропогенные факторы.

Абиотические факторы. Среди абиотических факторов на развитие гороховой зерновки оказывают влияние климат и погодные условия. В зонах степи, лесостепи и широколи-

ственных лесов зимуют жуки в естественных условиях под корой деревьев, среди растительных остатков, в подстилке и в хранилищах. В центральной лесостепи Украины в период уборки урожая зерновка находилась в семенах гороха в стадии куколки (57.9%), личинки 4-го возраста (40.4%), реже 3-го возраста (1.7%) [Кнечунас, 2010]. К концу августа, началу сентября в хранилищах и полевых условиях в падалице в семенах гороха отрождаются жуки. В хранилищах молодые жуки обычно зимуют в семенах в состоянии диапаузы и покидают их в марте – начале апреля. В полевых условиях молодые жуки выходят из семян и зимуют во вторичных укрытиях. В течение зимы в осыпавшемся зерне (на поверхности почвы и под растительными остатками) погибает лишь 12.8–29.3% жуков гороховой зерновки, а при запахивании заселённых вредителем зёрен смертность фитофага возрастает до 86.2–97.8%. Критическим периодом, влияющим на развитие вредителя, являются две декады после уборки гороха. Если в это время стоит влажная погода ($ГТК \geq 1$), то почва уплотняется, падалица зерна набухает и личинки или куколки в зерне погибают. В южных районах Центрально-Чернозёмной зоны в условиях жаркой погоды личинки успевают закончить развитие в падалице, окукливаются, а молодые жуки мигрируют в лесополосы, где перезимовывают под растительными остатками [Алёхин, Иванова, 2007]. В зоне смешанных лесов и южной тайги зерновка обычно не успевает завершить развитие к уборке гороха, и к наступлению неблагоприятного периода в этих условиях у нее зимуют личинки и имаго, не закончившие питание личинки при этом погибают. В США до 87% имаго зерновки перезимовывают в природных условиях [Whitehead, 1930]. К ограничивающему фактору в период зимовки *B. pisorum* относятся низкие зимние температуры ($-9.5 \dots -17 \text{ }^\circ\text{C}$) и небольшая глубина снежного покрова. В Кировской обл. при температуре ниже $-16 \text{ }^\circ\text{C}$ и отсутствии снегового покрова или его малой мощности жуки и личинки в полевых условиях не перезимовывают. Внутри горошин жуки и личинки переносят более низкие температуры.

Хранение зерна при температуре до $-20 \text{ }^\circ\text{C}$ сохраняет жизнеспособность всех стадий вредителя. Их гибель наступает при температуре ниже $-27 \text{ }^\circ\text{C}$ в течение 5–7 дней, а ниже $-21 \text{ }^\circ\text{C}$ на 12-е сутки [Васильев, 1941; Градобоева, Шешегова, 2013]. На юге Архангельской обл. минимальная температура января составляет около -19 , февраля $-17 \text{ }^\circ\text{C}$, где единственным источником поддержания развития гороховой зерновки являются заражённые семена в условиях хранилища. Жуки вылетают весной при температуре около $15 \text{ }^\circ\text{C}$. Нижний порог развития зерновки – $10\text{--}11 \text{ }^\circ\text{C}$; сумма эффективных температур, необходимая для полного развития вредителя, составляет в Беларуси $560 \text{ }^\circ\text{C}$, в лесостепи Украины около $670 \text{ }^\circ\text{C}$. На посевах гороха жуки появляются в период бутонизации, в течение 1–2 недель они питаются на цветках гороха и приступают к откладке яиц на створки зелёных бобов [Кнечунас, 2010; Градобоева, Шешегова, 2013]. В период откладки яиц и отрождения личинок к ограничивающим факторам относятся прохладная погода и ливневые осадки, которые способствуют гибели отрождающихся личинок, что наблюдалось в 2011 г. в Карачаево-Черкесии, в 2016 г. в Пензенской обл. [Обзор..., 2012, 2017]. Расширение ареала гороховой зерновки в России в значительной мере связано также с общим потеплением климата, темпы которого намного превышают средние по земному шару. Средняя скорость роста среднегодовой температуры на территории России в 1976–2018 гг. составила около $0.5 \text{ }^\circ\text{C}/10$ лет, что в 2.5 раза больше скорости роста глобальной температуры за этот же период. 2016 и 2018 гг. в целом для земного шара оказались среди четырёх самых тёплых за период наблюдений со второй половины XIX в. При этом температура над сушей была выше нормы на $1 \text{ }^\circ\text{C}$ [Доклад..., 2019]. При этом зима становится теплее, что благоприятно для развития и распространения зерновки.

Биотические факторы. Среди биотических факторов на численность и распространение *B. pisorum* оказывают влияние внутривидовая конкуренция, устойчивость сортов гороха к зерновке и её взаимоотношения с хищниками

и паразитами. Личинки жука развиваются в семенах гороха в полевых условиях, где не имеют конкурентов. Не известны другие внутрисеменные вредители гороха. Независимо от количества яиц, отложенных на створки бобов, и отродившихся личинок в одном зерне гороха завершает развитие только одна личинка. Потенциальная численность зерновки не может превышать количества зёрен в бобах гороха. Количество семян в бобах гороха обычно 5–8, плодовитость самок гороховой зерновки чаще 70–220 яиц. Количество яиц, отложенных самками на створки одного боба, составляет от 1 до 45, реже до 116 [Васильев, 1941]. Интенсивная откладка яиц составляет 10–15 дней, общая продолжительность откладки яиц – до 60 дней. Однако с увеличением площадей посевов гороха влияние этого фактора снижается, так как имаго зерновки при питании после зимовки и откладке яиц способны перелетать на расстояния до 2–7 км [Васильев, 1939; Градобоева, Шешегова, 2013].

К основным естественным факторам устойчивости гороха к гороховой зерновке относятся: одревеснение пергаментного слоя створок бобов гороха ко времени отрождения личинок, препятствующего их внедрению в бобы; повышенное содержание белка в зрелом зерне; высокая концентрация фенольных соединений в створках бобов и семенной кожуре [Малаханов, 1985; Шапиро и др., 1987; Зубарева, 2005]; деление клеток в местах прикрепления яиц зерновки на створках бобов гороха под влиянием специфических регуляторов роста брухинов, что приводит к развитию опухолевидных разрастаний из недифференцированных клеток и препятствует проникновению личинок в бобы [Berdnikov et al., 1992; Doss et al., 2000]. Степень одревеснения пергаментного слоя створок бобов у устойчивых к зерновке сортов гороха колеблется от 85 до 100%, у восприимчивых — от 59 до 75% [Зубарева, 2006]. Генномодифицированные линии гороха посевного содержат ген ингибитор α -амилазы, блокирующий её активность в кишечнике личинок зерновки, что препятствует перевариванию пищи и вызывает их постепенную гибель от голода [Morton et al., 2000]. В

условиях теплицы у одних и тех же образцов гороха посевного установлена различная степень повреждённости семян в зависимости от их цвета. Семена кремового цвета были более восприимчивы к повреждению личинками зерновки по сравнению с семенами зелёного цвета. Семена кремового цвета имели более крупные семядоли и более тонкую семенную оболочку. Повреждённость семян кремового цвета составляла 45–80, зелёного – 5–35% [Gari, 2015]. К косвенным факторам устойчивости гороха к гороховой зерновке относятся несовпадения фенологических особенностей развития гороха и зерновки, размеры бобов. Чем короче и раньше период цветения гороха и меньше длина бобов, тем меньше количество отложенных на них яиц и ниже повреждённость зерна гороха личинками зерновки [Nikolova, Georgieva, 2015]. У высокоустойчивых сортов гороха повреждённость семян личинками составляет менее 5%, у устойчивых сортов – 6–10, слабовосприимчивых – 11–49, средневосприимчивых – 50–75, сильновосприимчивых – более 75% [Борзенкова, 2012]. Возделывание устойчивых к зерновке сортов гороха снижает её вредоносность и скорость распространения.

Среди энтомофагов на яйцах *B. pisorum* в европейской части России наиболее эффективен паразит яиц *Uscana senex* Grese (Trichogrammatidae). Зимует в фазе взрослой личинки внутри яиц зерновки. В течение года на посевах бобовых даёт до 6 генераций. *Dinarmus laticeps* (Ash.) (Pteromalidae), *Eupelmus microzonus* Först. (Eupelmidae), *Triaspis thoracica* Curt. (Braconidae) паразитируют на личинках гороховой зерновки. *T. thoracica* заражает до 80% личинок зерновки младших возрастов [Хролинский, Малаханов, 1979]; *U. senex* – до 70% яиц жука [Карпова, 1950].

Антропогенные факторы. К антропогенным факторам распространения гороховой зерновки относятся влияние размеров и размещения посевных площадей гороха, технологии его возделывания и хранения. В России в 2017–2018 гг. посевные площади гороха увеличились в 2.0–2.1 раза, а валовые сборы

его зерна в 1.8–2.6 раза по сравнению с 2001 г., что способствовало увеличению кормовой базы вредителя.

Увеличению численности и вредоносности зерновки способствует возрастание доли небольших по размерам посевных полей гороха, предпочитаемых ею. В Каменной Степи Воронежской обл. на небольших по площади полях (менее 2 га) доля повреждённых зёрен гороха варьировала в пределах 20–50%. На крупных массивах гороха повреждённость зёрен личинками не превышала 10%. Однако, на больших полях высокая повреждённость гороха личинками наблюдается в краевой (25–30 м) зоне [Шпанев, Лаптев, 2015]. В 2010–2017 гг. в России горох возделывали преимущественно сельскохозяйственные организации на больших площадях. На долю небольших по размерам полей гороха, возделываемого крестьянско-фермерскими хозяйствами (КФХ) и индивидуальными предпринимателями (ИП) приходилось менее 1% его общей посевной площади (3.3–6.8 тыс. га). Однако, в 2018 г. доля небольших полей гороха, возделываемого КФХ и ИП резко увеличилась до 222 тыс. га и составила 20.7% от общей площади посевов гороха.

Широкое распространение нулевой и минимальной обработки почвы с середины 1980-х гг. способствовало меньшей гибели личинок и куколок в период окончания их развития в зёрнах падалицы и зимующих жуков по сравнению со вспашкой. В Центрально-Чернозёмной зоне при заделке падалицы гороха, заражённой личинками зерновки, на глубину 5 см к осени выход жуков составил 91%, на 10 см – 78, на 15 см – 58 и на 20 см – 16% [Иванова, 2009]. В Воронежской обл. экспериментально установлено, что 82% молодых жуков способны выйти на поверхность почвы с глубины 5 см, при заделке падалицы на глубину более 10 см они, как правило, погибают [Алехин, Иванова, 2010].

Существенное влияние на численность и вредоносность гороховой зерновки оказывают сроки сева гороха. В оптимальной для развития *B. pisorum* Центрально-Чернозёмной зоне при ранних сроках сева гороха повреждённость его

зёрен личинками жука составляет в среднем 4.8, при средних – 6.2, при поздних сроках – 8.2% [Иванова, 2009]. В США и Австралии, напротив, данным фитофагом в наибольшей степени повреждаются посевы гороха ранних, а в наименьшей – поздних сроков сева [Васильев, 1941].

Хранение заражённых зерновкой семян гороха в хранилищах и их последующий посев, а также транспортировка и посев заражённого посевного материала – важный фактор распространения и поддержания численности популяций зерновки в более северных районах с неблагоприятными полевыми условиями для её зимовки.

Выводы

1. Нативный ареал гороховой зерновки (*Bruchus pisorum*) в значительной мере совпадает с областью естественного распространения её кормовых растений: гороха посевного (*Pisum sativum*) и красно-жёлтого (*P. fulvum*).

2. Условия для домостикации гороха посевного и распространения его вредителя на новые территории сложились в голоцене, менее 12 тыс. лет назад в Передней Азии и прилежащих территориях. Современный ареал фитофага охватывает большую часть регионов культурного возделывания *P. sativum*.

3. В Европе гороховая зерновка как вредитель гороха получила распространение, по меньшей мере, с начала XVII в., в Северной Америке – с середины XVII в.; в Южной Африке – с 1912–1914 гг., в Эфиопии – с середины 1970-х гг., в Японии – с 1888 г., в Австралии – с 1931 г., в Новой Зеландии – с 2016 г.

4. В России к 1937, 1938 гг. распространение зерновки на север достигло 54° с. ш. С 1976 г. наблюдалось расширение её ареала в восточном и северо-восточном направлении. В 1980–1983 гг. она была зарегистрирована в Татарстане и Башкирии, в 2010–2012 гг. – в Кемеровской и Томской областях, в 2018 г. в Архангельской обл. Изолированный очаг высокой численности и вредоносности фитофага сформировался в Алтайском крае к 1999 г. Возможно дальнейшее расширение ареала на север до Ленинградской обл., на восток – до

Хакасии, юга Красноярского края, Иркутской обл., Бурятии и Забайкальского края.

5. К абиотическим факторам, ограничивающим распространение гороховой зерновки, относятся низкие зимние температуры при её зимовке в полевых условиях (ниже -9.5° ... -17° C) и в хранилищах (ниже -20° C), малая мощность снежного покрова в период зимовки, ливневые осадки и прохладная погода в период откладки яиц и отрождения личинок. Расширению ареала вида в России способствует общее потепление климата, с 1976 г. зима становится теплее, что благоприятно для развития и перезимовки зерновки.

6. Биотические факторы, благоприятствующие распространению зерновки, – это отсутствие конкурентов, развивающихся в семенах гороха в полевых условиях, увеличение площадей посевов гороха, восприимчивость большинства сортов гороха посевного к гороховой зерновке, способность её имаго перелетать на значительные расстояния (2–7 км) в поисках кормовых растений. Ограничивают численность фитофага выживание в одном зерне гороха только одной личинки, возделывание устойчивых сортов, высокая численность энтомофагов.

7. К антропогенным факторам распространения гороховой зерновки относятся влияние размеров и размещения посевных площадей гороха, технологии его возделывания и хранения. Увеличению численности и вредоносности зерновки способствует возрастание доли небольших по размерам посевных полей гороха, широкое распространение нулевой и минимальной обработки почвы, поздние сроки сева гороха.

8. Хранение заражённых зерновкой семян гороха в хранилищах и их последующий посев, а также транспортировка и посев заражённого посевного материала – важный фактор распространения и поддержания численности популяций гороховой зерновки в более северных районах с неблагоприятными полевыми условиями для её зимовки.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 0665-2019-0014 Лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений «Инвентаризация, мониторинг и картирование биологического разнообразия в агроландшафтах и агроэкосистемах с учётом меняющихся условий», № ААА-А-16-116080510098-1.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Алехин В.Т., Иванова И.Н. Гороховая зерновка в ЦЧР // Защита и карантин растений. 2007. № 6. С. 28–29.
- Алехин В.Т., Иванова И.Н. Тактика борьбы с вредителями гороха // Защита и карантин растений. 2010. № 4. С. 52–54.
- Аргунов П. Очерки сельского хозяйства Минусинского края: Объяснительный каталог сельскохозяйственно-го отдела музея. Казань: Типография Н.А. Ильешенко, 1892. 100 с.
- Берим М.Н., Саулич М.И. Вредители сельскохозяйственных культур. Ареал и зоны вредоносности *Bruchus pisorum* L. // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран. 2014 // (www.agroatlas.ru). Проверено 10.09.2019.
- Борзенкова Г.А. Иммунологическая оценка источников зернобобовых культур на устойчивость к вредителям и болезням в свете развития научного наследия Н.И. Вавилова // Научно-производственный журнал «Зернобобовые и крупяные культуры». 2012. № 4. С. 37–45.
- Васильев И.В. Происхождение и мировое распространение гороховой зерновки (*Bruchus pisorum* L.) // Вестник защиты растений. 1939. № 1. С. 44–45.
- Васильев И.В. Гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* L.) // Вестник защиты растений, 1941. № 1. С. 27–35.
- Вахитова Р.К. Повреждаемость сортообразцов гороха брехусом (*Bruchus pisorum* L.) в условиях Республики Башкортостан // Вестник Орловского государственного университета. 2009. № 6. С. 99–102.

- Вахитова Р.К. Формирование урожая гороха посевного в зависимости от элементов технологии возделывания в условиях Предуралья Республики Башкортостан: Дис. ... канд. с.-х. наук. Уфа, 2015. 167 с.
- Ганиев М.М., Недорезков Х.Г., Шарипов В.Д. Вредители и болезни зерна и зернопродуктов при хранении. М.: КолосС, 2008. 208 с.
- Говоров Л.И. Горох // Культурная Флора СССР. Т. 4. Зерновые бобовые. М.; Л.: Гос. изд-во совхоз. и колх. лит-ры, 1937. С. 229–336.
- Градобоева Т.П., Шешегова Т.К. Гороховая зерновка в Нечернозёмной зоне // Защита и карантин растений. 2013. № 8. С. 37–39.
- Давлетов Ф.А. Селекция неосыпающихся сортов гороха в условиях Южного Урала. Уфа: Гилем, 2008. 236 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет, 2019. 79 с.
- Зубарева К.Ю. Фенольные соединения – элемент защиты растений от гороховой зерновки // Научные основы повышения эффективности сельскохозяйственного производства. Орел: Орловский ГАУ, 2005. С. 141–143.
- Зубарева К.Ю. Структурно-биохимические особенности *Pisum sativum* L., определяющие их устойчивость к *Bruchus pisorum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2006. 24 с.
- Иванова И.Н. Агрэкологическое обоснование защиты посевов гороха от вредителей в Центральном Черноземье: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 2009. 23 с.
- Карпова А.И. Перспективы биологического метода борьбы с гороховой зерновкой при помощи яйцеда *Lathromeris senex* Grese (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение. 1950. Т. 31, вып. 1–2. С. 54–62.
- Кнечунас С.В. Основные вредители генеративных органов гороха и контроль их численности в Центральной Лесостепи Украины: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киев, 2010. 20 с.
- Костерин О.Э. Перспективы использования диких сородичей в селекции гороха (*Pisum sativum* L.) // Вавилонский журнал генетики и селекции. 2015. Т. 19. № 2. С. 154–164.
- Костерин О.Э. Горох абиссинский (*Lathyrus schaeferi* Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.) – проблематичный таксон // Вавилонский журнал генетики и селекции. 2017а. Т. 21. № 2. С. 158–169.
- Костерин О.Э. Эволюция и геогеография дикорастущих форм рода горох (*Pisum* L.): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2017б. 32 с.
- Лукьянович Ф.К. Значение и задачи изучения кормовых отношений растительноядных насекомых // Защита растений. 1938. Вып. 17. С. 15–24.
- Малаханов Ю.А. Полевая оценка сортов гороха на устойчивость к гороховой зерновке // Бюллетень ВИЗР. 1985. № 61. С. 72–78.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2011 году и прогноз развития вредных объектов в 2012 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2012. С. 150–172.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2012 году и прогноз развития вредных объектов в 2013 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2013. С. 223–242.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2013 году и прогноз развития вредных объектов в 2014 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2014. С. 303–327.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2014 году и прогноз развития вредных объектов в 2015 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2015. С. 345–374.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2015 году и прогноз развития вредных объектов в 2016 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2016. С. 509–537.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2016 году и прогноз развития вредных объектов в 2017 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2017. С. 392–419.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2017 году и прогноз развития вредных объектов в 2018 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2018. С. 422–467.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2018 году и прогноз развития вредных объектов в 2019 году. Вредители и болезни зернобобовых культур / ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр». М., 2019. С. 399–444.
- Поддубная Е.Н., Приданникова Е.Б. Защита гороха от вредных организмов в Западной Сибири // Защита растений и карантин. 2013. № 6. С. 18–20.
- Посылаева Г.А., Сергиенко А.Н., Рагулина А.В., Куценко А.А. Адаптивные способности биосистемы «горох – зерновка» // Известия Харьковского энтомологического общества. 1996. Т. 4, вып. 1–2. С. 137–139.
- Садовников Г.Г. Биологические особенности, распространённость, вредоносность и разработка мер

- борьбы с гороховой зерновкой (*Bruchus pisorum* L.) в Алтайском крае: Автореф. ... дис. канд. с.-х. наук. Курган, 2009. 22 с.
- Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Сост. М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. 550 с.
- Тарануха В.Г., Камасин С.С. Горох: значение, биология, технология: Научно-методическое пособие. Горки: Белорусская государственная сельскохозяйственная академия, 2009. 56 с.
- Фадеева А.Н. Формирование урожая гороха в условиях Татарии // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Татарской АССР. Казань, 1984. С. 55–59.
- Хролинский, Л.Г., Малаханов Ю.А. Триаспис и гороховая зерновка // Защита растений. 1979. № 10. С. 39.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Шустер М.М., Малаханов Ю.А. Усовершенствованные методические указания по оценке устойчивости образцов гороха к гороховой зерновке. М.: ВАСХНИЛ; ВИЗР, 1987. 25 с.
- Шарипов Х.Г. Зерновка – вредитель гороха // Сельские узоры. 1998. № 2. С. 15.
- Шпанев А.М., Лаптев А.Б. Гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* L.) в Каменной Степи Воронежской области // Вестник защиты растений. 2015. № 4(86). С. 36–40.
- Шуровенков Ю.Б., Алёхин В.Т. И снова о роли агротехники // Защита растений. 1995. № 9. С. 8–12.
- Avtzis D.N., Coyle D.R., Christopoulos V., Roques A. Biological invasions, national borders, and the current state of non-native insect species in Greece and the neighbouring Balkan countries // Bulletin of Insectology. 2017. Vol. 70. No. 2. P. 161–169.
- Bain A. A seventeenth-century beetle fauna from Colonial Boston // Historical Archaeology. 1998. Vol. 32. No. 3. P. 38–48.
- Bain A., Prévost M.-A. Environmental Archaeology and Landscape Transformation at the Seventeenth-Century Ferryland Site, Newfoundland // Historical Archaeology. 2010. Vol. 44. No. 3. P. 21–35.
- Beenen R., Roques A. Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Chapter 8.3. In: Roques A. et al. (eds). Alien terrestrial arthropods of Europe // BioRisk. 2010. Vol. 4. No. 1. P. 267–292.
- Berdnikov V.A., Trusov Y.A., Bogdanova V.S., Kosterin O.E., Rosov S.M., Nedel'kina S.V., Nikulina Y.N. The neoplastic pod gene (Np) may be a factor for resistance to the pest *Bruchus pisorum* L. // Pisum Genetics. 1992. Vol. 24. P. 37–39.
- Biology and control of the pea weevil in Lotien, Hupen // Acta Entomologica Sinica. 1966. Vol. 15. No. 4. С. 288–293.
- Byrne O.M.T. Incorporation of pea weevil resistance from wild pea (*Pisum fulvum*) into cultivated field pea (*Pisum sativum*): Diss. ... Doctor of Philosophy. Perth, Australia, 2005. 135 p.
- Campbell J.M., Sarazin M.J., Lyons D.B. Canadian beetles (Coleoptera) injurious to crops ornamentals, stored products and buildings // Agriculture Canada, Research branch. 1989. Publication 1826. 491 p.
- Clement S.L. On the function of pea flower feeding by *Bruchus pisorum* // Entomologia Experimentalis et Applicata. 1992. Vol. 63. No. 2. P. 115–121.
- Clement S.L., Hardie D.C., Elberson L.R. Variation among Accessions of *Pisum fulvum* for Resistance to Pea Weevil // Crop Science. 2002. Vol. 42. P. 2167–2173.
- Cooley R.A. Ninth annual report of the state entomologist of Montana // Bulletin of the Montana Agricultural Experiment Station. 1912. Vol. 88. P. 85–106.
- Davis H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 3. Edinburgh, 1970. 302 p.
- Doss R.P., Oliver J.E., Proebsting W.M., Potter S.W., Kuy S., Clementi S.L., Williamson R.T., Carney J.R., De Vilbiss E.D. Bruchins: Insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2000. Vol. 97. No. 11. P. 6218–6223.
- Esmelealem M., Adane T. Effect of harvesting and threshing time and grain fumigation of field // In: Proceedings of the 2nd Annual Regional Conference on Completed Crops Research Activities, 18–21 September 2007. Bahir Dar, Ethiopia, 2007. P. 109–120.
- Gari A.T. Pea weevil (*Bruchus pisorum* L.) Resistance and Genetic Diversity in Field Pea (*Pisum sativum* L.): Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences. Alnarp, 2015. 38 pp.
- Geiter O., Homma S., Kinzelbach R. Bestandsaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Berlin, 2002. 173 S.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF), 2019. Электронный ресурс // (<https://www.gbif.org/occurrence/search?q=Bruchus%20pisorum>). Проверено 10.09.2019.
- Haddis Y., Dargie T. Characterization of dekokko (*Pisum sativum* var. *abyssinicum*) accessions by qualitative traits in the highlands of Southern Tigray, Ethiopia // African Journal of Plant Science. 2013. 7(10). P. 482–487.
- Invasive Species Compendium, 2018. CAB International // (<http://www.cabi.org/isc>). Проверено 10.09.2019.
- Kenis M. 4. Insects – Insecta. In: Wittenberg R. (ed.). An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland // CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape, 2005. P. 131–212.
- Kollar V. Über die Lebensweise von *Bruchus pisi* und seine Schädlichkeit // Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. 1854. Band IV. S. 27–30.
- Larson A.O., Brindley T.A., Hinman F.G. The local dispersal of the pea weevil // Journal of Economic Entomology. 1933. Vol. 26. P. 1063–1068.
- Majka C., Langor D. The Bean Weevils (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) of Atlantic Canada // Journal of the Acadian Entomological Society. 2011. Vol. 7. P. 75–82.
- Maxted N., Ambrose M. Peas (*Pisum* L.). In: Maxted N., Bennett S.L. (eds.). Plant Genetic Resources of

- Legumes in the Mediterranean // Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. Vol. 39. P. 181–190.
- Mito T., Uesugi T. Invasive Alien Species in Japan: The Status Quo and the New Regulation for Prevention of their Adverse Effects // Global Environmental Research. 2004. Vol. 8. No. 2. P. 171–191.
- Morton R.L., Schroeder H.E., Bateman K.S., Chrispeels M.J., Armstrong E., Higgins, T.J.V. Bean α -amylase inhibitor 1 in transgenic peas (*Pisum sativum*) provides complete protection from pea weevil (*Bruchus pisorum*) under field conditions // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2000. Vol. 97. No. 8. P. 3820–3825.
- Newman L.J., Elliot H.G. The pea weevil, *Bruchus pisorum* (L.) // Journal of agriculture of Western Australia. 1938. Vol. 15. P. 156–158.
- Nikolova I.M., Georgieva N.A. Evaluation of damage caused by *Bruchus pisorum* L. (Coleoptera: Chrysomelidae) on some parameters related to seed quality of pea forage cultivars (*Pisum sativum* L.) // Journal of Central European Agriculture. 2015. Vol. 16. No. 3. P.330–343.
- Olalquiaga G. Pests of edible legumes in Chile // FAO plant protection Bulletin. 1953. Vol. 11. P. 166–168.
- Rabitsch W., Schuh R. Käfer (Coleoptera) // In: Essl F., Rabitsch W. (eds.). Neobiota in Österreich. Wien: Umweltbundesamt, 2002. P. 324–346.
- Reddy G. V.P. Sharma A., Gadi R.L. Biology, Ecology, and Management of the Pea Weevil (Coleoptera: Chrysomelidae) // Annals of the Entomological Society of America. 2017. Vol. 20. No. 10. P. 1–11.
- Scheepers L.C. Genetic origins of the introduced pea weevil (*Bruchus pisorum*) population in Ethiopia: Dis. submitted in fulfilment of the requirements for the degree of Magister Scientiae in the Faculty of Natural and Agricultural Sciences Department of Genetics. Bloemfontein, South Africa: University of the Free State, 2012. 97 p.
- Šefrová H., Laštůvka Z. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2005. Vol. 53. No. 4. P. 151–170.
- Skaife S.H. Pea and Bean Weevils // Bulletin of the Department of Agriculture of the Union of South Africa, Pretoria. 1918. No. 12. P. 1–32.
- Somerfield K.G. Recent aspects of stored product entomology in New Zealand // New Zealand Journal of Agricultural Research. 1981. Vol. 24. P. 403–408.
- Stejskal V., Aulicky R., Kucerova Z. Pest control strategies and damage potential of seed-infesting pests in the Czech stores – a review // Plant Protection Science. 2014. Vol. 50. P. 165–173.
- 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. Sofia; Moscow: Pensoft publ., 2009. 112 p.
- Townsend C. Contribution to the flora of Iraq. V. Notes on Leguminosales // Kew Bulletin. Official Journal of the Royal Botanic Gardens. 1968. Vol. 2. P. 435–458.
- Waterhouse D.F., Sands D.P.A. Classical Biological control of arthropods in Australia // In: Australian Centre for International Agricultural Research. Monograph Series. Canberra, 2001. No. 77. 559 p.
- Whitehead F.E. The pea weevil problem // Journal of Economic Entomology. 1930. Vol. 23. P. 398–401.
- Yoshida T. 1959. Local distribution of the eggs of the pea weevil, *Bruchus pisorum* L. // Natural Science. 1959. Vol. 6. P. 11–21.
- Yoshida T. Historical review of bruchid studies in Japan // In: Fujii K., Gatehouse A.M.R., Johnson C.D., Mitchel R., Yoshida T. (eds.). Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution. Kluwer, Dordrecht, 1990. P. 1–24.

DISTRIBUTION AND BIOLOGY OF INVASIVE SPECIES OF PEA WEEVIL (*BRUCHUS PISORUM*)

© 2019 Kaplin V.G.

All-Russian Institute of Plant Protection, St Petersburg-Pushkin 196608, Russia.
e-mail: ctenolepisma@mail.ru

The review of literary sources on ecology, biology, distribution of pea weevil and its main food plant – *Pisum sativum*, the influence of abiotic biotic and anthropogenic factors on the invasive process, phytosanitary condition of pea crops in Russia is presented. The main stages and areas of cultivation of pea and invasion of pea weevil from their primary habitat in Western Asia are traced; the factors and reasons causing them are considered. In Russia, the economic importance of pea weevil has increased since the mid-1980s, which coincided with the spread of no-till and minimum tillage, climate warming, and a decrease in the size of farms. There was an expansion of its spread in the Eastern and North-Eastern directions. Insulated hearth of high density and harmfulness of the weevil was formed in the Altai region in 1999. In 1980–1983 pea weevil was registered in Tatarstan, Bashkiriya, in 2010–2012 – in the Kemerovo and Tomsk regions. From 2008 to 2018 there was an expansion of the range of this invader to the North up to the Arkhangelsk region inclusive.

Key words: *Pisum sativum*, Western Asia, continents, directions and factors of invasion, invasive process, naturalization.

СОДЕРЖАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ВОДОТОКАХ И ВОДОЁМАХ ПРИ ЗАСЕЛЕНИИ ИХ БОБРАМИ (*CASTOR FIBER L.*)

© 2019 Кацман Е.А.^{а, *}, Суздалева А.Л.^{б, **}, Осипов В.В.^{с, d, ***},
Башинский И.В.^{а, ****}

^а Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

^б ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский университет «МЭИ», Москва, 111250, Россия

^с Государственный природный заповедник Приволжская лесостепь, Пенза, 440031, Россия

^d Саратовский филиал ФГБНУ «ВНИРО» Саратов, 410002, Россия

e-mail: *elenkz05@gmail.com, **SuzdalevaAL@mpei.ru, ***osipovv@mail.ru; **** ivbash@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2019. После доработки 19.10.2019. Принята к публикации 11.11.2019.

Исследования показали, что в целом для бобровых прудов, стариц заселённых бобрами, а также незапруженных водотоков характерно превышение предельно допустимых концентраций для аммония (ПДК – 2 мг/л, превышение в 76% проб) и фосфатов (3.5 мг/л, 64%). Реже превышения встречались для нитритов (3.3 мг/л, 28%), и совсем эпизодически для нитратов (45 мг/л, 2%). При этом различия между концентрациями соединений биогенных элементов в водоёмах, заселённых бобрами, и не заселёнными водоёмами не имели статистической значимости. Достоверные различия наблюдались лишь для разнотипных водоёмов, что было связано с их водным режимом. Присутствие или отсутствие бобров, а также их плотность и численность, не приводили к значимым изменениям концентраций биогенных соединений. Изученные водоёмы окружены территориями, характеризующимися высоким уровнем сельскохозяйственной деятельности, и на этом фоне влияния бобров на концентрации биогенных элементов в воде не наблюдалось.

Ключевые слова: бобр, биогенные элементы, гидрохимия, эвтрофирование, антропогенное воздействие, лесостепь.

Введение

Восстановление ранее исчезнувших популяций обыкновенного (речного) бобра (*Castor fiber L.*) в водных системах Российской Федерации и увеличение его численности рассматривается как успех природоохранной деятельности [Saveljev, Safonov, 1999] и является результатом многолетних усилий по реинтродукции этого вида, интенсивно проводившейся, начиная с середины прошлого века [Жарков, Соколов, 1967]. Вместе с тем, строительство бобрами плотин затрудняет сток воды, приводит к затоплению, подтоплению и заболачиванию прибрежных территорий и существенным образом влияет на гидрохимический режим водоёмов и биогеохимические

процессы, что было показано и для канадского бобра, *C. canadensis* [Naiman et al., 1986; 1991; 1994; Maret et al., 1987; Correll et al., 2000; Lazar et al., 2015; Johnson, 2017], и для обыкновенного бобра [Крылов, 2005; Экосистема..., 2007; Вечерский, 2008; Отюкова, 2009]. По этой причине бобры рассматриваются как виды-эдикаторы (ключевые виды), формирующие условия существования для многих других видов. Их вселение на новые территории способно вызывать значимые изменения в структурно-функциональной организации водных и наземных экосистем [Rossel et al., 2005]. Некоторые из этих явлений могут иметь негативные последствия. К их числу относится вызываемое жизнедеятельностью

бобров эвтрофирование водоёмов, то есть поступление в водную среду избыточного количества соединений биогенных элементов или биогенов (главным образом, азота и фосфора), вызывающее дисбаланс продукционных и деструкционных процессов. Это проявляется в форме вспышек развития фитопланктона [Крылов, 2005] и интенсификации зарастания водных объектов.

Несмотря на то, что исторически обыкновенный бобр – нативный вид, его отсутствие в экосистемах в течение столетий позволяет считать его новым видом, с не всегда ясными последствиями для экосистем, которые существенно изменились за время его отсутствия. По сравнению с лесной зоной в лесостепных ландшафтах восстановление бобров можно функционально рассматривать как внедрение нового вида с гораздо большими основаниями. В этих районах бобры существуют на границе своего исторического ареала, заселяют не типичные местообитания с низкой обводнённостью и слабой кормовой базой. Кроме того, за время отсутствия бобров в лесостепных регионах происходило интенсивное строительство прудов и водохранилищ на малых реках [Мишон, 2003; Минников и др., 2016]. Помимо этого, вселению бобров способствовало создание сети лесополос, которые улучшили кормовую базу для данного вида.

Эвтрофирование вод на участках бобровых поселений носит многоплановый характер. Он складывается из непосредственного воздействия бобров на химизм среды за счёт выделения в воду экскрементов и изменений гидрохимического режима водоёмов, прямо или косвенно обусловленных возводимыми ими плотинами и поступающими в воду остатками, потребляемой ими растительности. Бобры являются сравнительно крупными животными, объёмы потребляемой ими пищи и экскреции продуктов жизнедеятельности всегда довольно велики [Лавров, 1981]. Даже относительно небольшие поселения этого вида могут стать значимым источником зоогенного загрязнения [Авилова и др., 1994]. Этот процесс практически всегда сопровождается обогащением воды биогенными элементами и может быть

обозначен как «зоогенное эвтрофирование» [Крылов, 2005]. На участках бобровых поселений процесс протекает весьма интенсивно. Показано, что из колонии канадских бобров, состоящей всего из шести особей, может ежегодно поступать более 10 г азота на каждый квадратный метр поверхности водного объекта [Naiman, Melillo, 1984].

Влияние бобровых плотин на процесс эвтрофирования носит неоднозначный характер. В образованных благодаря их постройке прудах при определённых условиях могут интенсифицироваться процессы самоочищения, что приводит к улучшению качества воды в речных бассейнах [Maret et al., 1987]. Но, с другой стороны, в результате строительства бобровых плотин могут образовываться застойные зоны [Hammerson, 1994], в которых происходит накопление загрязнителей. Таким образом, возникновение бобровых поселений может иметь как позитивные, так и негативные экологические последствия. Известно, что содержание азота в илах прудов, сооружённых канадским бобром *S. canadensis*, может быть в 1000 раз выше, чем на соседних участках реки [Naiman, Melillo, 1984]. После перекрытия водотока бобровой плотиной скорость накопления этого элемента в донных грунтах увеличивается в 9–44 раза [Francis et al., 1985]. В этих условиях происходит также накопление и другого биогенного элемента, вызывающего эвтрофирование водных объектов – фосфора [Klotz, 1998]. Следует также отметить, что содержание биогенов в воде возрастает также в результате разложения древесины, используемой бобрами для сооружения плотин и хаток [Devito, Dillon, 1993]. Наряду с процессом аккумуляции биогенов в донных грунтах происходит и их вымывание. Поэтому возникновение бобровых поселений может существенно изменить фоновое содержание этих элементов в воде [Dodds, Castenholz, 1988; Correll et al., 2000; Władzki et al., 2011].

Исследования по влиянию бобров на гидрохимический режим водных экосистем первоначально проводились, главным образом, на Североамериканском континенте [Francis et al., 1985; Naiman, Melillo, 1984; Puttock et al.,

2017]. В России эти работы начаты позднее и пока немногочисленны [Крылов и др., 2005; Цельмович, Отюкова, 2006; Экосистема..., 2007; Отюкова, 2009; Gatti et al., 2018]. Одной из основных задач в этой области является определение уровня развития бобровых поселений (численность бобров, количество прудов и их возраст), по достижению которого их существование способно изменить состояние водоёмов. Проведение подобных исследований на первых этапах формирования бобровых популяций позволяет оценить существующие тенденции изменения гидрохимического режима и своевременно создать научную базу для разработки мер по предотвращению негативных экологических последствий реинтродукции и саморасселения данного вида. По этой причине очень подходящими для подобных исследований являются лесостепные и степные **ландшафты**, которые представлены в **Государственном природном заповеднике «Приволжская лесостепь»**, вселение бобров в которые происходило лишь в последние десятилетия [Bashinskiy, Osipov, 2018]. Особенностью лесостепных и степных зон является слабая обводнённость территории и низкий озёрный фонд [Измайлова, Драбкова, 2016]. Водоёмы этих природных зон характеризуются относительно слабым водообменном и, следовательно, более подвержены накоплению загрязнителей и биогенных соединений. Кроме того, лесостепные ландшафты являются одними из наиболее охваченных сельскохозяйственной деятельностью территорий, с которых в водные системы всегда поступает большое количество биогенов. Это связано как с использованием удобрений и сбросом сточных вод с животноводческих ферм, так и с широким распространением чернозёмных почв, богатых соединениями азота и фосфора. В результате эрозии почвенного покрова, неизбежно сопутствующей сельскохозяйственному освоению, и поверхностному смыву, эти биогены попадают в водоёмы и водотоки. Деятельность же бобров приводит к образованию большого количества стоячих и слабопроточных прудов, в которых может происходить накопление биогенных соединений,

и появляются стартовые условия для вспышек развития фитопланктона – «цветений воды».

Таким образом, может наблюдаться своеобразный синергизм антропогенного и зоогенного эвтрофирования.

Целью нашей работы стала оценка содержания биогенных элементов в составе растворённых в воде ионов неорганических соединений в бобровых водоёмах лесостепи и анализ их распределения в зависимости от уровня бобрового воздействия.

Материалы и методы

Исследование проводилось в мае и августе в 2016–2017 гг. на территории и в охранной зоне Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» (участок Островцовская лесостепь, Колышлейский район Пензенской области). Нами были рассмотрены шесть бобровых прудов, восемь стариц, пять из которых в 2016 г. и три в 2017 г. были заселены бобрами (табл. 1), и девять русловых участков (в том числе на месте спущенных бобровых прудов) в двух малых реках – Южная и Селимутка бассейна р. Хопёр (рис. 1).

Все водоёмы отличались небольшими размерами. Исследованные старицы находятся в лимнофазе и не затапливались р. Хопёр в течение нескольких лет. Средняя площадь стариц составляла 3400 м², с разбросом значений от 200 до 45 000 м². Максимальная глубина наблюдалась весной (4–5 м), летом уровень сильно падал (1.5–2 м). Площадь бобровых прудов в среднем равнялась 21 000 м² и также значительно различалась, от 300 до 100 000 м². Глубина была стабильна, составляла 1.5–2.0 м. Ширина водотоков не превышала 3 м, глубина в среднем была 0.4 м. Бобровые плотины на изученных водотоках существовали всё время наблюдений, их высота была около 1 м, длина варьировала от 2 до 70 м. Исключение составлял крупный пруд в верхнем течении р. Селимутка, где протяжённость плотины составляла более 300 м. Особенности обитания бобров на этом участке и подробная характеристика строительной деятельности приведены в наших предыдущих работах [Осипов, Башинский, 2018; Bashinskiy, Osipov, 2018].

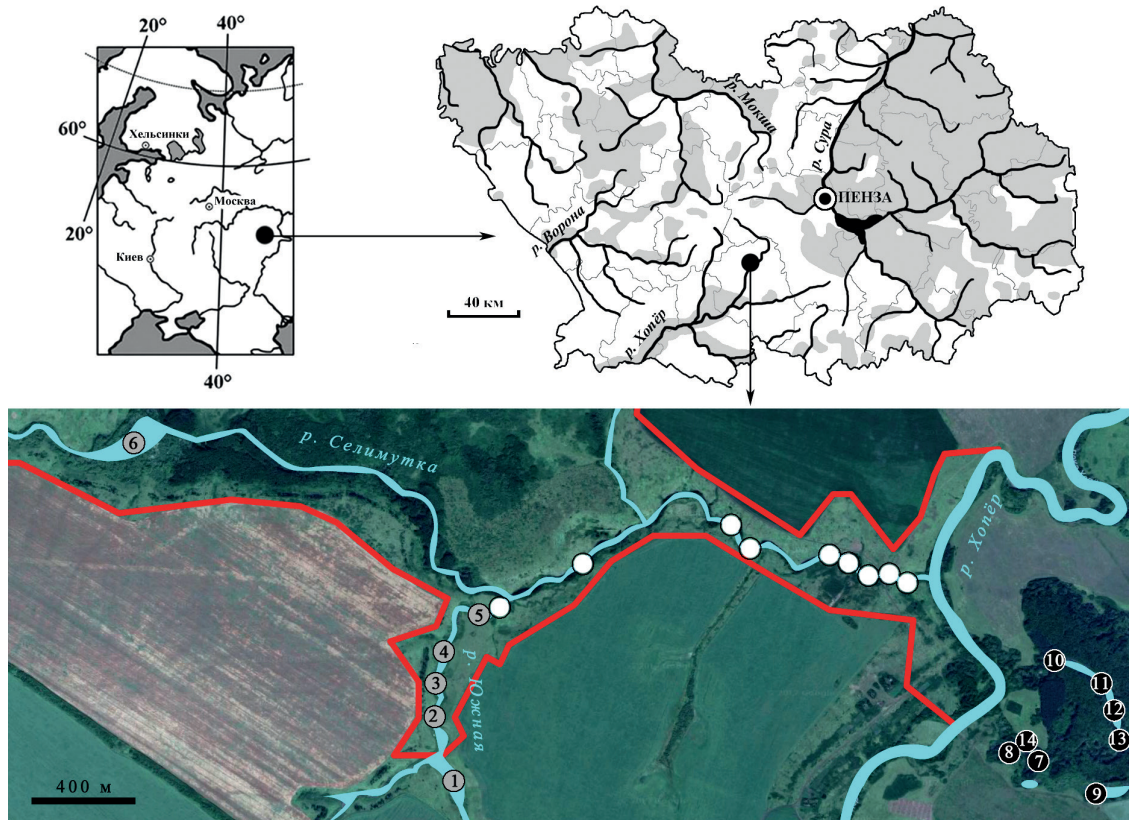


Рис. 1. Район исследований. Кружками показаны точки взятия проб – водотоки (белый цвет), бобровые пруды (серый), старицы (чёрный). Тёмно-серой линией обозначена граница заповедника «Приволжская лесостепь».

Участок заповедника вместе с долиной реки окружены сельскохозяйственными угодьями. Большая часть территории используется под посевы (подсолнух, кукуруза, пшеница, гречиха), остальное используется как сенокосы. Расстояние от изученных водотоков и водоёмов до сельскохозяйственных земель в среднем составляло 80 м, максимальная удалённость бобровых прудов была 250 м, стариц – 500 м.

Уровни содержания биогенных соединений (нитраты, нитриты, аммонийный азот, фосфаты) в воде определялись с помощью фотоколориметра «Экотест – 2020» дважды в год в начале и конце лета. Пробы анализировались в 3–7 повторностях по аттестованной методике ЗАО «Крисмас+». Всего было обработано 88 проб. Уровень загрязнения биогенными соединениями оценивался в соответствии с требованиями гигиенических норм ГН 2.1.5.1315-03 [Предельно допустимые концентрации..., 2003].

Учёты численности бобров проводились в апреле и октябре по методу мощности поселений [Борисов, 1986]. Постоянно на изученных

водоёмах наблюдалось две-три семьи, которые регулярно посещали часть водоёмов. Присутствие бобров в водоёмах фиксировалось по наличию свежих погрызов по берегам, наличию троп и следов. Наличие бобров в разных водоёмах показано в табл. 1. Всего было взято 32 пробы в заселённых бобрами водоёмах, по 16 в прудах и старицах. Остальные пробы были взяты в водоёмах и водотоках, не заселённых бобрами. Средняя плотность особей в старицах была существенно выше (2.4 ± 2.4 бобра на 1000 м^2 водной площади), чем в бобровых прудах (1.3 ± 1.1 бобра на 1000 м^2).

Статистическая обработка данных проводилась в пакетах программ Microsoft Excel 2007, Statistica 7.0 и Past 3. Для анализа достоверности различий использовался критерий Манна – Уитни (U). Для сравнения расхождений разных выборок применяли Евклидово расстояние. Для оценки корреляционных связей использовался ранговый коэффициент Спирмена (R_s). Использование только непараметрических критериев обуславливалось не только разме-

Таблица 1. Наличие бобров в исследованных водоёмах.

	Номер	Площадь, м ²	2016		2017	
			конец весны	конец лета	конец весны	конец лета
Б о б р о в ы е пруды	1	22 390	нет бобров	нет бобров	нет бобров	нет бобров
	2	2344	нет бобров	нет бобров	бобры	бобры
	3	1887	бобры	бобры	бобры	бобры
	4	1385	бобры	бобры	нет бобров	нет бобров
	5	333	бобры	бобры	бобры	бобры
	6	96 855	бобры	бобры	бобры	бобры
Старицы	7	2275	нет бобров	нет бобров	нет бобров	нет бобров
	8	2921	бобры	бобры	нет бобров	нет бобров
	9	44 920	бобры	бобры	бобры	бобры
	10	694	нет бобров	нет бобров	нет бобров	нет бобров
	11	1724	бобры	бобры	бобры	бобры
	12	4301	бобры	бобры	бобры	бобры
	13	783	бобры	бобры	нет бобров	нет бобров
	14	2146	нет бобров	нет бобров	нет бобров	нет бобров

Примечание. Номера точек соответствуют номерам на рис. 1.

ром выборки, но и характером распределения данных, отличного от нормального.

Результаты

Распределение биогенных соединений в разных типах водоёмов показано на рис. 2.

В 2016 г. по концентрациям выделялись фосфаты, но в 2017 г. их содержание существенно снизилось. В 2017 г. максимальные значения наблюдались для нитратов, которые годом ранее имели наименьшие концентрации. Межгодовые различия статистически значимы по концентрациям фосфатов ($p=0.0001$), нитратов ($p=0.0001$) и аммония ($p=0.0002$). В целом для территории характерно превышение предельно допустимых концентраций для аммония (ПДК – 2 мг/л, превышение в 76% проб) и фосфатов (3.5 мг/л, 64%). Реже превышения встречались для нитритов (3.3 мг/л, 28%), и совсем эпизодически для нитратов (45 мг/л, 2%).

При этом между величинами концентраций большинства соединений биогенных элементов в разных типах водоёмов достоверных различий в большинстве случаев не было найдено (табл. 2). В 2016 г. наблюдались отличия стариц от прудов и водотоков по значениям концентрации аммонийного азота, что вероят-

но связано с гидрометеорологическими условиями года, сопровождавшимися снижением глубины водных объектов в летний период. По нитратам наблюдались различия между старицами и прудами в 2017 г., и между прудами и водотоками в 2016 г.

Сезонные различия разных типов водоёмов также не выражены (табл. 3). Лишь концентрации аммонийного азота по сезонам отличались в старицах, что приводило и к статистически значимым отличиям этих водоёмов от бобровых прудов летом. Высокие темпы высыхания в старицах могли приводить к тому, что объёмы воды уменьшались, и воздействие бобров на оставшийся водоём возрастало, из-за чего могли увеличиваться концентрации этого элемента. Бобровые пруды же более стабильны по водному режиму. Кроме того, поселения бобров на водотоках состоят из пяти-шести прудов и охватывают большую территорию, таким образом, посещение прудов бобрами может быть менее частым, чем в старицах, где поселения ограничены двумя-тремя старицами. К тому же, несмотря на наличие плотин, водообмен прудов может быть очень интенсивным [Woo, Waddington, 1990]. По всем этим причинам, в прудах, начиная с весны,

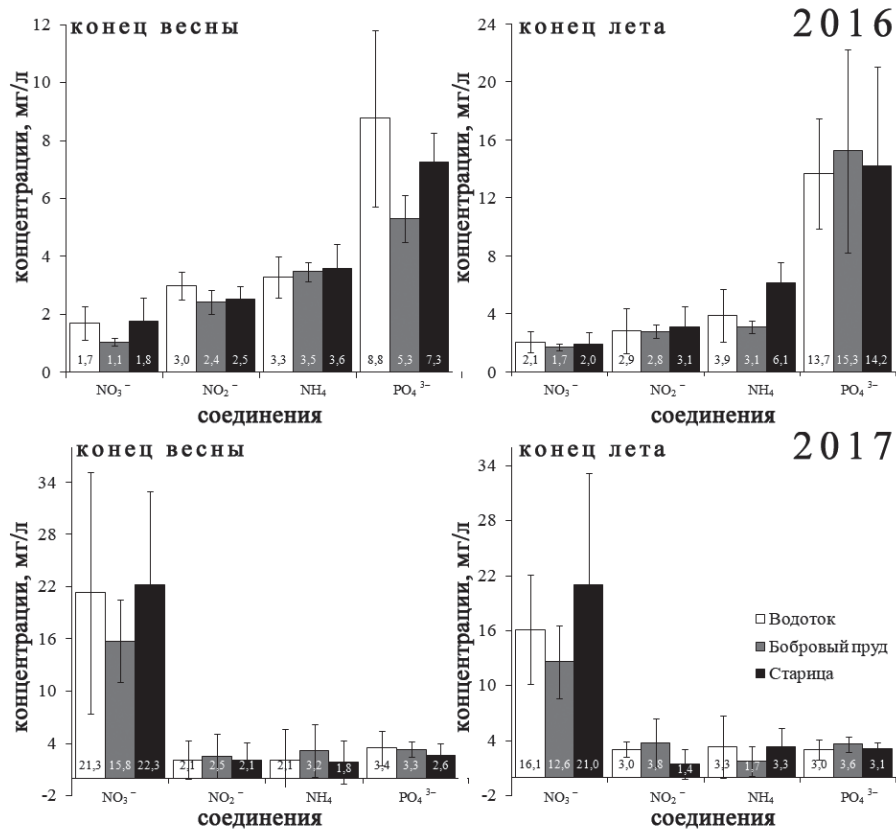


Рис. 2. Средние концентрации биогенных соединений в разных типах водоёмов (водотоки вне бобровых поселений – белый цвет, бобровые пруды – серый, старицы – чёрный).

отмечалась тенденция уменьшения концентрации аммонийного азота, а в старицах данный гидрохимический показатель за тот же период возрастал.

Некоторые различия прудов и стариц отмечались также для изменений (разности значений в начале и конце лета) концентрации аммонийного азота в период с конца весны

Таблица. 2. Значения критерия Манна – Уитни для концентраций соединений биогенных элементов в исследованных водных объектах.

		NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻
Старицы / Бобровые пруды	2016	U=45, p=0.15	U=64, p=0.74	U=31, p=0.02	U=56, p=0.45
	2017	U=50, p=0.03	U=68, p=0.20	U=94, p=0.94	U=62, p=0.11
	все	U=263, p=0.27	U=287, p=0.43	U=265, p=0.23	U=316, p=0.8
Старицы / Водотоки	2016	U=124, p=0.95	U=115, p=0.69	U=68, p=0.03	U=98, p=0.28
	2017	U=107, p=0.21	U=109, p=0.23	U=122, p=0.44	U=133, p=0.72
	все	U=487, p=0.51	U=440, p=0.19	U=413, p=0.1	U=476, p=0.4
Бобровые пруды / Водотоки	2016	U=44, p=0.03	U=68, p=0.3	U=82, p=0.7	U=65, p=0.24
	2017	U=78, p=0.2	U=104, p=0.88	U=102, p=0.81	U=86, p=0.35
	все	U=338, p=0.35	U=370, p=0.68	U=386, p=0.87	U=368, p=0.65

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Таблица 3. Значения критерия Манна – Уитни для концентраций соединений биогенных элементов в разных водоёмах в разные сезоны года.

		NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻
Весна / Лето	Бобровые пруды	U=54, p=0.7	U=39, p=0.17	U=41, p=0.21	U=42, p=0.24
	Старицы	U=112, p=0.98	U=109, p=0.89	U=61, p=0.03	U=86, p=0.29
	Все	U=328, p=0.85	U=287, p=0.36	U=288, p=0.36	U=252, p=0.12
Бобровые пруды / Старицы	Весна	U=59, p=0.24	U=81, p=0.95	U=66, p= 0.41	U=72, p=0.58
	Лето	U=71, p=0.57	U=63, p=0.33	U=34, p=0.009	U=71, p=0.55
	Все	U=263, p=0.22	U=287, p=0.44	U=265, p=0.23	U=316, p=0.8

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Таблица 4. Значения критерия Манна – Уитни для изменений концентраций соединений биогенных элементов в разных водоёмах и в разные годы.

		NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻
Бобровые пруды / Старицы	2016	U=10, p=0.27	U=12, p=0.43	U=1, p=0.005	U=11, p=0.34
	2017	U=19, p=0.57	U=22.5, p=0.87	U=11, p=0.09	U=20, p=0.66
	Все	U=76, p=0.76	U=73.5, p=0.65	U=29, p=0.004	U=81, p=0.96
2016 / 2017	Бобровые пруды	U=0, p=0.004	U=11, p=0.54	U=14, p=0.93	U=5, p=0.08
	Старицы	U=20, p=0.40	U=12, p=0.07	U=21, p=0.44	U=26, p=0.87
	Все	U=33, p=0.008	U=49, p=0.07	U=68, p=0.43	U=59, p=0.21

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Таблица 5. Значения критерия Манна – Уитни для концентраций соединений биогенных элементов в водоёмах с бобрами и без них (данные за два года).

	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻
Старицы	U=79, p=0.35	U=90, p=0.65	U=99, p=0.97	U=85, p=0.53
Бобровые пруды	U=43, p=0.75	U=44, 0.80	U=48, p=1	U=43, p=0.75
Все типы водоёмов	U=330, p=0.88	U=318, p=0.72	U=305, p=0.54	U=326, p=0.82

до конца лета (табл. 4). Наиболее явно эти различия наблюдались в 2016 г., когда перепад уровня воды в старицах был существеннее [Bashinskiy et al., 2019]. Также отмечались межгодовые различия по изменениям концентраций нитратов, которые проявлялись, прежде всего, в прудах.

Анализ содержания биогенных соединений в водоёмах с присутствием и отсутствием бобров вообще не показал значимых различий (табл. 5).

Как и присутствие бобров в водоёме, так и их численность не коррелируют с содержанием большинства биогенных соединений (табл. 6). Вместе с тем, в старицах отмечается слабая, но достоверная корреляция по фос-

фатам. При этом для плотности (показателя, учитывающего размер водоёмов) значимых значений коэффициента Спирмена не найдено.

Несмотря на отсутствие достоверных различий между выборками, можно предположить, что различия в концентрациях биогенных соединений в зависимости от присутствия бобров проявляются по-разному в старицах и прудах (рис. 3).

Присутствие бобра в старицах приводит к более сильным изменениям в концентрациях биогенных соединений группы азота, по сравнению с присутствием бобров в прудах. На концентрации фосфатов присутствие бобров оказывает большее влияние в прудах.

Таблица 6. Значения коэффициента Спирмена связи содержания биогенных соединений в водоёме с численностью и плотностью бобров (данные за два года).

	Численность			Плотность		
	Бобровые пруды	Старицы	Все водоёмы с бобрами	Бобровые пруды	Старицы	Все водоёмы с бобрами
NO_3^-	-0.17	0.18	0.1	-0.25	-0.1	-0.19
NO_2^-	0.34	0.13	0.18	0.01	0.25	0.1
NH_4^+	-0.11	-0.45	-0.19	0.47	-0.34	0.09
PO_4^{3-}	-0.04	-0.54	-0.29	0.26	0.05	0.13

Примечание. Жирным шрифтом выделены значимые корреляции, $p < 0.05$.

Обсуждение

Наши данные показали, что для большинства изученных водоёмов характерны повышенные концентрации биогенных соединений (прежде всего, аммония и фосфатов). Такое содержание в данных природных условиях может с большой вероятностью указывать на существование эвтрофных и даже гиперэвтрофных условий во всех изученных водоёмах [Гашкина, 2011]. При этом наблюдаются существенные межгодовые различия, которые можно объяснить различиями в обработке полей и использованием разных удобрений, так как в разные годы поля засеивались разными культурами (подсолнечник, пшеница, кукуруза). Поскольку обработка полей на

территориях, прилегающих к ООПТ, ведётся тайно и зачастую незаконно, установить точные характеристики поступающих удобрений и особенности культивирования невозможно, мы лишь можем оперировать наблюдениями и устными сведениями, полученными от местных жителей. Кроме этого, на различия в концентрациях биогенных соединений может оказывать влияние водный режим. В старицах происходят существенные колебания уровня воды как в разные годы, так и в течение летнего сезона. Бобровые пруды же были стабильны в течение всего периода наблюдений. С этим, видимо, связаны имеющиеся достоверные различия по концентрациям биогенов в разных типах водоёмов.

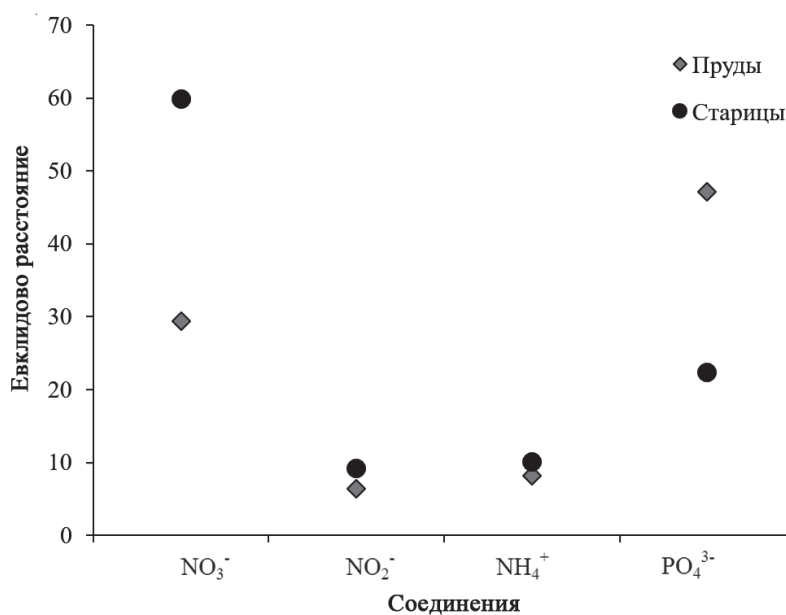


Рис. 3. Евклидово расстояние для проб из водоёмов с бобрами и без них.

В нашем исследовании показано, что между разными типами водоёмов могут быть достоверные различия в водном режиме. Более интенсивное высыхание стариц может провоцировать повышение плотности бобров и частоты их посещений водоёма. С другой стороны, уменьшение объёма воды приводит и к увеличению концентраций биогенов за счёт поступления извне. В любом случае, можно предполагать, что зоогенный вклад в эвтрофирование будет проявляться в старичных поселениях в большей степени, чем в прудовых (рис. 3).

При этом наше исследование не показало статистически значимых различий в водоёмах с разной степенью зоогенной нагрузки. Присутствие или отсутствие бобров, а также их плотность и численность, не приводили к значимым изменениям концентраций биогенных соединений. Вместе с тем, следует вспомнить, что соединения азота и фосфора в водоёмах весьма мобильны, а их динамика является совокупным результатом многих процессов. Они интенсивно поглощаются растениями и в значительных количествах выделяются в водную среду на самых первых этапах разложения погибших организмов, их отмерших частей и прижизненных выделений. Биогены практически всегда в значительном количестве присутствуют в водах поверхностного смыва и стоках, что было отмечено и в ходе проведённых исследований. По этим причинам зафиксировать постоянное достоверное увеличение в воде содержания соединений азота и фосфора можно только в случаях, когда процесс эвтрофирования водных объектов достиг весьма высокого уровня. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии подобной ситуации.

Некоторые материалы позволяют предположить, что исследованные водоёмы подвержены интенсивному эвтрофированию с окружающей их территории, характеризующейся высоким уровнем сельскохозяйственного освоения. Известно, что в степях наибольшее влияние на увеличение трофности оказывает антропогенное воздействие, где естественные биологические циклы биогенного вещества

существенно изменены в агрогеохимические [Гашкина, 2011]. В связи с этим влияние бобров на процесс эвтрофирования водоёмов в начальный период их вселения не проявляется. Таким образом, наши результаты являются интересным примером зависимости влияния бобра на гидрохимические параметры водных экосистем. Сила воздействия ключевого вида при разных обстоятельствах может меняться, и в определённых обстоятельствах он не играет доминирующей роли [Power et al., 1996]. В нашем случае, мы можем предположить, что воздействие бобров (в том числе негативное) на химизм воды и процессы эвтрофирования может проявляться при низкой сельскохозяйственной нагрузке. Такое, например, наблюдается в более северных лесных регионах – исследования в заповеднике «Кологривский лес» показали, что повышенное содержание аммонийного азота в воде характерно только для запруженных бобрами участков рек [Зайцев и др., 2018]. Такие же закономерности описаны для инвазионной популяции канадского бобра на архипелаге Огненная Земля – содержание биогенных элементов в бобровых прудах было значительно выше, чем в не затронутых деятельностью ключевого вида местообитаниях [Lizarralde et al., 1996]. В исследованиях на р. Латка в Ярославской области [Экосистема..., 2007] показано, что зарегулирование водного стока бобрами сглаживает амплитуду колебаний гидрохимических характеристик как по длине реки, так и по сезонам. При этом в этой же работе представлены данные по содержанию фотосинтетических пигментов, содержание которых сходно и не имеет специфичных черт в бобровых и антропогенных прудах и на водотоках, что также можно объяснить общим фоном антропогенного загрязнения реки.

Помимо лесных территорий, существенное влияние обыкновенного бобра на накопление биогенных элементов показано для европейских антропогенных ландшафтов [Puttock et al., 2017], что может указывать на то, что зависимость влияния ключевого вида определяется не только интенсивностью сельского хозяйства, но и региональными особенностями (характером почв, особенностями культивиру-

вания, применяемым удобрением). Локальные особенности влияния канадских бобров на гидрохимические процессы показаны, например, в исследованиях озёр Финляндии [Vehkaoja et al., 2015], где было отмечено отсутствие влияния этого вида на концентрации соединений азота и фосфора, что связано с тем, что поступление биогенных соединений идёт в основном из наземных экосистем.

Важно отметить, что в большинстве схожих работ по обоим видам бобров [Maret et al., 1987; Lizarralde et al., 1996; Klotz, 1998; Puttock et al., 2017; Зайцев и др., 2018 и т. д.] в качестве контроля использовались незапруженные водотоки. Хотя наше исследование не показало различий по гидрохимическим показателям между прудами и незапруженными участками водотоков (за исключением нитритов), очевидна необходимость сравнения бобровых прудов с естественными водоёмами. Понимание естественных гидрохимических процессов в озёрах, характерных для каждого конкретного природного условия, позволяет делать более корректные выводы о ключевом влиянии бобров на гидрохимические условия водных экосистем.

Нельзя отрицать важную роль бобров в создании новых мест для аккумуляции биогенных элементов и последующем самоочищении водотоков, что было многократно показано ранее для обоих видов *Castor* [Cirimo, Driscoll, 1993; Крылов и др., 2005; Цельмович, Отюкова, 2006; Lazar et al., 2015].

Однако увеличение численности бобров в дальнейшем может изменить ситуацию. По этой причине мониторинговые исследования зоогенного эвтрофирования должны быть продолжены.

Выводы

В исследованных водоёмах и водотоках лесостепной зоны России наблюдаются повышенные концентрации биогенных соединений (прежде всего, аммония и фосфатов). Сезонные и межгодовые вариации концентраций биогенных соединений могут объясняться различиями в обработке сельскохозяйственных полей по берегам водоёмов в разные годы, а

также колебаниями уровня воды (прежде всего, в старицах).

Достоверные различия между концентрациями биогенных соединений найдены для водоёмов разного типа. Старицы отличались от водотоков по содержанию аммония, от бобровых прудов – по содержанию нитритов и аммония. Бобровые пруды отличались от водотоков по концентрациям нитритов. Различия, по-видимому, объясняются разной амплитудой колебаний уровня воды – старицы интенсивно высыхают, что увеличивает концентрации поступающих биогенных элементов (антропогенного и зоогенного происхождения).

Присутствие бобров в водоёме не приводило к статистически значимым различиям в концентрациях биогенных соединений ни в бобровых прудах, ни в старицах. Также не обнаружено достоверных корреляций между численностью бобров и содержанием соединений азота.

Благодарности

Авторы выражают благодарность директору заповедника «Приволжская лесостепь» А.Н. Добролюбову за неизменную помощь в организации исследований и заместителю директора по науке заповедника «Рдейский» д. б. н. Н.А. Завьялову за плодотворное и вдохновляющее обсуждение работы.

Финансирование работы

Исследования деятельности бобров и сбор материала проводились при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-14-10323). Химический анализ проб, обработка материала и подготовка рукописи осуществлялись за счёт Программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» (проект Программы «Инвазии чужеродных видов: последствия, оценка риска, контроль»). Шифр темы: «51.8»).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Авилова И.В., Корбут В.В., Фокин С.Ю. Урбанизированная популяция водоплавающих (*Anas platyrhynchos*) г. Москвы. М.: Изд-во МГУ, 1994. 175 с.
- Борисов Б.П. Методические указания по учёту речного бобра на больших территориях / Главохота РСФСР. М., 1986. 19 с.
- Вечерский М.В. Особенности азотфиксации в желудочно-кишечном тракте речного бобра (*Castor fiber*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.
- Гашкина Н.А. Зональные особенности распределения биогенных элементов и органического вещества в малых озёрах // Водные ресурсы. 2011. Т. 38. № 3. С. 325–344.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. 12. No. 3. P. 27–46.
- Зайцев В.А., Сиротина М.В., Мурадова Л.В., Ситникова О.Н. Бобры заповедника «Кологривский лес» // Бобры в заповедниках европейской части России. Труды Государственного природного заповедника «Рдейский» / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. Великие Луки: Великолукская типография, 2018. Т. 4. С. 125–180.
- Измайлова А.В., Драбкова В.Г. Проблемы лимнологической изученности Российской Федерации в свете нарастающего антропогенного воздействия на водные ресурсы // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы V Междунар. науч. конф., 12–17 сент. 2016 г., Минск – Нарочь / Сост. и общ. ред. Т.М. Михеевой. Минск: Изд. центр БГУ, 2016. С. 75–77.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В., Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г., Чалова И.В. Влияние строительной деятельности бобров на качество вод загрязняемой малой реки // Биология внутренних вод. 2005. № 3. С. 91–97.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 272 с.
- Минников И.В., Сарычев Д.В., Нестеров Ю.А. Инвентаризация и оценка опасности некапитальных низконапорных гидротехнических сооружений (на примере Воронежской области) // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. 2016. № 2. С. 81–90.
- Мишон В.М. Пруды Центрального Черноземья (фонд, регулирование местного стока, водные ресурсы). Серия Биосфера. Вып. 1. Воронеж: ВГУ, 2003. 90 с.
- Осипов В.В., Башинский И.В. Бобры в Государственном природном заповеднике «Приволжская лесостепь» // Бобры в заповедниках европейской части России. Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Том 4. / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. Великие Луки: Великолукская типография, 2018. С. 337–353.
- Отюкова Н.Г. Некоторые аспекты гидрохимического режима малой реки в условиях зоогенного нарушения // Водные ресурсы. 2009. Т. 36. № 5. С. 633–638.
- Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования: Гигиенические нормативы. ГН 2.1.5.1315-03. М.: Российский регистр потенциально опасных химических и биологических веществ Министерства здравоохранения Российской Федерации, 2003. 154 с.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Изменение гидрохимического режима малой реки на водосборе Рыбинского водохранилища под воздействием антропогенных и зоогенных факторов // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2006. № 1. С. 129–133.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Ред. А.В. Крылов, А.А. Бобров. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 372 с.
- Bashinskiy I.V., Osipov V.V. Distribution and dynamic of *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) population in forest-steppe rivers: a case of the State Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep', Penza region, European Russia // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018. Vol. 3 (Suppl. 2). P. 110–115.
- Bashinskiy I.V., Senkevich V.A., Stoyko T.G., Katsman E.A., Korkina S.A., Osipov V.V. Forest-steppe oxbows in limnophase – abiotic features and biodiversity // Limnologia. 2019. Vol. 74. P. 14–22.
- Błędzki L.A., Bubier J.L., Moulton L.A., Kyker Snowman T.D. Downstream effects of beaver ponds on the water quality of New England first and second order streams. Ecohydrology. 2011. Vol. 4(5). P. 698–707.
- Cirno C.P., Driscoll C.T. Beaver pond biogeochemistry: acid neutralizing capacity generation in a headwater wetland // Wetlands. 1993. Vol. 13. No. 4. P. 277–292.
- Correll D.L., Jordan T.E., Weller D.E. Beaver pond biogeochemical effects in the Maryland Coastal Plain // Biogeochemistry. 2000. Vol. 49. P. 217–239.
- Devito K.J., Dillon P.J. Importance of runoff and winter anoxia to the P and N dynamics of a beaver pond // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 1993. Vol. 50. P. 2222–2234.
- Dodds W.K., Castenholz R.W. The nitrogen budget of an oligotrophic cold water pond // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1988. Vol. 4. P. 343–362.
- Francis M.M., Naiman R.J., Melillo J.M. Nitrogen fixation in subarctic streams influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Hydrobiologia. 1985. Vol. 121. P. 193–202.
- Gatti R.C., Callaghan T.V., Rozhkova-Timina I., Dudko A., Lim A., Vorobyev S.N., Kirpotin S., Pokrovsky O.S. The role of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in the storage, emission and deposition of carbon in lakes and rivers of the River Ob flood plain, Western Siberia // Science of the Total Environment. 2018. Vol. 644. P. 1371–1379.

- Hammerson G.A. Beaver (*Castor canadensis*): Ecosystem alterations, management, and monitoring // Natural Areas Journal. 1994. Vol. 14. P. 44–57.
- Johnston C.A. Beavers: boreal ecosystem engineers. Cham, Switzerland: Springer, 2017. 272 p.
- Klotz R.L. Influence of beaver ponds on the phosphorus concentration of stream water // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 1998. Vol. 55. P. 1228–1235.
- Lazar J.G., Addy K., Gold A.J., Groffman P.M., McKinney R.A., Kellogg D.Q. Beaver ponds: resurgent nitrogen sinks for rural watersheds in the northeastern United States // Journal of environmental quality. 2015. Vol. 44(5). P. 1684–1693.
- Lizarralde M., Deferrari G., Alvarez S.E., Escobar J.M. Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern Beech forest of Tierra del Fuego (Argentina) // Ecología Austral. 1996. Vol. 6(2). P. 101–105.
- Maret T.J., Parker M., Fannin T.E. The effect of beaver ponds on the nonpoint source water quality of a stream in southwestern Wyoming // Water Research. 1987. Vol. 21(3). P. 263–268.
- Naiman R.J., Manning T., Johnston C.A. Beaver population fluctuations and tropospheric methane emissions in boreal wetlands // Biogeochemistry. 1991. Vol. 12. P. 1–15.
- Naiman R.J., Melillo J.M. Nitrogen budget of a subarctic stream altered by beaver (*Castor canadensis*) // Oecologia. 1984. Vol. 62. P. 150–155.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67. P. 1254–1269.
- Naiman R.J., Pinay G., Johnston C.A., Pastor J. Beaver influences on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ecology. 1994. Vol. 75. P. 905–921.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J., Paine R.T. Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult – but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems // BioScience. 1996. Vol. 46(8). P. 609–620.
- Puttock A., Graham H.A., Cunliffe A.M., Elliott M., Brazier R.E. Eurasian beaver activity increases water storage, attenuates flow and mitigates diffuse pollution from intensively-managed grasslands // Science of the Total Environment. 2017. Vol. 576. P. 430–443.
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal review. 2005. Vol. 35(3–4). P. 248–276.
- Saveljev A.P., Safonov V.G. The beaver in Russia and adjoining countries // Beaver protection, management, and utilization in Europe and North America. Springer, Boston, MA, 1999. P. 17–24.
- Vehkaoja M., Nummi P., Rask M., Tulonen T., Arvola L. Spatiotemporal dynamics of boreal landscapes with ecosystem engineers: beavers influence the biogeochemistry of small lakes // Biogeochemistry. 2015. Vol. 124. No. 1–3. P. 405–415.
- Woo M., Waddington J.M. Effects of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. 1990. [43(3).] P. 223–230.

CONCENTRATIONS OF BIOGENIC COMPOUNDS IN FOREST-STEPPE WATER BODIES AND STREAMS INHABITED BY BEAVERS (*CASTOR FIBER L.*)

© 2019 Katsman E.A.^{a, *}, Suzdaleva A.L.^{b, **}, Osipov V.V.^{c, d, ***},
Bashinskiy I.V.^{a, ****}

^aA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow 119071, Russia;

^bNational Research University “Moscow Power Engineering Institute”, Moscow, 111250, Russia;

^cState Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep’, Penza, 440031, Russia;

^dSaratov branch of the VNIRO, Saratov, 410002, Russia;

e-mail: *elenkz05@gmail.com, **SuzdalevaAL@mpei.ru, ***osipovv@mail.ru; **** ivbash@mail.ru

The aim of the study is to assess concentrations of compounds of biogenic elements (nitrates, nitrites, ammonium, phosphates) and to analyze their distribution in water bodies and water courses of the forest-steppe, where beavers have been reintroduced recently. The study was carried out in the State Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep (Penza Region). We studied beaver ponds, oxbows, inhabited by beavers, and also uninhabited streams. The concentrations of biogenic compounds in water were measured twice a year at the beginning and the end of summer. The results showed that, in general, all water bodies are characterized by an excess of threshold limit value (TLV) of concentrations for ammonium (TLV 2 mg / L, an excess in 76% samples) and phosphates (TLV 3.5 mg / L, 64%). Excesses were less common for nitrites (TLV 3.3 mg / L, 28%), and quite occasionally for nitrates (TLV 45 mg / L, 2%). Moreover, the differences between the concentrations of biogenic compounds in the water bodies inhabited by beavers and uninhabited reservoirs did not have statistical significance. Significant differences were observed only for types of water bodies, which was associated with their water regime. The presence or absence of beavers, as well as their density and abundance, did not lead to significant changes in the concentrations of nutrients. The studied water bodies were surrounded by territories with high level of agricultural impact, and under these conditions, the effect of beavers on the concentration of nutrients was not observed.

Key words: beaver, biogenic elements, hydrochemistry, eutrophication, anthropogenic impact, forest-steppe.

ИЗУЧЕНИЕ ИНВАЗИИ *PARTHENOCISSUS INSERTA* (KERN.) K. FRITSCH. В ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 Козловский Б.Л., Федоринова О.И., Куропятников М.В.

Ботанический сад Академии Биологии и биотехнологии им. Д.И. Ивановского
Южного федерального университета (ЮФУ), Ростов-на-Дону 344041, Россия;
e-mail: blk@srfedu.ru

Поступила в редакцию 04.02.2019. После доработки 01.11.2019. Принята к публикации 16.11.2019.

Натурализация лиановидных кустарников представляет большую опасность для пойменных и байрачных лесов Ростовской области. Поэтому целью работы было изучение морфологии, эколого-биологических свойств и характера инвазии *Parthenocissus inserta*. Исследования проводились в Ботаническом саду ЮФУ и на западе Ростовской области в пойменной дубраве на месте слияния рек Миус и Крынка. *P. inserta* внедряется в естественные, полустественные и нарушенные сообщества, а также входит в состав урбанofлоры Ростова-на-Дону. В пойменном лесу выступает в качестве субэдикатора травянистого яруса, где доминирует и образует устойчивые простые синузии. В качестве единственного представителя внеярусной растительности поднимается по стволам деревьев на высоту 15–20 м, закрепляясь в неровностях их коры разрастающимися концами усиков. Является конкурентом для деревьев первого яруса за свет. Этот вид изменяет характер, состояние, облик лесного ценоза на существенной площади. Стратегия натурализации *P. inserta* соответствует гипотезе «свободная ниша».

Ключевые слова: *Parthenocissus inserta*, морфология, фенология, эколого-биологические свойства, инвазия, пойменная дубрава, Ростовская область.

Введение

Натурализация древесных экзотов на Нижнем Дону является процессом, неизбежно сопутствующим интродукции растений. По имеющимся данным [Козловский и др., 2000, 2011; Kozlovskiy et al., 2016], все древесные чужеродные виды, натурализовавшиеся в регионе, относятся к «беглецам» из культуры. В случае натурализации древесные экзоты способны в значительной степени изменить облик растительных сообществ и ландшафтов [Weeda, 1987; Любченко, Бортняк, 1989; Beans, Roach, 2015]. Особую группу среди них составляют лиановидные кустарники – жизненная форма, не представленная в коренной флоре. Инвазия лиановидных кустарников может приводить к сокращению видового богатства естественных ценозов и нарушению (блокировке) их сукцессии [Fike, Niering, 1999; Yurkonis, Meiners, 2004; Гусев,

2016]. Наиболее широко культивируемым в населённых пунктах Ростовской обл. лиановидным кустарником является девичий виноград, который натурализовался в пойменных лесах [Козловский и др., 2000]. Ряд авторов также отмечают факт натурализации в лесных сообществах *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. [Белоусько, 2012; Агафонов, Казьмина, 2013; Григорьевская и др., 2013; Березуцкий, Харитонов, 2016; Литвинская, Савченко, 2016; Гусев, 2017б; Дронин, 2017] или *Parthenocissus inserta* (Kern.) K. Fritsch. [Васюков, Новикова, 2017; Казаков, Бучкова, 2017; Саксонов и др., 2017; Агафонов, Тульский, 2018].

В соответствии с теорией «флюктуации доступности ресурсов» [Davis et al., 2000] и гипотезой «видового богатства» [Elton, 1958], экстраординарная растительность степной зоны Юга России и, в частности, Нижнего Дона – пойменные, байрачные и аренные леса обла-

дают высокой инвазительностью вследствие антропогенной трансформации, низкого видового богатства и высокого плодородия почв.

В связи с этим целью работы было исследование процесса инвазии лиановидного кустарника *P. inserta* в пойменной дубраве Ростовской обл.

Объекты и методы

Объектом исследования послужили образцы натурализовавшегося *P. inserta*. Исследования проводились на территории пойменной дубравы (Класс QUERCETEA PUBESCENTIS Doing-Kraft ex Scamoni et Passrge 1959, порядок Quercetalia pubescenti – petraeae Klika 1933, союз *Aceri tatarici* – Quercion Zolyomi 1957, Асс. *Aceri tatarici* – Quercetum Zolyomi 1957), расположенного на месте слияния рек Миус и Крынка, рядом с посёлком Крынка Матвеево-Курганского района, Ростовской области (47°37' с. ш., 38°49' в. д.) (рис. 1). В первом ярусе: *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus laevis* Pall., второй ярус: *Acer campestre* L., *A. tataricum* L., *Ulmus minor* Mill., третий ярус: *Sambucus nigra* L., *Euonymus europaeus* L., *Ligustrum vulgare* L., четвёртый ярус: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Parthenocissus inserta*, *Chelidonium majus* L., *Geum urbanum* L.,

Alliaria petiolata (M. Bieb.) Cavara & Grande., *Rubus caesius* L. На северо-западе в 300 м от границы леса расположен заброшенный парк помещицы Дроновой (фамилия со слов местных жителей). В настоящее время в парке из древесных экзотов сохранились *Syringa vulgaris* L., *Styphnolobium japonicum* (L.) Schott и *Celtis occidentalis* L., повсеместно встречается *Parthenocissus inserta*. Парк является точкой иррадиации *C. occidentalis* в пойменный лес, так как здесь находятся самые возрастные экземпляры этого вида (120–140 лет). Предполагаем, что *P. inserta*, также распространился из этого парка.

В районе исследования проводили морфологическое описание и измерение образцов *P. inserta*, определяли характер взаимодействия его с местными видами, оценивали фитоценологическую роль этого вида в сообществе, в 2018 г. отобрали образцы семян для определения всхожести и особенностей покоя.

Оценку эколого-биологических свойств *P. inserta* проводили в Ботаническом саду ЮФУ по методике А.Я Огородникова [1993]. Фенологические наблюдения вели по стандартным методикам [Зайцев, 1981] более 20 лет. Исследования физиологии покоя семян проводили по методике М.Г. Николаевой и др. [1985].

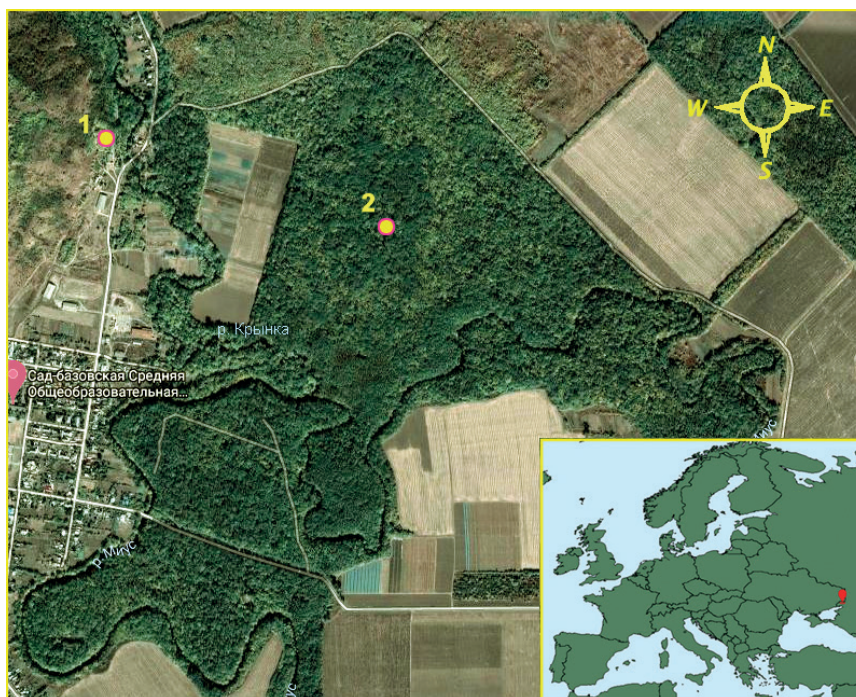


Рис. 1. Пойменная дубрава (2) на месте слияния рек Миус и Крынка и заброшенный парк (1).

Результаты и обсуждение

Ранее в публикациях по интродукции и натурализации древесных экзотов в регионе [Козловский и др., 2000, 2011; Kozlovskiy et al., 2016], включая самую первую [Купчинов, 1935], объект исследования определялся как *P. quinquefolia*. Следует отметить, что большинство авторов работ по натурализации чужеродных видов, также указывают именно этот вид. Однако изучение морфологии наблюдаемых в культуре и естественных условиях образцов заставляет усомниться в правильности первоначального определения нами их видовой принадлежности. Это мощная усиконосная лиана, поднимающаяся по деревьям на высоту 15–20 м. Старые стволы достигают 5 см в диаметре. При отсутствии опоры стелется по земле, образуя одновидовые заросли, укореняясь в узлах, во влажных местах придаточные корни образуются также на междоузлиях. Молодые побеги и черешки листьев красноватые. Усики до 5–8 (13) см длины с 3–5 разветвлениями, с невыраженной центральной осью, в неприкреплённом состоянии без дисков, что является диагностическим признаком *P. inserta*. Хорошо закрепляются в неровностях коры стволов, в шероховатостях стен за счёт разрастания концов усиков в утолщения. Иногда при контакте с гладкими поверхностями образуют подобие дисков. Листья пальчатосложные, на черешках 6–15 см длиной и 3–6 мм толщиной, из 5 листочков на черешочках 0.7–2 см, такой же окраски, что и черешки. Черешки бороздчатые, антоцианово-красноватые на верхнем и нижнем концах черешка, в центральной части зелёные с красными полосами. Листочки по величине и форме варьируют: эллиптические, продолговатые, обратнойцевидные или широко обратнойцевидные; верхушка заострённая или вытянутая в остриё, часто повёрнута в сторону; основание клиновидное, слегка неравностороннее; края, за исключением нижней части, крупно-неравнопильчатые или грубовато и резко зазубренные, зубцы с беловатыми шипиками. Листья сверху тёмно-зелёные слегка блестящие или почти матовые, снизу светлее с выдающимися центральной и некоторыми боковыми жилками, с редким коротким

опушением. Жилки на верхней поверхности листа вдавленные. У побегов, стелющихся по земле, и побегов, прикреплённых к опорам, листья отличаются по размеру и окраске. У первых крупные 15–20 (25) см в длину, 7–10 (15) в ширину, на длинных черешках до 35 см длиной, сверху блестящие тёмно-зелёные, светлее и матовые с нижней стороны. У вторых – сверху матовые, 4–13 (15) см в длину, 5–7 (10) в ширину. Соцветие – щиток ложно дихотомически разветвлённый, цветков от 40 до 90 (рис. 2). Плоды синевато-чёрные, семян 2–3 (4).

Наиболее подробное описание *P. inserta* и *P. quinquefolia* в первичных ареалах дал А. Редер [Rehder, 1949]. Ключевые признаки обоих видов указаны в таблице 1.

Признаки, характерные для изучаемых образцов, в таблице 1 выделены. Строение усиков и соцветий является важным диагностическим признаком, однако окраску побегов

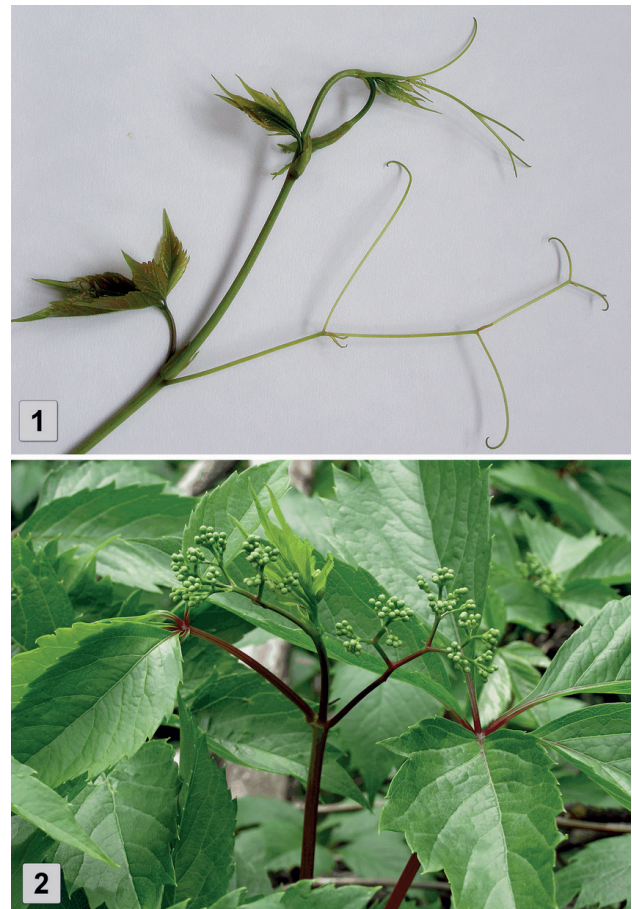


Рис. 2. Усик (1) и соцветие (2) образца, взятого в пункте исследования, с характерным для *P. inserta* строением

Таблица 1. Ключевые морфологические признаки *P. inserta* и *P. quinquefolia* по А. Редеру [Rehder, 1949].

<i>P. inserta</i>	<i>P. quinquefolia</i>
Низкий лиановидный кустарник, стелющийся по земле или взбирающийся на кустарники. Обычно поднимается на высоту до 3 м	Высокий лиановидный кустарник, высоко поднимающийся по опорам
Усики с 3–5 разветвлениями, без или со слабо развитыми присосками	Усики с 5–8 (12) разветвлениями, оканчивающимися дисковидными присосками.
Молодые побеги зелёные	Молодые побеги красноватые
Листья тёмно-зелёные и блестящие сверху, светлее и обычно блестящие с нижней стороны, голые: 5–12 см	Листья тускло-зелёные сверху, с нижней стороны сизоватые, опушённые полностью или только по жилкам, 4–12 см
Соцветие – щиток ложно дихотомически разветвлённый	Соцветие – щитки, собранные в конечные метёлки с хорошо просматривающейся центральной осью
Плоды синевато-чёрные со светлым налётом, с 3–4 семенами	Плоды синевато-чёрные с 2–3 (4) семенами.

и большую разницу в размерах растений (до 3 м в описании А. Редера (A. Rehder) и 15–20 м у исследуемых образцов) нельзя отнести к норме реакции. Возможно, что описанные особи являются гибридами между *P. inserta* и *P. quinquefolia*. Ранее А.Г. Головач [1973] так же предполагал, что используемые в озеленении растения – это гибриды между *P. inserta* и *P. quinquefolia*.

Восс [Voss, 1985], описывая образцы видов в первичном ареале, взял в качестве диагностического признака наличие или отсутствие дисков на усиках: *P. quinquefolia* – это вид с усиками, имеющими на концах клейкие диски, а *P. inserta* – вид, не имеющий дисков на усиках. Сравнение образцов, собранных в пункте исследования, с гербарными образцами *P. inserta* виртуального гербария Нью-Йоркского ботанического сада [The William and Lynda..., 2019] показывает сходство растений по морфологии соцветий и усиков. Поэтому в нашей работе мы определяем вид как *P. inserta*, но при этом учитываем выше выдвинутое предположение о гибридном происхождении образцов.

P. inserta является высокозимостойким видом: без повреждений переносит местные зимы даже с критическими температурами –25...–30 °С (5 баллов по шкале А.Я. Огородникова [1993]). Растение засухоустойчивое – хорошо растёт и развивается без полива, засуху переносит без повреждения надземных органов, возможно обратимое увядание части ли-

стьев, почки и семена нормального развития, хорошо растёт и цветёт в следующий после засухи год (4 балла). Поражений вредителями и болезнями за весь период наблюдений не зафиксировано (5 баллов). Цветёт и плодоносит регулярно, иногда обильно, семена с высокой всхожестью, но самосев в богарных условиях не наблюдается (4 балла). Самосев отмечен только во влажных, затенённых местах (поймы, овраги и балки, канавы, кустарниковые заросли, заброшенные строения). Семена *P. inserta*, отобранные в пойменной дубраве, имеют следующие характеристики. Масса 1000 штук семян составляет 28.1±1.1 г. Выполненность семян 70±2.6%. Лабораторная всхожесть 62%. В ходе исследования установлено, что для прорастания семян продолжительность холодной стратификации (температура 0...+5 °С) должна составлять не менее 75 дней (табл. 2).

Способ распространения семян – зоохория (орнитохория). Вместе с тем, при наличии других плодов, ягоды *P. inserta* птицами поедаются не охотно: большая часть в течение зимы осыпается в проекции кроны. В соответствии с классификацией Томсона и Грима [Tomson, Grime, 1979], растение формирует временные банки семян с весенним прорастанием.

Особенности фенологического цикла во многом определяют устойчивость *P. inserta* в новых условиях и потенциал к натурализации. Годовой цикл развития растений представлен в таблице 3. Данный лиановидный кустарник

Таблица 2. Всхожесть семян *P. inserta* после холодной стратификации разной продолжительности (данные 2018 г.)

	Продолжительность холодной стратификации, день			
	25	50	75	100
Всхожесть, %	0	0	31.3 ± 1.5	61.6 ± 2.3

Таблица 3. Фенологический цикл развития *P. inserta*

Фенологическая фаза	Календарная дата ± стат. ошибка в днях
Распускание почек	15.IV ± 2.3
Начало роста побегов	15.IV ± 2.5
Распускание листьев	25.IV ± 2.3
Полное облиствение	4.V ± 1.8
Появление бутонов	7.V ± 3.4
Начало вызревания побегов	7.VI ± 5.7
Начало цветения	15.VI ± 2.5
Начало массового цветения	16.VI ± 2.6
Конец массового цветения	24.VI ± 1.8
Конец цветения	30.VI ± 2.5
Начало созревания плодов	15.VIII ± 2.4
Окончание роста побегов	30.VIII ± 6.6
Массовое созревание плодов	4.IX ± 2.4
Полное вызревание побегов	9.IX ± 8.1
Появление осенней окраски	13.IX ± 2.6
Массовое окрашивание	28.IX ± 2.1
Начало листопада	2.X ± 2.2
Массовый листопад	15.X ± 1.3
Конец листопада	22.X ± 1.5
Массовое опадание плодов	28.X ± 9.5

относится к видам с поздними сроками начала и ранними сроками окончания вегетации. Вид характеризуется продолжительным цветением и соответственно продолжительным периодом созревания плодов, а также продолжительным ростом, который останавливается в третьей декаде августа – первой декаде сентября, до наступления первых заморозков. Побеги вызревают в первой-второй декаде сентября. Период вегетации составляет 183 ± 2.6 дня, тогда как вегетационный период в Ростове-на-Дону составляет 216 дней.

P. inserta внедряется в естественные, полудестественные и нарушенные сообщества, а также входит в состав урбанофлоры Ростова-на-Дону [Козловский и др., 2011], где обычно встречается в городских лесах, пар-

ках, садах, скверах, на территориях дворов многоэтажной и частной застройки, дачных товариществ, кладбищ. В пойменном лесу выступает в качестве субэдикатора травянистого яруса, где доминирует и образует обширные устойчивые простые синузии (рис. 3 (1)), вытесняя собою из занимаемого растительного яруса остальные виды. Площади таких синузий достигают 100–150 м². Их расширение происходит за счёт вегетативной подвижности лиановидного кустарника. Кроме того, встречается вместе с *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Chelidonium majus* L., *Geum urbanum* L. По берегам рек формирует плотные заросли совместно с *Rubus caesius* L. Отсутствие в неморальной флоре Нижнего Дона лиановидных кустарников [Флора...,



Рис. 3. Синузия *P. inserta* (1) и его многолетние побеги на стволах *Q. robur* (2).

1984–1985] позволяет *P. inserta* занимать вакантную нишу. В пойменном лесу, являясь единственным представителем внеярусной растительности, он поднимается по стволам деревьев первого и второго ярусов на высоту 15–20 м, закрепляясь в неровностях их коры разрастающимися концами усиков. В нижней части побеги ветвятся мало, лишены листьев, в кронах на освещённых местах интенсивно ветвятся и формируют густую листовую мозаику, цветут и плодоносят (рис. 3 (2)). Растение является мощным конкурентом для деревьев первого яруса за свет.

Заключение

P. inserta изменяет характер, состояние, облик лесного ценоза на существенной площади. Кроме того, этот вид расселяется и натурализуется в нарушенных естественных и полустественных местообитаниях, а также искусственных ценозах, входит в состав урбанofлоры Ростова-на-Дону. Стратегия натурализации вида в наибольшей степени

соответствует гипотезе «свободная ниша» [Elton, 1958], так как он использует пространство фитоценоза, остающееся свободным из-за отсутствия в аборигенной флоре лиановидных кустарников.

Финансирование работы

Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (6.6222.2017/8.9).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Агафонов В.А., Казьмина Е.С. Особенности флор антропогенных изолятов на примере байрачного

- флористического комплекса в городе Воронеже // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2013. № 1. С. 72–76.
- Агафонов В.А., Тульский А.В. Об адвентивной фракции флоры лесных полос Воронежской области // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2018. № 2. С. 68–74.
- Белоусько Ю.Л. Антропогенная трансформация флоры лесов рекреационной зоны г. Орла // Учёные записки Орловского государственного университета. Серия: Естественные, технические и медицинские науки. 2012. № 3. С. 80–83.
- Березуцкий М.А., Харитонов А.Н. К изучению древесных неофитов южной части Приволжской возвышенности // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 2. С. 3–13.
- Васюков В.М., Новикова Л.А. Натурализовавшиеся чужеродные растения Пензенской области // Самарский научный вестник. 2017. Т. 6. № 1 (18). С. 19–22.
- Головач А.С. Лианы, их биология и использование. Л.: Наука, 1973. 260 с.
- Григорьевская А.Я., Лепёшкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. К созданию Чёрной книги Воронежской области // Рос. журн. биол. инвазий. 2013. № 1. С. 8–26.
- Гусев А.П. Ландшафтно-экологический анализ распространения чужеродных видов-трансформеров в природно-антропогенных ландшафтах (юго-восток Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2017. № 2 (10). С. 47–51.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 9–14.
- Дронин Г.В. Инвазионные виды растений в бассейне реки Сызранки // Известия Саратов. ун-та. Нов. Сер. Серия: Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 98–102.
- Зайцев Г.Н. Фенология древесных растений. М.: Наука, 1981. 120 с.
- Казаков М.В., Бучкова А.Э. Древесные инвазионные виды во флоре Рязанской области // Географические и геоэкологические исследования в решении региональных проблем: Материалы Всероссийской научно-практической конференции / Министерство образования и науки РФ. Рязанский государственный университет. 2017. С. 119–121.
- Козловский Б.Л., Куропятников М.В., Федоринова О.И. Эколого-биологическая характеристика древесных растений урбанофлоры Ростова-на-Дону // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. 2011. Т. 4. № 2. С. 38–43.
- Козловский Б.Л., Огородников А.Я., Огородникова Т.К., Куропятников М.В., Федоринова О.И. Цветковые древесные растения Ботанического сада Ростовского университета (экология, биология, география). Ростов-на-Дону: Старые русские, 2000. 144 с.
- Купчинов В.М. Ассортимент для насаждений улиц, парков г. Ростова н/Д. // Сборник работ Ростовского-на-Дону ботанического сада им. Коминтерна за 1934 г. Ростов н/Д.: Бюро Хозбюллетений, 1935. С. 3–44.
- Литвинская С.А., Савченко М.Ю. К вопросу об инвазивности флоры Западного Кавказа // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 23–35.
- Любченко В.М., Бортняк Н.Н. Массовое проникновение в фитоценозы Среднего Приднепровья (Украинская ССР) некоторых североамериканских деревьев и кустарников // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 61–63.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.А. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- Огородников А.Я. Методика визуальной оценки биоэкологических свойств древесных растений населённых пунктов степной зоны // Итоги интродукции растений. Ростов-на-Дону: Рост. ун-т, 1993. С. 50–58.
- Саксонов С.В., Раков Н.С., Васюков В.М., Сенатор С.А. Чужеродные растения в лесных сообществах Среднего Поволжья: способы диссеминации и степень натурализации // Самарский научный вестник. 2017. Т. 6. № 2 (19). С. 78–83.
- Флора Нижнего Дона / Под ред. Г.М. Зозулина, В.В. Федяевой. Ростов н/Д.: Изд-во Рост. ун-та. Ч. 1, 2, 1984, 1985. 280 с., 240 с.
- Beans C., Roach D. An invasive plant alters phenotypic selection on the vegetative growth of a native congener // Amer. J. Bot. 2015. Vol. 102, No. 2. P. 217–224.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // Journal of Ecology. 2000. Vol. 88. P. 528–536
- Elton C. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen & Co, 1958. 181 p.
- Fike J., Niering W.A. Four Decades of Old Field Vegetation Development and the Role of *Celastrus orbiculatus* in the Northeastern United States // Journal of Vegetation Science. 1999. Vol. 10. No. 4. P. 483–492.
- Kozlovskiy B.L., Kuropyatnikov M.V., Fedorinova O.I., Sereda M.M., Kapralova O.A., Dmitriev P.A., Varduni T.V. Adventive tree species in urban flora of Rostov-on-Don // Biological bulletin of Bogdan Chmelniyskiy Melitopol state pedagogical university. Vol. 6. No. 3. 2016. P. 430–437. // (<http://ojs.mdpu.org.ua/index.php/biol/article/view/114/1721>). Проверено 10.01.2019.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. New York: The Macmillan company, 1949. 996 p.
- The William and Lynda Steere Herbarium (Электронный ресурс) // (http://sweetgum.nybg.org/science/vh/specimen_list.php). Проверено 28.01.2019.
- Tomson K., Grime J.P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats // J. Ecology. Vol. 67. No. 3. 1979. P. 893–921.
- Voss E.G. Michigan Flora: A Guide to the Identification and Occurrence of the Native and Naturalized Seed-Plants of the State. Part II: Dicots (Saurupaceae-Cornaceae). University of Michigan Herbarium Ann Arbor, MI; Cranbrook Institute of Science Bulletin. No. 59. 1985.

Weeda E. Invasions of vascular plants and mosses in to the Nederland's // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 1987. Vol. 90. No. 1. P. 19–29.

Yurkonis K.A., Meiners S.J. Invasion impacts local species turnover in a successional system // Ecology Letters. 2004. P. 764–769.

STUDY OF THE INVASION OF THE *PARTHENOCISSUS INSERTA* (KERN.) K. FRITSCH. IN FLOODPLAIN FORESTS OF THE ROSTOV OBLAST

© 2019 Kozlovskiy B.L., Fedorinova O.I., Kuropyatnikov M.V.

D.I. Ivanovsky Botanical Garden of the Academy of Biology and Biotechnology,
Southern Federal University (SFedU), Rostov-on-Don 344041, Russia;
e-mail: blk@sfedu.ru

Naturalization of woody lianas is a great danger to the forests of the Rostov oblast. Therefore, the aim of the work was to study the morphology, ecological and biological properties and the process of naturalization of *Parthenocissus inserta* in oak forests. Studies were carried out in the Botanical Garden and in the west of the Rostov oblast in a floodplain oak forest at the confluence of the Mius and Krynka rivers. *P. inserta* is introduced into natural, semi-natural and disturbed communities and is also part of the city flora of Rostov-on-Don city. In forests, it is a sub-edificator of the herbaceous layer, where it dominates and forms stable simple synusias. This is the only representative of woody lianas in the oak forest. It rises along the trunks of trees up to a height of 15–20 m, fixing itself in the unevenness of their bark by the growing ends of antennae. It is competitor for the trees of the first tier for the light. This species changes the nature of the forest cenosis over a large area. The *P. inserta* naturalization strategy corresponds to the «Empty Niche» hypothesis.

Key words: *Parthenocissus inserta*, morphology, phenology, ecological and biological properties, invasion, floodplain oak forest, Rostov oblast.

ИНВАЗИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ

© 2019 Малыгин В.М.^{a, *}, Баскевич М.И.^{b, **}, Хляп Л.А.^{b, ***}

^a Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. Москва 119092, Россия;

^b Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: *vmalygin1@yandex.ru; **mbaskevich@mail.ru; ***khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 12.08.2019. После доработки 26.10.2019. Принята к публикации 14.11.2019.

Представлен обзор собственных и литературных сведений по инвазиям видов-двойников *Microtus* группа «arvalis» (восточноевропейская, *M. rossiaemeridionalis*, обыкновенная, *M. arvalis* и алтайская, *M. obscurus* полёвки). Установлено два различающихся по продолжительности этапа инвазий, которые определили формирование современных ареалов этих полёвок и оказали влияние на эволюционные процессы. Первый этап связан с сельскохозяйственным освоением Евразии от раннего неолита до широкой распашки земель во второй половине XX в. Расширение ареала к северу вслед за вырубкой лесов для распашки и к югу как следствие орошения пахотных земель свойственно всем 3 видам-двойникам. Второй этап обусловлен расширением транспортной сети и ростом транспортных потоков в XX в. Он характерен для *M. rossiaemeridionalis*. Реконструированы природные и исторические причины формирования зоны контакта *M. arvalis* и *M. obscurus*. Даны оригинальные карты, демонстрирующие современное распространение полёвок группы «arvalis», природные и исторические факторы, повлиявшие на становление их ареалов.

Ключевые слова: *Microtus* группа «arvalis», виды-двойники, антропогенное влияние, распространение, пульсации ареалов, инвазии.

Введение

Статья посвящена инвазиям обыкновенных полёвок из группы «arvalis»: восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928), алтайской (*M. obscurus* Eversmann, 1841) и обыкновенной (*M. arvalis* Pallas, 1779), которые мы здесь рассматриваем в ранге видов (подробней вопросы номенклатуры изложены далее в разделе «Результаты»). Основные закономерности инвазий этих полёвок кратко были рассмотрены ранее [Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2010], однако в этих публикациях уделено мало внимания ходу инвазионного процесса у разных представителей этого комплекса видов. Кроме того, появились новые сведения о находках кариотипированных особей всех трёх видов обыкновенных полёвок, что позволяет уточнить их современное распространение, в том числе в регионы инвазий.

Для млекопитающих один из признаков инвазии – относительно быстрое увеличение

ареала или появление вида далеко за пределами первичной (нативной) области распространения, что в большинстве случаев связано с антропогенными факторами: прямой преднамеренной или случайной интродукцией, или преобразованиями ландшафтов. Наиболее полные сведения об ареалах видов-двойников обыкновенных полёвок были даны в монографиях [Малыгин, 1983; Обыкновенная..., 1994; Мейер и др., 1996] и в атласе [Shenbrot, Krasnov, 2005]. При этом в двух последних сводках ареалы 46-хромосомных видов-двойников (алтайской и обыкновенной) объединены, а при составлении карт для атласа [Shenbrot, Krasnov, 2005] использованы не только цитогенетические и молекулярно-генетические маркеры, но и старые морфологические сведения, не подтверждённые результатами генетического анализа, что снижает значимость представленной информации.

Актуальность нового анализа связана также с недавним выходом книги о 100 самых опас-

ных инвазионных видах России [Самые..., 2018]. В число 10 видов млекопитающих из списка ТОП-100 входит полевая мышь – *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), инвазии которой, прежде всего, связаны с её агрофилией. По склонности к агрофилии обыкновенные полёвки сравнимы и даже превосходят полевых мышей [Тупикова и др., 2000; Неронов и др. 2001]. Среди млекопитающих агрофильные виды занимают второе место после синантропных по превышению инвазионной части ареала над нативной [Хляп, Варшавский, 2010]. Накопленные в последние десятилетия сведения по систематике, распространению и биологии полёвок группы «arvalis» позволяют по-новому осмыслить процессы инвазий этих грызунов.

Основная задача настоящего исследования – оценка тенденций и причин инвазий трёх видов-двойников группы «arvalis»: *M. rossiaemeridionalis*, *M. arvalis* и *M. obscurus*.

Материал и методы исследования

С тех пор как были открыты 54- и 46-хромосомные виды-двойники обыкновенной полёвки и до сих пор самыми надёжными в диагностике видов этой группы остаются хромосомные признаки [Мейер, 1968; Мейер и др., 1996]. В дальнейшем для видовой дифференциации стали использовать имеющие некоторые ограничения электрофоретические признаки [Доброхотов, Малыгин, 1982; Жигарев и др., 2019], а также молекулярно-генетические [Потапов и др., 1999; Баскевич и др., 2009; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010а; и др.]. Краниометрические маркеры оказались весьма изменчивыми. Они пригодны для диагностики видов-двойников только в пределах отдельных регионов, и были использованы лишь для нескольких популяций [Загороднюк, 1991; Окулова, Баскевич, 2007; Миронова, 2011].

Значительная часть проанализированного в статье материала собрана с участием авторов в разных регионах страны, преимущественно в европейской части России, на Кавказе и на юге Сибири. При этом идентификация видовой принадлежности обыкновенных полёвок

(около 1 тыс. особей) чаще выполнена путём кариотипирования по стандартной методике усилиями первых двух авторов. Препараты метафазных хромосом получали из клеток костного мозга по общепринятой методике [Ford, Hamerton, 1956], включающей инъекцию колхицина *in vivo*, нанесение клеточной суспензии на стёкла и воздушную сушку препаратов. Отдельные препараты исследовали с применением дифференциальной *Ag-NOR* [Howell, Black, 1980], *G-* [Seabright, 1971] и *C-* [Sumner, 1972] окрасок. Дополнительно некоторые выборки полёвок изучали с применением молекулярно-генетического анализа: RAPD PCR, секвенирование генов мт (*cyt b*) и/или ядерной (p53) ДНК, – по апробированным ранее методикам [Потапов и др., 1999, 2007; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010а, 2013; Баскевич и др., 2012].

Географические координаты пунктов отлова определяли с помощью GPS-навигатора или считывали с географических карт. Представленные в статье карты оригинальны. Они подготовлены в программах MapInfo Professional 9.5.1 и ArcGIS. Во всех случаях, кроме одного специально оговоренного, показаны места находок полёвок из группы «arvalis», идентифицированных с помощью хромосомных и/или молекулярно-генетических маркеров, реже по электрофоретическим признакам. Используются как обобщённые ранее [Малыгин, 1983; Обыкновенная..., 1994; Мейер и др., 1996], так и новые сведения. На картах показаны те локалитеты, которые отражают основные закономерности размещения видов. Полный кадастр мест находок заслуживает отдельной публикации.

Результаты и обсуждение

Вопросы современной номенклатуры.

В настоящее время обыкновенных полёвок рассматривают как группу «arvalis». Таксономическая структура этой группы многоуровневая и включает на одном уровне чётко обособленные виды (*M. arvalis* Pallas, 1779 *sensu lato*; *M. transcaspicus* Satunin, 1905; *M. illaeus* Thomas, 1912 (*syn. M. kirgisorum* Ognev, 1950); *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928; *M.*

kermanensis Rougin, 1988), а на другом – виды на пути своего становления (аллоиды, полу-виды, кариоформы, виды *in statu nascendi*): *M. arvalis* sensu stricto и *M. obscurus* Eversmann, 1841, входящие в *M. arvalis* sensu lato, а также *M. mystacinus* Filippi, 1865, место которой в группе «arvalis» ещё предстоит определить.

Центральное место занимают 3 вида – восточноевропейская, *Microtus rossiaemeridionalis* (2n=54, NF=56; синонимы: *subarvalis*, *epiroticus*, *levis*), обыкновенная, *M. arvalis* sensu stricto (2n=46, NF=84) и алтайская, *M. obscurus* (2n=46, NF=72) полёвки. Различие двух последних признаётся систематиками в отечественных и зарубежных сводках [Павлинов, 2003; Musser, Carleton, 2005; Абрамсон, Лисовский, 2012; и др.], однако ранг этих различий (кариоформы *M. arvalis* sensu lato? полувиды? аллоиды? виды *in statu nascendi*?) неустойчив и требует дальнейших исследований. В настоящем сообщении мы рассматриваем их в ранге вида, но важно отметить, что филогенетическое родство алтайской и обыкновенной полёвок ближе, чем каждого из них

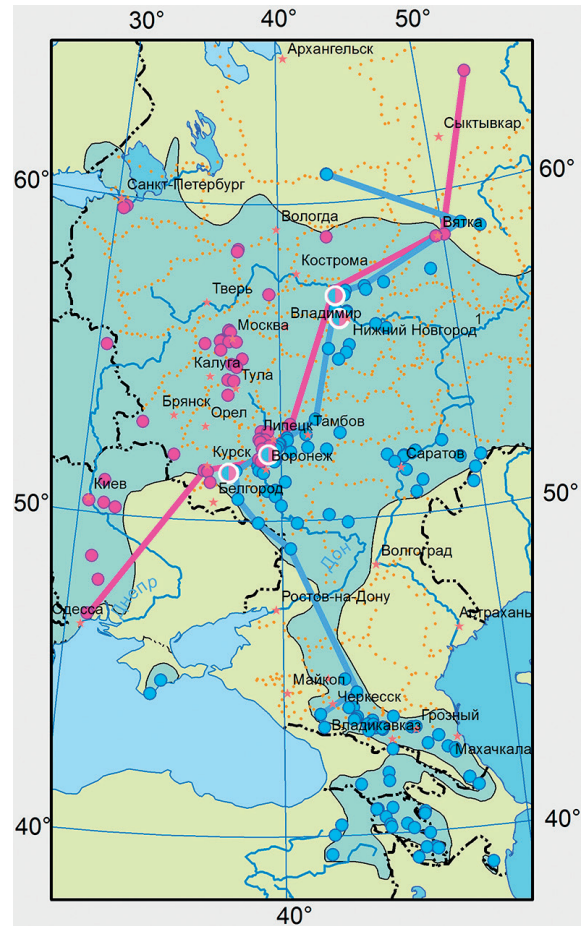


Рис. 1. Места находок идентифицированных особей *Microtus arvalis* и *M. obscurus* в регионе парапатрии.

Места находок *M. arvalis* – красные круги, *M. obscurus* – синие, гибридных особей (*M. arvalis* × *M. obscurus*) – двухцветные. Красной линией соединены самые восточные из мест находок *M. arvalis*, синей – самые западные из мест находок *M. obscurus*. Фоновым бирюзовым цветом дан ареал обоих 46-хромосомных видов-двойников (*M. arvalis* s.l.) [по Shenbrot, Krasnov, 2005].

Места находок *M. arvalis* по: Республика Коми – [Башлыкова, Королёв, 2014]; Ленинградская, Вологодская, Костромская, Кировская, Ярославская и Тульская области [Малыгин, 1983]; Нижегородская – [Баскевич и др., 2016]; Владимирская – [Golenishev et al., 2001]; Московская – [Малыгин, 1983; Баскевич и др., 2009]; Брянская – [Баскевич, 1996]; Тамбовская – [Ковальская и др., 2007]; Липецкая – [Быстракова, 2003; Окулова и др., 2010; Баскевич и др., 2010, 2012]; Воронежская – [Окулова и др., 2010; Баскевич и др., 2010, 2012] и Курская – [Малыгин, 1983; Баскевич и др., 2010, 2012] области; Беларусь – [Манохина, 1981]; Украина – [Гайченко, Малыгин, 1975; Гайченко, 1977]. *M. obscurus* по: Архангельская – [Булатова, Емельянова, 2018]; Свердловская – [Маркова и др., 2010, 2013]; Кировская – [Малыгин, 1983; Быстракова, 2003; Ялковская и др., 2012]; Пермская – [Малыгин, 1983]; Нижегородская – [Воронцов и др., 1984; Мейер и др., 1997; Быстракова, 2003; Баскевич и др., 2016]; Владимирская – [Golenishev et al., 2001; и др.] области; Башкирия – [Лапшов, 1976]; Тамбовская – [Быстракова, 2003; Булатова и др., 2007; Ковальская и др., 2007; Баскевич и др., 2009, 2012; Окулова и др., 2010]; Липецкая – [Окулова и др., 2010; Баскевич и др., 2005, 2009, 2012]; Саратовская – [Белянин и др., 1973; Баскевич и др., 1999, 2005, 2008, 2012; Богомолов и др., 2005]; Воронежская – [Баскевич и др., 2005, 2009, 2012; Быстракова и др., 2003; Богомолов и др., 2005; Окулова и др., 2010]; Курская – [Баскевич и др., 2012]; Белгородская – [Ковальская и др., 2007]; Волгоградская – [Богомолов и др., 2005]; Ростовская – [Малыгин, 1983] области; Крым – [Гайченко, Малыгин, 1975; Малыгин, 1983]; Ставропольский край – [Дзуев, Малкаров, 1976; Баскевич, 1996]; Казахстан – [Тихонов и др., 1996]; Карачаево-Черкессия – [Дзуев, Малкаров, 1976; Малыгин, 1983]; Кабардино-Балкария – [Малыгин, 1983; Баскевич, 1996; наши неопубликованные данные]; Северная Осетия – [Баскевич, 1996]; Чечня – [Дзуев, Малкаров, 1976; Малыгин, 1983]; Дагестан – [Дзуев, Малкаров, 1976; Кулиев, 1979; Пантелеев, Рожанская, 1980; Малыгин, 1983]; Грузия – [Кулиев, 1979; Баскевич, 1996; Волобуев, Раджабли, устное сообщение]; Армения – [Kral, Lyapunova, 1975; Дзуев, Малкаров, 1976; Малыгин, 1983]; Азербайджан – [Kral, Lyapunova, 1975; Кулиев, 1979].

Административные границы областей и краёв и их столицы показаны светло-коричневыми точками и звёздочками (соответственно).

и восточноевропейской полёвки. Кроме того, кариотип *M. obscurus* (NF=72) более архаичен, чем *M. arvalis* s. str. (NF=84) [Малыгин, 1983]. По маркерам ДНК исследовано более 20 европейских популяций *M. arvalis* s. str., и они чётко отличаются от *M. obscurus* [Потапов и др., 1999; Tougaard et al., 2013]. Ареалы этих видов почти не перекрываются, и в сформировавшейся протяжённой зоне контакта наблюдается интрогрессия хромосомных и генных (митохондриальных и ядерных) маркеров (рис. 1, подробнее ниже).

Следует пояснить номенклатуру восточноевропейской полёвки. Она была подробно изложена ранее [Малыгин, 1983; Малыгин, Яценко, 1986], однако новые предложения о переименовании этого вида заставляют вернуться к этому вопросу. Мазинг [Masing, 1999] на основании морфологического исследования 4 экземпляров из типовой коллекции Британского музея Естественной истории делает вывод, что таксон *Microtus arvalis levis* Miller, 1908 принадлежит к восточноевропейской полёвке. На наш взгляд, его доводы весьма неубедительны. Во-первых, из 8 краниальных признаков только 3 оказались сходными с таковыми у восточноевропейской полёвки. Однако эти признаки изменчивы и поэтому не пригодны для точной диагностики видов-двойников [Малыгин, Пантелейчук, 1996]. Кроме того, типовой экземпляр *Microtus arvalis levis* отловлен на юге Закарпатья, где восточноевропейскую полёвку никто не обнаруживал, но в этом регионе – в окрестностях г. Брашов (Румыния) – находили 46-хромосомную обыкновенную полёвку [Raicu et al., 1969; см. пояснения Малыгин, Яценко, 1986].

Другая замена латинского названия восточноевропейской полёвки: на «*mystacinus*» – была предложена А. Махмауди с соавторами на основании кариологического [Mahmoudi et al., 2014] и молекулярно-генетического [Mahmoudi et al., 2017] исследований. Однако выводы авторов этих статей не совсем соответствуют полученным ими результатам. На наш взгляд [Malygin, 2018], полёвки, названные «*mystacinus*», принадлежат к новому виду, а не к *M. rossiaemeridionalis*, так как у них другой

кариотип (см. размещённый в этих статьях рисунок и описание X- и Y-хромосом). Кроме того, это описание не совпадает с ранее опубликованными кариологическими сведениями о других восточноевропейских полёвках из Ирана [Mohammadi et al., 2013]. Дендрограмма генетического сходства по молекулярно-генетическому маркеру (*cyt b* митохондриальной ДНК) [Mahmoudi et al., 2017] также указывает на обособленность полёвок, обнаруженных А. Махмауди с соавторами [Mahmoudi et al., 2014, 2017], от *M. rossiaemeridionalis* [Malygin, 2018]. К такому же выводу пришел Ф. Голенищев с коллегами [Golenishchev et al., 2019].

Первые этапы становления видов полёвок группы «arvalis» и формирования их ареалов. Считается, что предковые формы обыкновенных полёвок сформировались в лугах лесостепей и северных степей Евразии примерно 1.5 млн – 500 тыс. лет назад [Малыгин, 1983, 2009]. В ледниковые эпохи они отступали к югу и развивались в рефугиумах, преимущественно в предгорьях и межгорных котловинах юга Европы, Кавказа и Малой Азии [Kratochvil, 1959; Малыгин, 1983, 2009]. В этих рефугиумах и произошло, на наш взгляд, расхождение цитогенетических признаков и становление современных видов. Расцвет их формирования пришёлся на межледниковое время второй половины среднего плейстоцена, 420–370 тыс. лет назад [Малыгин, 1983, 2009; Markova, Puzachenko, 2018a]. Вероятно, в этот период восточноевропейская полёвка проникает из Иранского нагорья и Закавказья через Малую Азию и Балканы на равнины восточной Европы.

После отступления обширных ледников среднего плейстоцена (Донское и Днепровское оледенения), полёвки начали заселять луга в долинах рек средней и северной Европы, а также Предуралье [Малыгин, 1983, 2009]. В Микулинское межледниковье (начало верхнего плейстоцена, 130–115 тыс. лет назад) алтайские полёвки входили в группу многочисленных видов в луговых и степных сообществах Крыма, а обыкновенные полёвки как содоминанты отмечены на юге Центральной Европы (Венгрия, Болгария, Румыния) и в

Германии, ископаемые останки найдены также на территории современных Великобритании, Испании, Франции, Монако, Польши, Украины, России (Предуралье и Нижняя Волга) [Markova, Puzachenko, 2018b]. Заметим, что хотя А. Маркова и А. Пузаченко [Markova, Puzachenko, 2018b] указывают в своей публикации конкретные виды из группы «arvalis», но данных о генетических исследованиях ископаемых останков этих видов нет. Вероятно, полёвки из Крыма названы *Microtus obscurus*, так как до конца 1960-х гг. они здесь были единственным видом из группы «arvalis», занимая в XX в. ведущее положение в биоценозах предгорно-лесной части полуострова [Товпинец, 1996; Товпинец, Евстафьев, 2010]. В пользу архаичного происхождения полёвок *M. obscurus* в Крыму свидетельствуют исследования современных полёвок этого вида по объединённым последовательностям двух маркеров мтДНК цитохрома *b* (1143 пн) и фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК (800 пн), которые показали, что крымские полёвки отличаются от других полёвок Сино-Русской клады и образуют отдельную субкладу [Tougaard et al., 2013; Сибиряков и др., 2018]. Диагностика видовой принадлежности обыкновенных полёвок из других регионов, упомянутых в статье А. Марковой и А. Пузаченко [2018b], вызывает сомнения, и, видимо, все эти находки корректней относить к комплексу видов «arvalis», не придавая им видового ранга. Однако можно предположить, что останки полёвок из Великобритании, Франции, Монако и Германии принадлежали *M. arvalis* str., из дельты Дуная в Румынии и с юга Болгарии – *M. rossiaemeridionalis*, из Нижней Волги – *M. obscurus*. Отметим, что на Среднем Урале обитали алтайская и восточноевропейская полёвки, что подтверждено результатами палеогенетического и морфологического изучения среднеголоценовых (около 7.38 тыс. лет назад) остатков черепов полёвок из местонахождений Бойни (Boiny) и Стариково (Starikovo) [Markova et al., 2012].

Это согласуется с предложенным сценарием [Малыгин, 2009] последовательности и направлений заселения равнин Европы и юга

Сибири полёвками группы «arvalis». Первой в луга на юге Восточной Европы проникает *M. rossiaemeridionalis*. Вслед за ней после отступления Днепровского ледника на свободные территории из восточных рефугиумов (южно-уральского и кавказского) в луговые биотопы проникает алтайская полёвка, а из западных рефугиумов (предгорья Альп, Балканы, Карпаты) – обыкновенная полёвка. Эти события, на наш взгляд, отражаются в современном распространении этих видов в междуречье Дона и Днепра. Между двумя «языками» Донского и Днепровского оледенений ныне обнаруживают в основном только восточноевропейскую полёвку, западнее она симпатрична с *M. arvalis*, а восточнее – с *M. obscurus* (рис. 2).

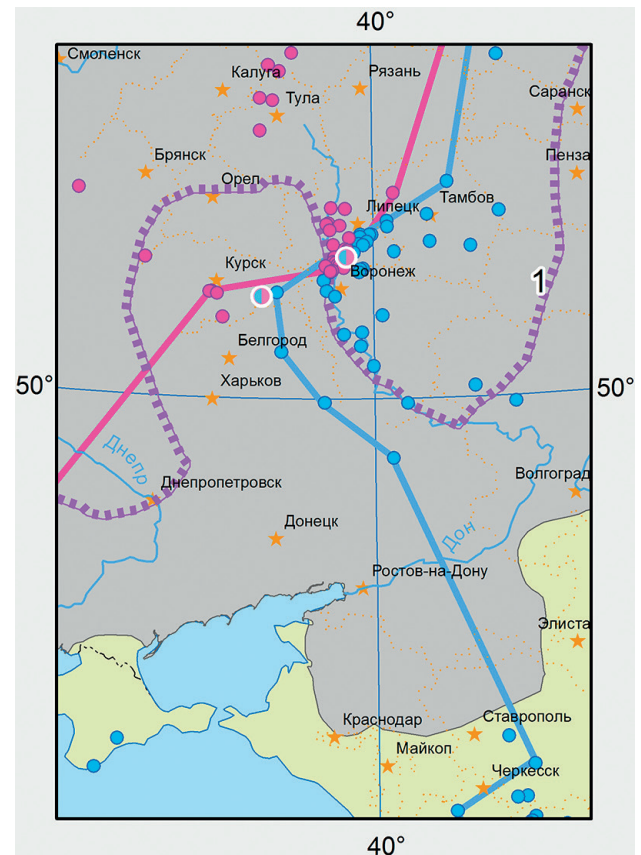


Рис. 2. Распространение *Microtus arvalis*, *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* в Днепровско-Донском и прилегающих регионах. 1 – Граница максимального распространения на юг Донского и Днепровского оледенений. Красная линия – восточная граница распространения *M. arvalis*, синяя – западная *M. obscurus*. Фоновым серым цветом – область распространения *M. rossiaemeridionalis*.

Другие обозначения так же, как на рис. 1.

По современному распространению *M. arvalis* характеризуется как европейский вид, а *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* как евразийские. Основная часть ареалов этих 3 видов лежит в пределах 40° – 60° с. ш. и 18° – 60° в. д. На этой огромной территории восточноевропейская полёвка симпатрична с 46-хромосомными полёвками, а *M. arvalis* и *M. obscurus* аллопатричны.

Сельскохозяйственное освоение земель и инвазионный процесс полёвок группы «arvalis». Собственно инвазионный процесс – ускоренное расселение далеко за пределы нативного ареала – у полёвок группы «arvalis» повсеместно связан с антропогенными факторами, прежде всего с сельскохозяйственным освоением земель человеком, начало которого можно датировать ранним неолитом (10 тыс. лет назад).

С античных времён территории, занятые сейчас обыкновенными полёвками (s. l.), активно осваивались и преобразовывались человеком: распахивались степные участки, вырубались массивы широколиственных и смешанных лесов. Это сказалось на формировании обширных современных ареалов полёвок группы «arvalis».

Будучи мезофильными видами, эти полёвки изначально обитали во второстепенных по площади луговых участках лесостепей и северных степей, нередко расположенных вдоль рек и озёр. Территория, занимаемая обыкновенными полёвками (s. l.), была вкраплена среди лесов с чуть более плотным «кружевом» в лесостепях. Среди хвойных лесов подходящих местообитаний было крайне мало: мелкие разрозненные участки приречных и приручьевых лугов и олуговевшие гари. В степях эти грызуны придерживались второстепенных по площади долинных мезофитных биотопов. Следовательно, в доагрикультурное время практически весь ареал полёвок группы «arvalis» представлял собой редкое «кружево», и поселения этого вида нигде не занимали фоновых биотопов [Тупикова и др., 2000; Бобров и др., 2008].

Агроценозы стали для обыкновенных полёвок (s. l.) новым местообитанием, более

благоприятным, чем исконные местообитания. На полях полёвки группы «arvalis» достигали более высоких показателей численности [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001], а площадь пригодных местообитаний росла по мере увеличения площади пахотных земель.

Распашка Восточной Европы начиналась с безлесных территорий со средним увлажнением и плодородными почвами – разнотравно-злаковых степей и безлесных участков в лесостепях и лесах (ополье). С нехваткой земель и освоением северных территорий начинается вырубка и выжигание лесов с последующей распашкой (подсечно-огневое земледелие): сначала в лесостепях, позже в широколиственных, смешанных и хвойных (таёжных) лесах. В XI–XII в. идёт активное освоение с преобладанием двупольной системы земледелия бассейнов Оки и верхней Волги. К концу XIV в. в Северо-Восточной Руси ещё сохраняется практика подсек, но широко распространяется и трёхпольная система земледелия, которая становится господствующей во второй четверти XV в. [Кочин, 1960]. Площадь возделываемых земель при этом неизбежно расширяется. Заселение полей полёвками в этот период приводило к их массовому размножению, и в летописях сохранились записи об огромном вреде, причинённом «мышьями» на полях России в 1309 и 1479 гг. [Формозов, 1937].

Ко второй половине XIX в. лесостепи были сплошь распаханы, и агроценозы здесь почти полностью сменили естественные ландшафты [Бережной и др., 2000]. На рубеже XIX и XX вв. в центральной части Европейской России все пригодные для земледелия угодья были сельскохозяйственно освоены, и лишь на севере (Вологодская и юг Архангельской областей) и на юго-востоке (от Запорожья к нижнему Дону и Волгограду и далее на северо-восток по регионам Заволжья до Самарской губернии включительно) отмечено наибольшее приращение площади пахотных земель, которое в этих регионах составило в 1912 г. более 140% от площади пашен в 1987 г. [Ракитников, 1970]. Глубокое проникновение обыкновенных полёвок (s. l.) в тайгу шло не

только по агроценозам, но и по другим антропогенно нарушенным биотопам, так как леса оказались фрагментированы сформировавшейся сетью сельских поселений с мозаикой полей, а также сильно прорежены и осветлены рубками, пастьбой, сенокошением, прокладкой различных коммуникаций.

Сухостепные территории начали распаивать с появлением технологий орошения земель. На юг обыкновенные полёвки (*s. l.*), кроме полей проникают по сопровождающим их лесополосам и оросительным системам. Благодаря последним они широко распространились в агроценозах на месте северных сухих и опустыненных степей, в частности в Прикаспии из Ильменно-Придельтового района расселились на запад и стали обычными на орошаемых участках Чёрных земель.

В каждом регионе рост площади пахотных земель шёл от более плодородных участков к менее плодородным, как это описано, например, для Мещёры [Матасов, 2018]. Расширение площади пахотных земель было также связано с ростом численности населения и системой землепользования. Так, с переходом на трёхпольную систему земледелия стали распахивать большие площади, чем это требовалось при ранней двупольной системе, так как одну часть оставляли под пар. Во второй половине XX в. – с развитием плановой экономики и технологий, площади пахотных земель во многих регионах страны были настолько велики, что превышали невозделываемые земли. В таких регионах биотопы, благоприятные для обыкновенных полёвок (*s. l.*), преобладают над другими, а учитывая высокий уровень их численности в агроценозах, можно говорить о ведущем значении этих грызунов на огромных пространствах, занятых пахотными землями.

Полёвки группы «arvalis» достигают наибольшей численности на полях, а не в природных биотопах, поселяясь на пахотных землях круглогодично и практически в любой части своего ареала. На полях у них чаще, чем у каких-либо иных грызунов, наблюдаются вспышки массового размножения. Их доля в населении грызунов агроценозов различна в разных географических условиях. В полях от

северной (в Восточной Европе) или от южной (в Западной Сибири) тайги до лесостепей включительно доминируют только полёвки группы «arvalis», а в полях на месте богатырно- и разнотравно- и разнотравно-дерновиннозлаковых степей от западных границ России до Иртыша в число доминантов входят и другие виды грызунов [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

Следовательно, распашка земель привела к коренному изменению распространения обыкновенных полёвок (*s. l.*). Они глубоко проникли в таёжную и степную зоны по полям и другим антропогенно нарушенным биотопам. С увеличением пахотных площадей полёвки стали не только обитателями фоновых биотопов (полей), но и доминирующими видами позвоночных в них. Уплотнение «кружева» ареала сопровождалось ростом численности популяций, благодаря чему общее число обыкновенных полёвок (*s. l.*) в экосистемах, возросло на 2–3 порядка [Неронов и др., 2001; Хляп, Варшавский, 2010].

Процесс инвазий полёвок группы «arvalis» по пахотным землям достиг максимума к концу существования СССР, поскольку позже площади пахотных земель заметно сократились. Кроме того, с 1980-х гг. в России, а в Западной Европе ещё раньше, практикуются новые технологии уборки зерновых и сенокошения. До этого не одно столетие скошенные травы и оставшуюся солому (а сначала и сжатые колосья с зерном) складировали на лугах и полях сначала в небольших копнах и стогах (колосья – в снопах), а позже в больших скирдах или омётах, которые достигали 25 м в длину и 7 м в высоту. Полёвки и другие грызуны скапливались в них, нередко размножались и оставались до полной разборки, иногда до весны, за счёт чего общая численность популяции быстро нарастала [Кулик, 1951; Кучерук, Рубина, 1953, Охотский и др., 1981; и др.]. Восточноевропейские полёвки более охотно поселялись в стогах и омётах, чем 46-хромосомные [Малыгин, Рябов, 2013]. В настоящее время, как в России, так и за рубежом солому и траву спрессовывают и скатывают в тугие рулоны, которые мало пригодны для заселения

полёвками. Это, на наш взгляд, служит одной из причин сокращения численности каждого из видов-двойников полёвок группы «arvalis» в различных частях их обширных ареалов. Например, в Воронежской обл., где эти грызуны многочисленны, в период с 1958 по 1992 г. численность мелких млекопитающих в скирдах и омётах была в среднем выше, чем в лугово-полевых местообитаниях, и варьировала вокруг относительно стабильного уровня, но с 1992 по 2014 г. она начала падать, и её средний уровень оказался ниже, чем на лугах и полях [Транквилевский, Квасов, 2018].

Относительно быстрое появление огромных площадей новых местообитаний, благоприятных для полёвок группы «arvalis», отразилось на ходе эволюционных процессов видов-двойников, на формировании ареала каждого вида и зон их симпатрии и парапатрии, о чём будет сказано ниже.

Инвазии 46-хромосомных видов-двойников: *M. arvalis* – обыкновённой и *M. obscurus* – алтайской полёвок. Вслед за сведением лесов под распашку, для строительства дорог, линий электропередач, посёлков проникают в таёжную зону оба вида 46-хромосомных полёвок. Самое северо-восточное место обнаружения кариологически идентифицированных особей *M. arvalis* s. str. находится в центральной части республики Коми в излучине р. Ухта (окрестности пос. Водный Ухтинского р-на, 63.5° с. ш., 53.4° в. д.), то есть на 300 км севернее крайних находок вида в этом регионе. Две полёвки были отловлены на пойменном злаково-бобово-разнотравном лугу. Предполагаемый вектор инвазии – непреднамеренный завоз автомобильным транспортом [Башлыкова, Королёв, 2014].

Полёвки *M. obscurus* обнаружены на севере Уральских гор (Свердловская обл.) на сенокосном лугу правого берега р. Ивдель и в посёлках Черёмухово, и Сосьва [Маркова и др., 2010, 2013]. Эти находки приурочены к северной тайге, где алтайские полёвки встречаются в азональных биотопах антропогенного происхождения, многие из которых подвергались распашке [Маркова и др., 2013]. Этими же причинами можно объяснить находки особей

M. obscurus в Предуралье – на территории Вятско-Камского края – Белохолуницкий и Омутнинский районы Кировской обл. [Ялковская и др., 2012] – и самую северо-западную находку этого вида в средней тайге в двух пунктах Устьянского р-на Архангельской обл. [Булатова и др., 2010б; Булатова, Емельянова, 2018] (рис. 1).

На юго-восток в засушливые районы степей и полупустынь Прикаспийской низменности *M. obscurus* смогли проникнуть только после мелиоративных работ и распашки земель в бассейне низовий р. Волги и на Предуральском плато. Заселила эти районы и восточноевропейская полёвка. Однако в пустынных районах полёвки *M. obscurus* не обнаружены [Ковальская, 1994; Тихонов и др., 1996].

Интерес представляет также формирование зоны парапатрии 46-хромосомных видов-двойников. Она простирается от северной тайги на северо-западе Европы до севера разнотравно-дерновиннозлаковых степей [Kral et al., 1980; Малыгин, 1983, Мейер и др., 1997] (рис. 1, 3). Размещение восточной границы распространения *M. arvalis* и западной *M. obscurus* на протяжении последних десятилетий многократно уточнялось. Первоначально самые западные находки *M. obscurus* были отмечены в Крыму, в междуречье Северского Донца и Дона, в Саратовской, Пензенской, Нижегородской и Пермской областях, тогда как продвижение *M. arvalis* к востоку было показано для Приднепровья, Курской, Орловской, Московской, Владимирской, Ярославской, Костромской и Вятской областей [Малыгин, 1983, Мейер и др., 1997]. Дальнейшие исследования позволили сократить расстояние между изученными границами распространения этих видов в Восточной Европе [Быстракова, 2003; Баскевич и др., 2005, 2009, 2012, 2018; Булатова и др., 2010 а, б; Окулова и др., 2010], а на территории Центрального Черноземья (Курская и Липецкая обл.) [Баскевич и др., 2012] и Верхнего Поволжья (Владимирская, Нижегородская обл.) [Golenischev et al., 2001; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010 а,б; Миронова и др., 2016, 2017; Баскевич и др., 2016; Черепанова и др., 2019] обнаружено

соприкосновение границ и гибридизация этих полевков. В Центральном Черноземье гибридные особи были найдены в Усманском р-не Липецкой обл. и Мантуровском р-не Курской обл. [Баскевич и др., 2012], а в Нечернозёмной зоне Верхнего Поволжья в Ковровском р-не Владимирской и Сокольском р-не Нижегородской областей [Golenishev et al., 2001; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010 а, б; Миронова и др., 2016; Баскевич и др., 2016; Черепанова и др., 2019]. Особенности гибридных зон между 46-хромосомными видами (кариоформами) в Центральном Черноземье и Верхнем Поволжье различаются. Главные отличия проявляются в ширине обнаруженных

гибридных зон: узкой в Черноземье и широкой в Нечернозёмной полосе, что, прежде всего, связано с природными условиями (лесостепь и подтаёжные леса, соответственно), с разной степенью фрагментации пахотных земель и рядом исторических особенностей освоения этих регионов [Мун, 2018, Трапезникова, 2018].

Важная роль в сближении ареалов 46-хромосомных видов-двойников, в возникновении их контактов и гибридизации принадлежит их инвазиям на пахотные земли. Так, в серии работ, выполненных на идентифицированном материале обыкновенных полевков из разных регионов вдоль зоны парapatрии, показано

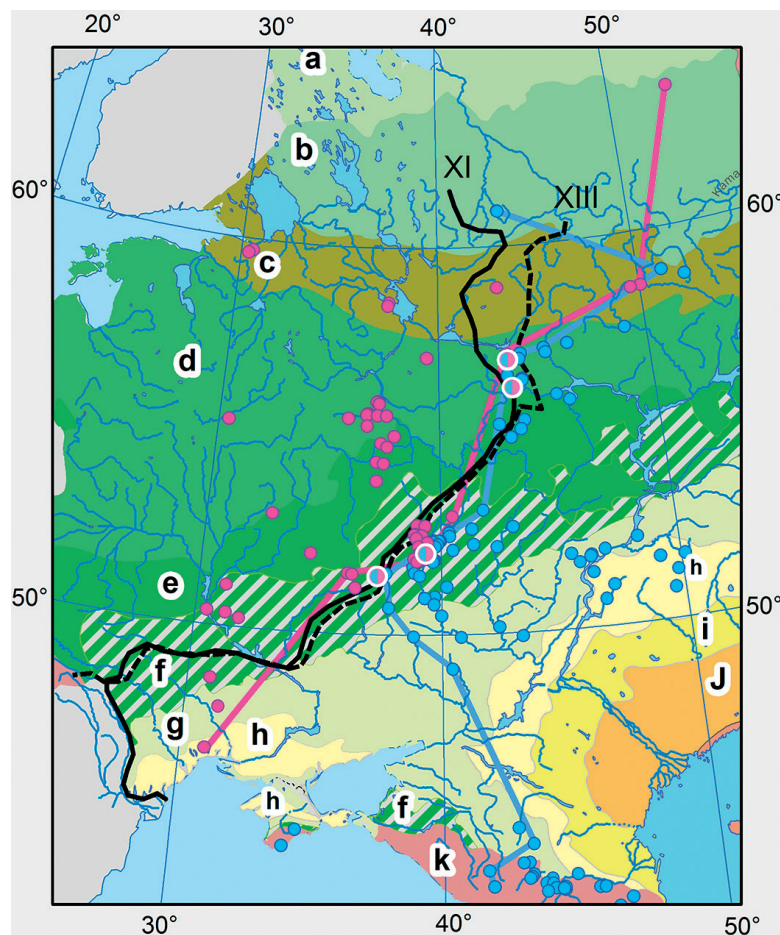


Рис. 3. Природные и исторические факторы формирования зоны парapatрии 46-хромосомных полевков: *Microtus arvalis* и *M. obscurus*

Красная линия – восточная граница распространения *M. arvalis*, синяя – западная *M. obscurus*.

Чёрные линии – южные и юго-восточные границы Древней Руси в начале XI (сплошная линия) и в первой четверти XIII (пунктирная) веков [по: Николаев, 2003а; б].

Цветом – подзоны растительности [по: Огуреева и др., 1999]: а – северная тайга; б – средняя тайга; с – южная тайга; д – подтайга; е – широколиственные леса; ф – лесостепь; г – северные степи; h – сухие степи; i – опустыненные степи; j – северные пустыни; k – растительность гор.

Другие обозначения так же, как на рис. 1.

предпочтительное обитание как *M. arvalis*, так и *M. obscurus* в антропогенно трансформированных биотопах: на полях и залежах [Карасёва и др., 1994; Тихонов и др., 1998, 2005; Михайлова и др., 2008; Окулова и др., 2008], хотя исконными стациями этих видов являются открытые луговые биотопы.

Становление земледелия связано с плодородными почвами [Найдёнов, Цаценко, 2012], но в Восточной Европе большая часть степных плодородных земель не могла быть освоена в первую очередь. Народы, занимающиеся земледелием, заселяли здесь к концу IX в. территории от Приднестровья к среднему течению Днепра (Киев), и выходу в Балтийское море (Полоцк, Новгород, Ладога) и постепенно осваивали земли к северу и северо-востоку. А южнее, в низовьях Днепра и Дона, а также на обширных территориях Среднего и Нижнего Поволжья долгое время обитали преимущественно кочевники и скотоводы (например, в разные века и в разных частях этого региона: хазары, печенеги, половцы, мордва, волжские булгары, золотоордынцы и др.). Эта граница немного флуктуировала и, например, в первой половине XIII в. проходила от среднего течения Днепра по междуречью рек Псёл и Ворскла до их верхнего течения, к верховьям рек Сейм и Оскол, немного восточнее городов Елец, Муром, Нижний Новгород и далее на север восточней р. Унжа к г. Устюг [Николаев, 2003б] (рис. 3). Итак, от лесостепных регионов на юге она шла на северо-восток до средней тайги. Вдоль этой линии, а не в широтном направлении, в котором простираются плодородные земли, формируются важнейшие области земледелия Руси для выращивания хлеба на продажу. Расположение важнейших областей земледелия в этих районах сохранялось ещё в XVII в., хотя Российское государство расширилось к этому времени на восток к средневожским чернозёмам.

Как видно из рис. 3, примерно вдоль описанной выше границы проходит и зона парапатрии 46-хромосомных полёвок. На наш взгляд, её основное размещение обуславливается историческими событиями XI–XVII вв. Оно связано с относительно быстрым распростра-

нением и увеличением численности обыкновенных полёвок (*s. str.*) по пахотным землям от среднего Приднепровья к северо-востоку вдоль описанных выше границ Российского государства. Дальнейший сценарий формирования зоны парапатрии, на наш взгляд, таков. Сельскохозяйственное освоение Поволжья после падения Золотой Орды и последующего расширения Руси на восток, видимо, шло, преимущественно со стороны Волги как транспортной артерии. Пахотные земли Поволжья могли заселяться алтайскими полёвками, обитавшими в доагрикультурное время в луговых стациях (вероятней всего, этот вид находили в Нижнем Поволжье и в Предуралье ещё в Микулинское межледниковье – см. выше). Процесс смыкания пахотных земель близ бывшей границы Руси и формирование зоны парапатрии шли в течение нескольких последующих столетий, вплоть до периода максимальной распашки, который пришёлся на вторую половину XX в.

Отметим, что при снижении антропогенной нагрузки (зарастание древесно-кустарниковой растительностью залежей и лугов) на территории, где в предшествующие годы были обнаружены гибридные особи 46-хромосомных видов-двойников, видовой состав обыкновенных полёвок смещался в сторону доминирования *M. rossiaemeridionalis*. В частности, такая картина наблюдалась на территории Центрального Черноземья, где в 2007 г. была обнаружена гибридизация между 46-хромосомными видами обыкновенных полёвок (отловы производили на открытых участках: полях, залежах, лугах), а в 2013 г. на тех же, но биотопически изменённых участках (они частично поросли кустарником) или соседних (примыкающие к лесу увлажнённые территории у р. Воронеж) гибриды между *M. arvalis* и *M. obscurus* не найдены, а отмечено доминирование *M. rossiaemeridionalis* [Баскевич и др., 2014]. Аналогичная ситуация прослеживалась и для северного участка гибридной зоны, обнаруженного в Верхнем Поволжье [Голенищев Ф.Н., устное сообщение]. Следовательно, в полосе парапатрии 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. происходят пульсации границ

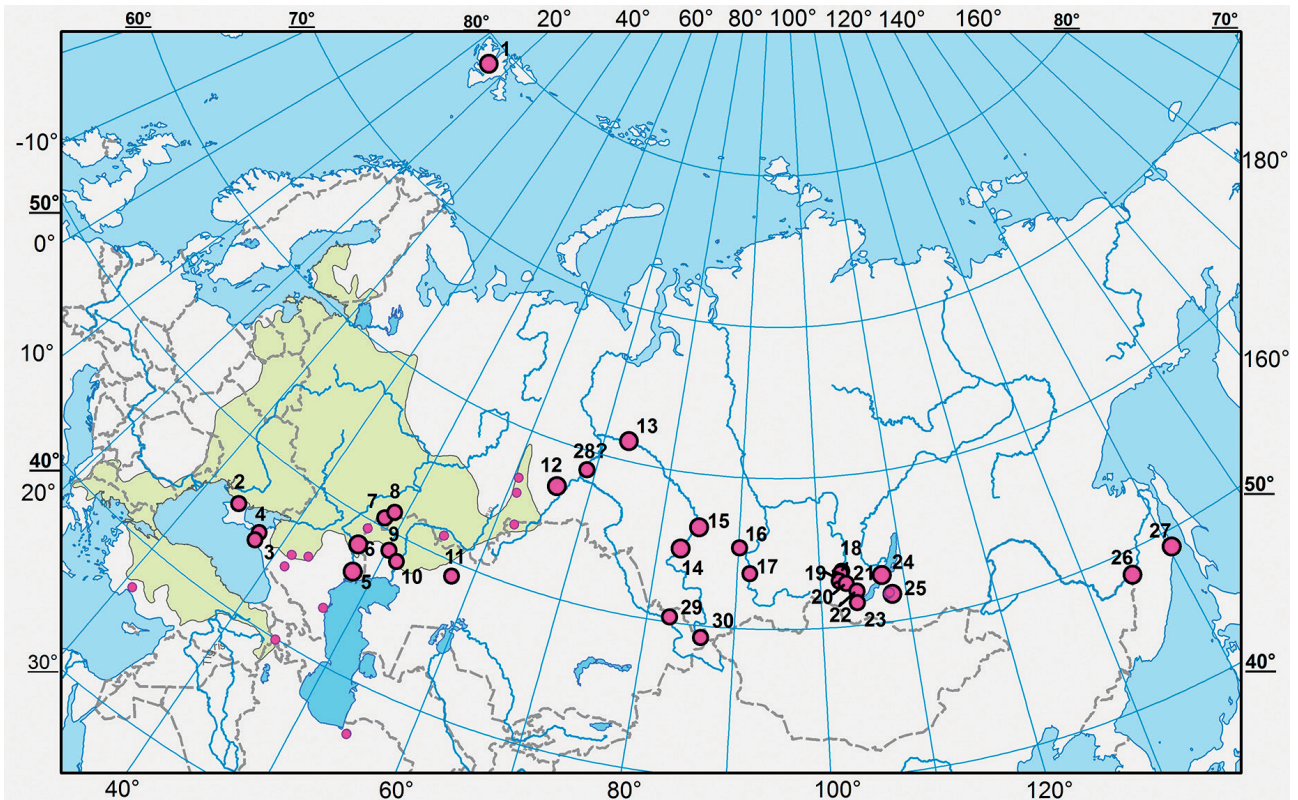


Рис. 4. Современный ареал восточноевропейской полёвки – *M. rossiaemeridionalis*.

Основная часть ареала (нативная и расселение до XX в.) дана по Shenbrot, Krasnov [2005] с изменениями.

Крупные точки – места инвазий в XX в. по: 1 – [Большаков, Шубникова, 1988; и др.]; 2 – [Товпинец, 1996; Сибиряков и др., 2018]; 3 – [Баскевич и др., 2007]; 4 – [Балакирев и др., 2017]; 5 – [Малыгин, 1983]; 6 – [Богомолов и др., 2005], 7–11 – [Ковальская, 1994, Тихонов и др., 1996]; 12 – [Гашев, 1988]; 13 – [Маркова и др., 2014]; 14 – [Якименко, Крюков, 1997]; 15 – [Ильинских и др., 2010]; 16 – [Демидович, Липин, 1997]; 17 – [Ковальская, Малыгин, 1985]; 18–23 – [Мейер и др., 1996; Демидович, Липин, 1997]; 24 – [Pavlova, Tchabovsky, 2011]; 25 – [Моролдоев и др., 2017; Моролдоев, 2019]; 26 – [Markova et al., 2019]; 27 – [Картавцева и др., 2011]; 28? (нет точной идентификации вида) – [Кислый и др., 2015]; 29, 30 – [Holicova et al., 2018].

Мелкие точки – места находок в краевых частях ареала (возможно, натурализация до XX в.) (Ставропольский край – [Малыгин, 1983; Баскевич, 1996]; Краснодарский край – [Окулова и др., 2005]; другие регионы России и Армения – [Малыгин, 1983]; Турция – [Yavuz et al., 2011]; Иран – [Mohammadi et al., 2013]).

ареалов видов-двойников, которые зависят от характера и степени сельскохозяйственного использования этих земель.

Инвазии восточноевропейской полёвки – *M. rossiaemeridionalis*. Известная ранее основная часть ареала этого вида [Малыгин, 1983; Shenbrot, Krasnov, 2005] лежала преимущественно в Восточной Европе (отсюда и название) (рис. 4).

Западная часть ареала простиралась от юга Финляндии через Прибалтику, равнины и низины центральной Белоруссии и Украины, Нижнедунайскую низменность, западное Причерноморье до Северной Македонии и

юга Греции. В центральной части: от Прионежья до Крымского перешейка и севера Волго-Ахтубинской поймы, не выходя в Предкавказье, за исключением нескольких находок в Ставропольском и Краснодарском краях и в Дагестане [Малыгин, 1983, Баскевич, 1996; Окулова и др., 2005]. Кроме того, от Балкан ареал тянется на восток в Малую Азию, где восточноевропейских полёвок обнаруживали в различных регионах, вплоть до восточных границ современной Турции [Kefelioğlu, 1995; Selçuk, Kefelioğlu, 2018]. Находки в Армении [Малыгин, 1983] и Иране [Mohammadi et al., 2013] единичны. Имеется ещё одна иранская

выборка [Mahmoudi et al., 2014, 2017], но её принадлежность к восточноевропейской полёвке требует дополнительных доказательств [Malygin, 2018, см. выше]. На востоке (за Уралом) восточноевропейская полёвка встречалась редко и не далее среднего течения Тобола. В регионах восточнее этот вид появился позже, и в настоящее время число находок восточноевропейской полёвки далеко за пределами её ранее известного ареала возрастает (рис. 4).

Самая северная и интригующая – инвазия в экстремальные условия острова Западный Шпицберген. С 1931 г. на западе острова существовало несколько каменноугольных шахт, принадлежащих СССР и позже России, интенсивная работа которых прекратилась после 1998 г. В довоенные годы здесь было добыто около 3 млн тонн угля, который поставляли в основном в Мурманскую и Архангельскую области. После войны поставки угля продолжались. На баржах, которые доставляли уголь с шахт этого острова, в качестве балласта использовали грунт с материка. На острове его выгружали, как оказалось, иногда вместе с полёвками [Большаков, Шубникова, 1988], определёнными впоследствии, как восточноевропейские [Fredga et al., 1990; Markova et al., 2016]. Полёвки натурализовались, включились в пищевые сети экосистем острова, а в годы высокой численности служат одним из основных источников пищи для местных песцов [Frafjord, 2002].

На юге к регионам инвазий относятся полуострова Крым, Керченский и Абрау. Долгое время в Крыму отмечали лишь *M. obscurus*, приуроченную в основном к предгорному и горному Крыму (юг и юго-восток полуострова). В северо-западной части полуострова полёвок, относящихся к группе «arvalis», стали находить лишь с конца 1960-х гг. после ввода в строй Северо-Крымского оросительного канала. С помощью электрофореза белков крови удалось установить, что полёвки, добытые на разграничительных валах рисовых чеков в Красноперекоском районе Крыма, относились к *M. rossiaemeridionalis*. Восточноевропейская полёвка заселила зону рисосеяния Раздольненского района, проникла по берегам обводнённого русла р. Чатырлык вглубь

степной зоны [Товпинец, 1996; Евстафьев, Товпинец, 2019] и обнаружена (сyt *b*) близ сёл Тимашовка (Красногвардейский р-н) и Демьяновка (Советский р-н) [Сибиряков и др., 2018]. В настоящее время возделывание риса в Крыму полностью прекратилось, что, видимо, приведёт к сокращению площади мест, пригодных для обитания восточноевропейской полёвки на полуострове.

Восточноевропейская полёвка, определенная по хромосомным маркерам, обнаружена на Керченском п-ове близ Темрюка [Баскевич и др., 2007]. Кроме того, с помощью молекулярного (сyt *b*) маркера установлено её обитание на северо-западных отрогах Кавказа (Краснодарский край, п-ов Абрау, урочище Сухой Лиман заповедника «Утриш») [Балакирев и др., 2017; Balakirev et al., 2018]. Возможно, что полёвки проникли в горные районы северо-запада черноморского побережья с севера при строительстве дорог к курортным местам.

Другой регион расселения восточноевропейской полёвки на юге и юго-востоке её ареала – Северный Прикаспий. В Волго-Ахтубинской пойме самое южное место её поимки лежит у с. Никольское [Малыгин, 1983]. Она обнаружена близ оз. Баскунчак [Богомолов и др., 2005]. Об обитании обыкновенных полёвок (*s. l.*) в Западном Казахстане по долинам рек Урал, Уил, Темир и Эмба, сообщалось ещё до описания видов-двойников [Башенина, 1962]. Позднее кариологические [Ковальская, 1994] и электрофоретические [Тихонов и др., 1996] исследования показали, что эти полёвки относятся к видам-двойникам: *M. rossiaemeridionalis* и *M. obscurus*. Обводнение территории и последующая распашка земель на левобережье низовой р. Волги и на Предуральском плато стали причинами инвазии обыкновенных полёвок (*s. l.*) в засушливые степные и полупустынные районы северного Прикаспия и формирования краевой юго-восточной границы ареала вида. Здесь отмечена симпатрия обоих видов-вселенцев, тогда как в пустынные районы проникает только восточноевропейская полёвка [Тихонов и др., 1996].

В последние годы всё чаще публикуются сведения об инвазиях восточноевропейской

полёвки на восток: от отдельных регионов Западной Сибири до Дальнего Востока. Она обнаружена на р. Обь в г. Сургут (Ханты Мансийский автономный округ) [Маркова и др., 2014] (рис. 4), куда, возможно завезена водным транспортом с овощами или фуражом. Видимо, с аналогичной сельскохозяйственной продукцией, перевозившейся железнодорожным транспортом, прежде всего по Транссибирской магистрали, восточноевропейская полёвка проникла в окрестности г. Тюмень [Гашев, 1998], в Новосибирский Академгородок [Якименко, Крюков, 1997], на территорию Университетской роши г. Томска [Ильинских и др., 2010], на юг Красноярского края в Ужурский р-н [Демидович, Липин, 1997] и в окрестности г. Абакан и у села Подсинея [Ковальская, Малыгин, 1988], в Иркутскую область [Мейер и др., 1996; Демидович, Липин, 1997 и др.], в Бурятию (парки г. Улан-Удэ и 2 посёлка примерно в 20 и 30 км восточнее города по железнодорожной магистрали: пос. Сосновый Бор и Онохой) [Моролдоев и др., 2017; Моролдоев, 2019], в окрестности г. Хабаровска [Markova et al., 2019]. Предполагается, что вектор инвазии восточноевропейской полёвки на тихоокеанское побережье, где она обнаружена в г. Советская Гавань и двух близлежащих посёлках, также связан с железнодорожными перевозками, но по Байкало-Амурской магистрали [Картавцева и др., 2011].

Интересны находки восточноевропейской полёвки (в исходной статье как *M. mystacinus*, диагностика – молекулярно-генетическими методами по *сyt b*) в Восточно-Казахстанской области Казахстана. Двух полёвок отловили в 2017 г. близ пруда у села Секисовка (50°21'9" с. ш., 82°35'46" в. д.) и ещё одну – в 2006 г. на пастбище близ села Жамбыл (49°14'21" с. ш. и 86°18'30" в. д.) [Holicova et al., 2018]. Авторы считают, что здесь лежит реликтовая часть нативного ареала восточноевропейской полёвки, но мы склоняемся, что это непреднамеренная интродукция, и зверьки, как и в другие регионы, могли быть завезены с сельскохозяйственной продукцией.

О датах инвазий восточноевропейских полёвок на восток точных сведений нет. В Ир-

кутской обл. полёвка, описанная как *M. arvalis baicalensis*, впервые отмечена в 1936 г. [Фетисов, 1941], хотя её видовой статус в современном понимании систематики этой группы грызунов не ясен. В лесах близ г. Байкальска зверьков из группы «*arvalis*» отлавливали в 1978–1982 гг. В лесостепных районах южного Прибайкалья они впервые обнаружены в 1982 г. [Демидович, Липин, 1997] и определены, как *M. rossiaemeridionalis* [Мейер и др., 1996]. Все остальные находки этого вида к востоку от основного ареала относятся к ещё более поздним годам. Проникнув на восток России относительно недавно, *M. rossiaemeridionalis* начала устойчиво занимать весомое место в антропогенно-преобразованных экосистемах. Так, в агроценозах левобережья верхнего Приангарья доля восточноевропейских полёвок среди мелких млекопитающих составляет 54%, а в некоторые годы достигает 75% [Демидович, 2006]. Эта полёвка, впервые замеченная в г. Иркутске в 1988 г., к 1990 г. встречалась во всех районах города и в его окрестностях, занимая лидирующее место среди мелких млекопитающих вне построек [Малышев, 2011]. Став обычными на юго-западных берегах Байкала, восточноевропейские полёвки проникли даже на о. Ольхон [Pavlova, Tchabovsky, 2011], куда можно попасть с водным транспортом или зимой по льду.

Если в Прибайкалье восточноевропейские полёвки стали обычными, то в Сургуте они редки. Их доля не превышала 3% от числа отловленных мелких млекопитающих. Эти полёвки встречены в 9 из 54 обследованных биотопов города, преобладая (46.5% среди отловленных зверьков) на садово-дачных участках. Из других местообитаний Сургута тяготеет к расположенным в черте города нарушенным мелколиственным и смешанным лесам [Стариков и др., 2016].

Не была проведена диагностика на современном уровне, но обыкновенные полёвки (*s. l.*) были обычны в полях-перелесках близ с. Горнослинкино и в самом населённом пункте, расположенном на правобережье р. Иртыш в 70 км к северу от г. Тобольска [Кислый и др., 2015]. Обитание здесь любого вида полёвок

из группы «arvalis» с высокой степенью вероятности можно расценивать как результат завоза, и так как с. Горнослинкино лежит между Тюменью и Сургутом, где обнаружены *M. rossiaemeridionalis*, то в известной мере можно предположить инвазию этого вида ещё в один регион северного Прииртышья.

Такое проникновение далеко за пределы основного ареала именно восточноевропейской полёвки, а не 46-хромосомных видов-двойников, связано с особенностями её экологии и поведения. Восточноевропейская полёвка экологически пластичней. Она встречается на лугах, полях и залежах, но чаще её поселения приурочены к оврагам, границе леса и разреженным лесам, обочинам дорог, огородам и садам [Малыгин, 1974]. Она легко адаптируется к рекреационным зонам [Жигарев, 1993, 2004] и становится обитателем сельских населённых пунктов и городов. Склонность к синантропии у восточноевропейских полёвок много выше, чем у обыкновенных (s. str.) [Карасёва и др., 1999]. В городах *M. rossiaemeridionalis* находили в лесопарках, пустошах, скверах, на обширных газонах [Малыгин, 1983; Тихонова и др., 2012; Малыгин, Рябов, 2013]. В средней полосе европейской части России она, наряду с полевой мышью, доминирующий вид в населённых пунктах, в том числе в больших городах, обитающий вне построек [Хляп и др., 2003; Тихонова и др., 2012], и её по праву относят к факультативным синантропам. Способность восточноевропейских полёвок переносить малоблагоприятные для грызунов условия урбанизированных территорий существенно расширяет «арену жизни» вида. Эти полёвки могут заходить в постройки человека, а если могут найти в них достаточное количество корма не только зернового, но и сочного, поселяются в помещениях, не покидая их, например, в овощехранилищах [Карасёва и др., 1995]. Они могут скапливаться в стогах и омётах, на сеновалах и сенобазах и в дальнейшем вместе с сеном или овощной продукцией развозиться человеком на дальние расстояния. Предполагается, что находки восточноевропейской полёвки в Иркутской обл. и Бурятии, удалённые примерно на 2 тыс. км и более к

востоку от основного ареала, – результат завоза полёвок этого вида по железной дороге.

Отмечены различия биотопических предпочтений видов-двойников: восточноевропейская полёвка имеет большее преимущество в сухих нарушенных лесных биотопах (сухие сосняки), в то время как во влажных и мезофитных (нарушенные ольшаники, осинники, березняки и дубравы) – обыкновенные. Показано, что усиление рекреационной дигрессии лесов в большей степени благоприятствует восточноевропейской полёвке, по сравнению с обыкновенной [Жигарев, 2004].

Наблюдения показали, что восточноевропейские полёвки более подвижны и плодовиты, легче переносят скученность, терпимы к сорочичам и менее агрессивны, чем вид-двойник *M. arvalis* s. str. [Малыгин, Деулин, 1979; Зоренко, 1980, 1994; Малыгин, 1983; Тихонова и др., 2005; 2007]. Будучи исконно обитателями второстепенных по площади местообитаний, восточноевропейские полёвки адаптированы к быстрому наращиванию численности.

Кроме того, обнаружены различия эколого-физиологических адаптаций видов-двойников [Мокеева, Ченцова, 1981; Башенина и др., 1988]. Так, в специальных опытах выяснили, что восточноевропейские полёвки потребляют больше зерна и меньше сена, чем обыкновенные. При содержании на малокалорийной диете только из сена и воды, особи первого вида были почти вдвое чувствительней к питательности корма и погибали быстрее, чем особи второго. Однако при низких температурах (–20 °C) восточноевропейские полёвки достоверно дольше сохраняют относительно постоянную температуру тела, гибнут позже, а эффект закаливания организма у них выражен сильнее, чем у обыкновенных полёвок [Мокеева, Ченцова, 1981]. Поэтому, становятся понятными причины выживания именно этого вида в экстремальных условиях архипелага Шпицберген. Более глубокое проникновение восточноевропейской полёвки по сравнению с обыкновенной на юго-восток вплоть до агроландшафтов в пустынных районах Западного Казахстана связывают с большей теплолюбивостью и более высокой критической

температурой, что, вероятно, свидетельствует о её лучшей сосудистой регуляции по сравнению с обыкновенной полёвкой [Башенина и др., 1988].

Все эти причины обуславливают современные инвазии восточноевропейских полёвок в удалённые от основного ареала регионы Арктики, Сибири и Дальнего Востока, связь с которыми в XX в. существенно возросла в результате увеличения транспортных потоков.

Заключение

Анализ обобщённых данных показывает, что многовековое освоение территории Северной Евразии человеком привело к инвазиям видов-двойников обыкновенных полёвок в различных направлениях. Инвазионный процесс можно подразделить на 2 неодинаковых по продолжительности этапа.

Первый этап связан с распашкой территории, которая была сопряжена на севере со сведением лесов, а на юге – с гидромелиорацией. Огромные пространства созданных человеком агроценозов стали ареной расселения полёвок группы «arvalis». В результате к концу XX в. эти грызуны заняли преобладающие по площади местообитания (агроценозы) от атлантического побережья через среднюю полосу европейской части России и юг Западной Сибири до северо-западного Китая и локально до тихоокеанского побережья. Они стали массовыми млекопитающими во многих регионах. Ёмкость новых местообитаний (агроценозов) была, очевидно, настолько велика, что при инвазиях в широтном направлении (на север в тайгу или на юг – в аридные ландшафты) 46- и 54-хромосомным полёвкам практически не приходилось конкурировать за ресурс, и они совместно осваивали расширяющиеся по площади агроценозы. Это, на наш взгляд, объясняет формирование обширной зоны симпатрии восточноевропейской полёвки с обыкновенной и алтайской. Например, *M. obscurus* совместно с *M. rossiaemeridionalis* проникли в сухие степи и полупустыни Западного Казахстана после ирригации земель для нужд сельского хозяйства.

Иначе складывалось освоение агроценозов 46-хромосомными видами-двойниками. Обык-

новенная полёвка шла с запада в восточном направлении вместе с освоением новых земель славянскими народами, имеющими земледельческую культуру. По совокупности исторических, природных и социально-экономических причин на восточных рубежах основные места распашки долгое время (XI—XVII вв.) размещались примерно по линии, идущей от среднего Днепра на северо-восток (к Западной Двине), что соответствовало восточным границам Российского государства в домонгольский период. Здесь могла формироваться полоса повышенной численности обыкновенной полёвки (*s. str.*), пришедшей с запада. При освоении Поволжья, которое происходило в последующие столетия, пахотные земли могли заселять алтайские полёвки, которые, по-видимому, до распашки уже обитали по обоим берегам Волги, но занимали второстепенные по площади луговые местообитания. Можно предположить, что зона парapatрии 46-хромосомных видов-двойников формировалась в процессе смыкания поволжских пахотных земель с возделываемыми ранее агроценозами, что продолжалось вплоть до экстенсивной распашки, имевшей место во второй половине XX в. К признакам эволюционных процессов, идущих здесь и в наши дни, можно отнести присутствие на территории Центрального Черноземья и в Нечернозёмной зоне Верхнего Поволжья гибридов *M. arvalis* и *M. obscurus*. Отмечено смещение гибридной зоны при снижении антропогенной нагрузки на места обитания 46-хромосомных видов-двойников.

Второй этап инвазий пришёлся на XX в. Он исключительно редок у 46-хромосомных полёвок, например, завоз *M. arvalis s. str.* в Республику Коми (см. выше), но характерен для восточноевропейской полёвки. Диапазон современных инвазий этого вида шире, чем на предыдущем этапе, но, если при распашке формировались сплошные поселения на обширных территориях, то на втором этапе – локальные изолированные участки ареала. Известны инвазии *M. rossiaemeridionalis* на Крайний Север (о. Западный Шпицберген), куда полёвки проникли в результате непреднамеренного завоза на водном транспорте вместе

с балластом; на юго-запад: в сухостепные районы Крыма – после ввода в строй оросительной системы, а также на Керченский и Абрауский полуострова в связи со строительством дорог к курортным местам; на юго-восток в аридные районы Западного Казахстана, ирригация которых привела к возможности существования восточноевропейской полёвки в сухостепных и пустынных ландшафтах; на север Западной Сибири – в Сургут, видимо, водным путём. Самые дальние инвазии (Прибайкалье, окрестности г. Хабаровска и г. Советская Гавань на тихоокеанском побережье) произошли в восточном направлении в связи с завозом полёвок с сеном, фуражом или овощной продукцией по железнодорожным магистралям (Транссибирской и Байкало-Амурской). Столь глубокое проникновение восточноевропейской полёвки за пределы основного ареала связано с поведенческими и физиологическими особенностями вида, позволяющими ему выживать на новых территориях, даже в экстремальных условиях Крайнего Севера и юго-востока. Кроме того, благодаря склонности восточноевропейских полёвок к синантропии, они обосновываются в населённых пунктах, то есть практически всегда в новых регионах эти полёвки могут найти для себя подходящее местообитание.

Следовательно, полёвок группы «arvalis» можно отнести к относительно небольшому числу видов, для которых многовековое антропогенное освоение Северной Евразии под пашни, сельские и городские населённые пункты, строительство дорог, ирригация засушливых территорий сыграли важную положительную роль. Эти полёвки вышли из второстепенных по площади местообитаний в фоновые, стали массовыми видами средней полосы европейской части России и некоторых других регионов, распространились из лесостепей к северу до средней тайги (и изолированно в полярные широты) и к югу до пустынь. Результатом стало коренное изменение зоогеографии населения млекопитающих европейской части России [Khlyar, 2012].

Первый этап инвазий свойственен всем 3 полёвкам из группы «arvalis», второй – за редким исключением, только для *M.*

rossiaemeridionalis. Учитывая участие этого вида в циркуляции возбудителей зоонозных болезней человека и вред, наносимый сельскому хозяйству [Бобров и др., 2008; и др.], восточноевропейскую полёвку следует отнести к претендентам для включения в список опасных инвазионных видов России.

Благодарности

Авторы благодарны А.А. Варшавскому за подготовку карт, которые оригинальны и поясняют некоторые из основных положений статьи, а также И.А. Жигареву и Е.А. Марковой за ценные советы при подготовке статьи.

Финансирование работы

Анализ инвазий полёвок группы «arvalis», их исторических, природных и биологических причин выполнен по проекту РНФ 16-14-10323. Материалы по обитанию и инвазиям полёвок группы «arvalis» на Крымском полуострове собраны по Программе Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России», проект «Инвазии чужеродных видов: последствия, оценка риска, контроль». Вопросы систематики – по проекту РФФИ 17-04-00065а.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

При проведении исследований с участием животных в экспериментах были соблюдены все применимые международные и/или национальные руководящие принципы по уходу и использованию животных, включая соответствующие Конвенции и директивы ООН, Европейского парламента в части соблюдения принципов биоэтики, правила использования животных в научных целях, и положения «Комиссии по Биоэтике», созданной приказом директора Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук № 26-К/р от 3 мая 2017 г.

Литература

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А. Подсемейство Arvicolinae // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Ред. И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 220–276.
- Балакирев А.Е., Миронова Т.А., Хляп Л.А., Василенко Л.Е., Окулова Н.М. К видовому составу, распространению и экологии полёвок (Mammalia, Cricetidae, Microtina) северо-западного Кавказа // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 14–23.
- Баскевич М.И. О кариологической дифференциации кавказских популяций обыкновенной полёвки (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) // Зоологический журнал. 1996. Т. 74. № 2. С. 297–308.
- Баскевич М.И., Козловский А.И., Опарин М.Л. К вопросу о видовом составе грызунов Нижнего Поволжья в свете кариологических данных // Тез. докл. VI съезда Териол. о-ва. М., 1999. С. 20.
- Баскевич М.И., Миронова Т.А., Черепанова Е.В., Кривоногов Д.М. Новые данные по хромосомной изменчивости, распространению видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Верхнем Поволжье // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 9. С. 1096–1107.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Егоров С.В., Власов А.А. К вопросу о гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* s. l. в Центральном Черноземье // Мат. конф. «Целостность вида и гибридизация» (Петергоф, 12–17 мая 2010 г.). М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. С. 12.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Сапельникова И.И., Егоров С.А., Власов А.А. Новые данные о распространении видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 8. С. 994–1005.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Балакирев А.Е., Рябина С.Б., Малыгин В.М. Цитогенетическая и электрофоретическая дифференциация видов-двойников *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolidae) в Воронежском заповеднике и на сопредельных территориях Центрального Черноземья // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, вып. 10. С. 1298–1309.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Соколенко О.В., Авилова Е.А. Новые данные по хромосомной изменчивости и распространению видов-двойников *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Нижнем Поволжье // Зоол. журн. 2008. Т. 87, вып. 11. С. 1382–1390.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Власов А.А., Соколенко О.В., Опарин М.Л., Малыгин В.М., Хляп Л.А., Черепанова Е.В., Миронова Т.А., Авилова Е.А. Хромосомная и молекулярно-генетическая маркировка новых находок *Microtus arvalis* L. в Восточной Европе // Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы VIII съезда Териологич. о-ва. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 41.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Власов А.А., Опарин М.Л., Миронова Т.А., Авилова Е.А. К распространению и изменчивости видов-двойников *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, вып. 4. С. 473–483.
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Миронова Т.А. Изучение динамики генетического и таксономического разнообразия *M. arvalis* s. l. в гибридной зоне и сопредельных территориях Центрального Черноземья // В сб. Материалы XIII Международной Экологической Конференции «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» (Белгород, 6–11 октября 2014 г.). Белгород: ИД Белгород. НИУ БелГУ, 2014. С. 20–21.
- Баскевич М.И., Хляп Л.А., Миронова Т.А., Богданов А.С., Малыгин В.М., Гаджиев А.Х., Литвинова Е.М., Сапельников С.Ф. Роль генетических подходов в изучении границ ареалов криптических видов и форм серых полёвок Восточной Европы // В сб.: Актуальные вопросы биогеографии. Материалы Международной конференции. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. гос. ун-та, 2018. С. 36–38.
- Башенина Н.В. Экология обыкновенной полёвки. М.: Изд-во МГУ, 1962. 308 с.
- Башенина Н.В., Граевская Б.М., Золотарёва Н.Н., Ленец Л.И., Малыгин В.М., Мосин А.Ф., Биохимические и эколого-физиологические характеристики видов-двойников обыкновенной полёвки // В сб.: Место вида среди биологических систем. Вильнюс, 1988. С. 18–44.
- Башлыкова Л.А., Королёв А.Н. Находки обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полёвок в центральной части республики Коми // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 11. С. 1375–1380.
- Белянин А.Н., Вениг Л.Л., Ларина Н.И., Сонин К.А. Особенности кариотипов обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall.) в Поволжье // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1973. Вып. 1/3. С. 66–72.
- Бережной А.В., Бережная Т.В., Григорьевская А.Я., Двуречинский В.Н. Степи Центральной Черноземной России: прошлое, настоящее, будущее // Вопросы степеведения / Ин-т степи УрО РАН. 2000. С. 70–81.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Богомолов П.Л., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Ковальская Ю.М., Суворов А.В., Опарин М.Л. Особенности распространения видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* в степной и полупустынной зонах России // Материалы Международ. совещ. «Биоресурсы и биоразнообразие экосистем

- Поволжья» (Саратов, 24–28 апреля 2005 г.). Саратов: Изд-во Саратовского гос. ун-та, 2005. С. 144–146.
- Большаков В.Н., Шубникова В.Н. Обыкновенная полёвка – *Microtus arvalis* (Rodentia, Muridae) на архипелаге Шпицберген // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 2. С. 308–310.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Быстракова Н.В., Ковальская Ю.М., Тихонов И.А. и др. Поиск границы ареалов викарирующих хромосомных форм серых полевок рода *Microtus* в Европейской России // Материалы междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (VIII Съезд териол. об-ва. М., 31 января – 2 февраля 2007 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 63.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Ковальская Ю.М., Емельянова Л.Г., Быстракова Н.В., Павлова С.В., Наджафова Р.С., Лавренченко Л.А. Цитогенетическое изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных форм обыкновенной полёвки в Европейской России // Генетика. 2010б. Т. 46. С. 502–508.
- Булатова Н.Ш., Емельянова Л.Г. Новое об ареалах криптических таксонов обыкновенных полёвок (*Arvicolini*, Rodentia) по хромосомным маркерам // В сб.: Актуальные вопросы биогеографии. Материалы Междунар. конференции. СПб.: Изд-во Санкт-Петербурга. гос. ун-та, 2018. С. 68–69.
- Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Романенко С.А., Сердюкова Н.А., Голенищев Ф.Н., Малыгин В.М., Лавренченко Л.А. Молекулярно-цитогенетические маркеры криптических видов и гибридов надвидового комплекса обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* s. l. // Цитология. 2013. Т. 55. № 4. С. 268–270.
- Булатова Н.Ш., Потапов С.Г., Лавренченко Л.А. Геномная и хромосомная политипия в исследовании маркеров митохондриальной и ядерной ДНК у обыкновенных полёвок (группа *Microtus arvalis*) // Генетика. 2010а. Т. 46. № 5. С. 668–676.
- Быстракова Н.В. Ареалы хромосомных видов-двойников обыкновенных полёвок (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) в Среднем Поволжье // Териологические исследования. Вып. 3. СПб.: Изд-во РАН, 2003. С. 94–104.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н., Крал Б., Фрисман Л.В., Ивницкий С.В., Янина И.Ю. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, вып. 10. С. 1555–1565.
- Гайченко В.А. Некоторые систематические и экологические взаимоотношения двух близких видов серых полёвок *Microtus Schrank*: Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1977. 130 с.
- Гайченко В.А., Малыгин В.М. Некоторые вопросы систематики и распространения видов-двойников обыкновенной полёвки на юге Европейской части Советского Союза // Вестник зоологии. 1975. № 3. С. 20–24.
- Гашев С.Н. Восточноевропейская полёвка – новый вид в списке млекопитающих Тюменской области // Ежегодник Тюменского областного краеведческого музея. Тюмень: ТОКМ, 1998. С. 161–165.
- Демидович А.П. Антропогенная трансформация сообществ грызунов как компонента паразитарных систем // Бюллетень Восточно-Сибирского Научного Центра Сибирского Отделения РАН, 2006, № 2 (48). С. 28–33.
- Демидович А.П., Липин С.И. Особенности биологии обыкновенных полёвок в Иркутской области // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 1997. № 3. С. 1–25.
- Дзуев Р.И., Малкаров С.М. О распространении и биотопической приуроченности кариотипических форм обыкновенной полёвки Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1976. № 6. С. 136–141.
- Доброхотов Б.П., Малыгин В.М. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полёвок (*Microtus*) группы *arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1982. Т. 61, вып. 3. С. 436–439.
- Евстафьев И.Л., Товпинец Н.Н. Фауна мелких млекопитающих Крыма и структура их ареалов // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Материалы Международного совещания (Ростов-на-Дону 17–19 апреля 2019 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 68–71.
- Жигарев И.А. Изменение плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмосковья // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, вып. 12. С. 117–137.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья (популяционный аспект). М.: Прометей, 2004. 232 с.
- Жигарев И.А., Жигарев Д.И., Алпатов В.В., Лапковский В.В., Малыгин В.М., Симак С.В. Белковый электрофорез в полиакриламидном геле как метод идентификации видов-двойников обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Rodentia, Cricetidae) // Известия РАН, серия биологическая. 2019. № 4. С. 380–388.
- Загороднюк И.В. Систематика кустарниковых и обыкновенных полёвок Восточной Европы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Зоологический институт Украинской АН, 1991. С. 1–20.
- Зоренко Т.А. Сравнительно-этологический анализ видов-двойников обыкновенной полёвки // В сб.: Грызуны. Материалы 5-го Всесоюзного совещания (Саратов, 1980). М.: Изд-во АН СССР, 1980. С. 19–20.
- Зоренко Т.А. Этология // В кн.: Обыкновенная полёвка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928 / Под ред. В.Е. Соколова, Н.В. Башениной. М.: Наука, 1994. С. 299–320.
- Ильинских Н.Н., Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г., Ильинских И.Н., Ильинских Е.Н. Цитогенетическая

- нестабильность полёвок и проблема сохранения природно-очаговых инфекций в городских местообитаниях Томска // *Фундаментальные науки и практика*. Томск, 2010. Т. 1. № 3. С. 53–54.
- Карасёва Е.В., Барановский П.М., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Кулюкина Н.М., Молчанов Э.А. Особенности биотопического распределения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полёвок на территории Москвы // *Зоологический журнал*. 1995. Т. 74. № 12. С. 106–115.
- Карасёва Е.В., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Мерзликин И.Р., Посельская О.И. Экологические различия двух близких видов – обыкновенной и восточноевропейской полёвок // *Синантропия грызунов*. М.: Наука, 1994. С. 60–76.
- Карасёва Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.
- Картавец И.В., Тиунов М.П., Лапин А.С., Высочина Н.П., Рябкова А.В. Инвазия полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* на территорию Дальнего Востока России // *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. № 4. С. 17–24.
- Кислый А.А., Одинцева А.А., Одинцев О.А. Мелкие млекопитающие окрестностей города Тобольска // *Омский научный вестник*. 2015. № 1. С. 158–160.
- Ковальская Ю.М. К вопросу о распространении серых полёвок группы «arvalis» (Rodentia, Mammalia) // *Зоологический журнал*. 1994. Т. 73. № 10. С. 120–125.
- Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Лебедев В.С., Савинецкая Л.Е., Суров А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Рюриков Г.Б., Федорович Е.Ю. Новые кариологические находки полёвок группы «arvalis» и уточнение границы между кариоформами «arvalis» и «obscurus» в Тамбовской области (Rodentia, *Microtus*) // *Териофауна России и сопредельных территорий*. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 204.
- Ковальская Ю.М., Малыгин В.М. Восточноевропейская полёвка (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Сибири // *Научные доклады Высшей Школы, Биологические науки*. 1985. № 1. С. 49–51.
- Кочин Г.Е. Развитие земледелия на Руси с конца XIII по конец XV в. // *Вопросы экономики и классовых отношений в Русском государстве XII–XVII веков (Труды Ленинградского отделения Института истории АН СССР)*. М.; Л., 1960. Вып. 2. С. 257–305.
- Кулиев Г.Н. Кариологическая характеристика некоторых видов полёвок подсемейства *Microtinae*, обитающих в Азербайджане (цитотаксономический и эволюционный аспекты): *Дис. ... канд. биол. наук. Баку*, 1979. 127 с.
- Кулик И.Л. Грызуны скирд и омётов // *Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и мед. зоологии*. М., 1951. Вып. 7. С. 284–316.
- Кучерук В.В., Рубина М.А. Причины, определяющие видовой состав и численность грызунов в скирдах, омётах и стогах южных районов Московской области // *Зоологический журнал*. 1953. Т. 32, вып. 3. С. 495–505.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // *Доклады Академии Наук*. 2009. Т. 426. № 1. С. 135–138.
- Лапшов В.А. Функциональная структура и фенетика *Microtus subarvalis* Myer, Orlov, Scholl sp. n. 1972 и *Microtus arvalis* Pallas, 1778 отдельных поселений в Поволжье, Башкирской АССР и Крымской области: *Дис. ... канд. биол. наук*, 1976. 150 с.
- Малыгин В.М. Стациональное размещение видов-двойников обыкновенной полёвки // *Экология*. 1974. Т. 5. № 1. С. 89–91.
- Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полёвок. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Малыгин В.М. Зоогеографические аспекты в эволюции полёвок группы «arvalis» // *Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих*. Материалы конференции (г. Пенза, 15–20 мая 2009). М.: Изд-во научных изданий КМК, 2009. С. 52.
- Малыгин В.М., Деулин В.Б. Некоторые особенности экологии и поведения видов полёвок из группы *Microtus arvalis* // *Зоологический журнал*. 1979. Т. 58. № 5. С. 731–741.
- Малыгин В.М., Пантелейчук Т.М. Морфологические критерии определения голотипов таксонов обыкновенных полёвок (*Microtus*, Rodentia, Mammalia) // *Доклады Академии наук*. 1996. Т. 348. № 2. С. 282–286.
- Малыгин В.М., Рябов С.В. Распространение и биология видов-двойников обыкновенной полёвки в зоомедицинском аспекте // *Дезинфекционное дело*. 2013. № 4. С. 27–35.
- Малыгин В.М., Яценко В.Н. Номенклатура видов-двойников обыкновенных полёвок (Cricetidae, Rodentia) // *Зоологический журнал*. 1986. Т. 65. № 4. С. 579–591.
- Малышев Ю.С. Мелкие млекопитающие пограничных территорий г. Иркутска // *Байкальский зоологический журнал*. 2011. № 2 (7). С. 94–102.
- Манохина Н.В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной полёвки Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1981. С. 1–17.
- Маркова Е.А., Ялковская Л.Э., Зыков С.В. Таксономическая принадлежность полёвок группы «arvalis» (род *Microtus*, Arvicolinae, Rodentia) на северной границе распространения на Урале // *Доклады Академии наук*. 2010. Т. 432. № 4. С. 554–562.
- Маркова Е.А., Ялковская Л.Э., Зыков С.В. Морфологическая и хромосомная изменчивость обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pall. на северной границе распространения // *Доклады Академии наук*. 2013. Т. 448. № 1. С. 109–112. [Markova E.A., Yalchkovskaya L.E., Zykov S.V. Morphological and Chromosomal Variation in the Common Vole *Microtus arvalis* Pall. at the Northern Boundary of Its Distribution Area // *Dokl Biol Sci*. 2013. Vol. 448. P. 13–16.]

- Маркова Е.А., Стариков В.П., Ялковская Л.Э., Зыков С.В., Морозкина А.В., Сибиряков П.А. Молекулярные и цитогенетические данные о находке восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) на севере Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2014. Т. 455. № 5. С. 603–605.
- Матасов В.М. Изменение структуры землепользования в ландшафтах Рязанской Мещёры с конца XVIII века: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 2018. С. 1–23.
- Мейер М.Н. Гибридологический и кариологический методы в изучении систематики обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall. 1778) // В кн.: Тезисы докладов научной сессии по итогам работ 1967 г. Л.: ЗИН АН СССР, 1968. С. 5–6.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Булатова Н.Ш., Артоболевский Г.В. Материалы к распространению двух хромосомных форм обыкновенной полёвки (Arvicolinae, *Microtus*) в Европейской России // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 64. С. 487–493.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. Серые полёвки фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1996. 319 с.
- Миронова Т.А. Краниологическая дифференциация генетических форм серых полевков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2011. С. 1–26.
- Миронова Т.А., Баскевич М.И., Кривоногов Д.М., Лавренченко Л.А. Интенсивность потока генов и структура гибридных популяций обыкновенных полёвок надвидового комплекса *Microtus arvalis* // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического об-ва. М., 1–5 февраля 2016 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. С. 267.
- Миронова Т.А., Громов А.Р., Костин Д.С., Кривоногов Д.М., Щегольков А.В., Лавренченко Л.А. Гибридная зона обыкновенных полёвок: молекулярно-генетическая структура и поток генов // Международная конф. «Современные проблемы биологической эволюции» (М., 16–20 окт. 2017 г.). М.: Изд-во ДГМ, 2017. С. 142–144.
- Михайлова Т.В., Бернштейн А.Д., Балакирев А.Е., Апекина Н.С., Альбов С.А., Новохатка А.Д. Некоторые черты биологии полёвок *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) и их взаимоотношения с хантавирусом Tula // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 239–247.
- Мокеева Т.М., Ченцова Н.Ю. Некоторые экологические и физиологические особенности видов-двойников обыкновенной полёвки – *Microtus arvalis* и *M. subarvalis* (Microtinae, Rodentia) // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. № 5. С. 752–763.
- Моролдоев И.В. Новые сведения о распространении млекопитающих в Бурятии // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Материалы Международного совещания (Ростов-на-Дону 17–19 апреля 2019 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 178–180.
- Моролдоев И.В., Шереметьева И.Н., Картавцева И.В. Первая находка восточноевропейской полёвки (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Бурятии // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 88–94.
- Мун Д. Агрономия степи: развитие сухого земледелия в Российской империи // Вестник Санкт-Петербургского университета. История. 2018. Т. 63, вып. 2. С. 378–397.
- Найдёнов А.С., Цаценко Л.В. История земледелия в комментариях и иллюстрациях. Краснодар: Кубанский государственный аграрный университет, 2012. 86 с.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362. [Перевод: Neronov V.M., Khlyap L.A., Tupikova N.V., Warshavsky A.A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology. 2001. 32 (5). P. 326–333.]
- Николаев В.В. Восточная Европа в XI в.: Карта (Электронный документ) // Хронос. Геосинхрония. Атлас всемирной истории. История России, 2003а // (http://hrono.ru/proekty/ostu/east_eur11.gif). Проверено 3.08.2019.
- Николаев В.В. Восточная Европа в I половине XIII в.: Карта (Электронный документ) // Хронос. Геосинхрония. Атлас всемирной истории. История России, 2003б // (http://hrono.ru/proekty/ostu/east_eur1250.gif). Проверено 3.08.2019.
- Обыкновенная полёвка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928 / Ред. В.Е. Соколов, Н.В. Башенина. М.: Наука, 1994. 459 с.
- Огуреева Г.Н., Микляева И.М., Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта (1:8 000 000). М.: Экор Москва, 1999. 2 с.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И. Краниометрическая диагностика трёх близких форм обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* s. l. // Доклады Академии Наук. 2007. Т. 412. № 3. С. 427–429.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Миронова Т.А., Майорова А.Д., Опарин М.Л., Варшавский А.А., Калинин Е.В. Новые данные о распространении видов и внутривидовых форм обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 2010. Т. 115, вып. 2. С. 3–8.
- Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власова О.П., Майорова А.Д., Егоров С.В., Миронова Т.А., Сарычев В.П. Сравнительная экология трёх форм обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* sensu lato в Центральном Черноземье // Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные Науки. 2008. Т. 43. № 3. С. 128–139.
- Окулова Н.М., Юничева Ю.В., Баскевич М.И., Рябова Т.Е., Агиров А.Х., Балакирев А.Е., Василенко Л.Е.

- Видовое разнообразие, размещение и численность мелких млекопитающих южных территорий Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий. Материалы междунар. конф. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 122–130.
- Охотский Ю.В., Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Дунаева Т.Н., Хляп Л.А., Альбов С.А. Активность, подвижность и использование пространства ометов обыкновенными полёвками (результаты радиоизотопного мечения) // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, вып. 5. С. 742–751.
- Павлинов И.Я., 2003. Систематика современных млекопитающих / Ред. М.В. Калякин [Труды Зоологического Музея МГУ. Т. 46]. М.: Изд-во МГУ, 297 с.
- Пантелеев П.А., Рожанская Н.И. О систематическом положении двух подвидов обыкновенной полёвки в Дагестане // В кн.: Грызуны: Материалы 5-го Всесоюзного совещания. Саратов; М., 1980. С. 35–36.
- Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Лавренченко Л.А., Голенищев Ф.Н. и др. Пилотное исследование границы двух хромосомных форм обыкновенной полёвки в России с использованием анализа мтДНК // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 205–212.
- Потапов С.Г., Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., Малыгин В.М., Рысков А.П. Генетическая дифференциация полёвок трибы Arvicolini (Cricetidae, Rodentia) методами таксонопринтного анализа и полимеразной цепной реакции со случайными праймерами // Генетика. 1999. Т. 35. № 4. С. 484–492.
- Ракитников А.Н. География сельского хозяйства (проблемы и методы исследования). М.: Мысль, 1970. 342 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сибиряков П.А., Товпинец Н.Н., Дупал А., Семериков В.Л., Ялковская Л.Э., Маркова Е.А. Филогеография обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae) формы *obscurus*: новые данные по изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2018. Т. 54. № 10. С. 1162–1176.
- Стариков В.П., Петухов В.А., Винарская Н.П., Морозкина А.В. Восточноевропейская полёвка (*Microtus rossiaemeridionalis*) города Сургута // Вестник Нижневартского государственного университета. 2016. № 2 С. 50–55.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Сузов А.В., Бодяк Н.Д., Лебедев В.С. К уточнению ареалов видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) в регионе между низовьями рек Волга и Тургай // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. № 5. С. 112–124.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 1. С. 95–100.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Сузов А.В., Богомолов П.Л., Ковальская Ю.М., Опарин М.Л., Лебедев В.С., Рюриков Г.Б. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2005. С. 190–193.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Осипова О.В. Суточная активность и внутривидовые отношения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полёвок (Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных группах // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 3. С. 360–368.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Сузов А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий средней полосы России. М.: Изд-во научных изданий КМК, 2012. 372 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Федорович Е.Ю., Давыдович Л.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) в связи с разной склонностью к синантропии // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 5. С. 618–627.
- Товпинец Н. Н. Первая находка полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1951 в Крыму и её распространение // Вестник зоологии. 1996. № 4–5. С. 102.
- Товпинец Н., Евстафьев И. Распространение и динамика численности *Micro mammalia* Крыма // Праці Теріологічної школи. 2010. Вип. 10 (Моніторинг теріофауни). С. 95–106.
- Транквиловский Д.В., Квасов Д.А. Численность мелких млекопитающих на полях, в скирдах и ометах на юге Центрального Черноземья // Поволжский экологический журнал. 2018. № 4. С. 465–484. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-4-465-484>
- Трапезникова О.Н. Структура и эволюция агроландшафтов Нечернозёмной зоны Восточноевропейской равнины: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М.: Институт географии РАН, 2018. 28 с.
- Тушикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. № 4. С. 480–494.
- Фетисов А.С. Новый подвид полёвки из Восточной Сибири // Сб. трудов Гос. зоол. музея МГУ. М.: МГУ, 1941. Т. 4. С. 75–76.
- Формозов А.Н. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учёту мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // Уч. зап. МГУ. 1937. Вып. 11. Биология. С. 78–119.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91. [Перевод: Synanthropic and agrophilic rodents as invasive alien mammals // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. No. 4. P. 301–312.]

- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В. Грызуны населённых пунктов России и прилегающих территорий (карты и ГИС) // Животные в городе. Мат.-лы 2-й научн.-практ. конф. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. С. 138–140.
- Черепанова Е.В., Громов А.Р., Миронова Т.А., Костин Д.С., Кривоногов Д.М., Лавренченко Л.А. Особенности структуры гибридной зоны между полувидами обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* и *M. obscurus* по хромосомным и молекулярно-генетическим маркерам // Материалы конф. «Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии» (Ростов н/Д, 17–19 апр. 2019 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 315–317.
- Якименко Л.В., Крюков, А.П. Об изменчивости кариотипа восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 3. С. 375–378.
- Ялковская Л.Э., Маркова Е.А., Зыков С.В., Сибиряков П.А. Новые цитогенетические данные о распространении обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* кариоформы «obscurus» (Rodentia, Arvicolinae) в Вятско-Камском Предуралье // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 9. С. 1109–1113.
- Balakirev A.E., Mironova T.A., Khlyap L.A., Vasilenko L.E., Okulova N.M. Species Composition, Distribution, and Environmental Ecology of Voles (Mammalia, Cricetidae, Microtus) Found in the Northwest Caucasus // Biology Bulletin. 2018. 45(10). P. 1117–1123. doi:10.1134/s106235901810003
- Ford C.E., Hamerton J.L., A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain technol. 1956. Vol. 31. P. 247–251.
- Frafjord K. Predation on an introduced vole *Microtus rossiaemeridionalis* by arctic fox *Alopex lagopus* on Svalbard // Wildlife Biology. 2002. Vol. 8. No. 1. P. 41–47.
- Fredga K., Jaarola M., Ims R.A., Steen H., Yoccoz N.G. The ‘common vole’ in Svalbard identified as *Microtus epiroticus* by chromosomal analysis // Polar Research. 1990. Vol. 8. P. 283–290.
- Golenishchev F.N., Meyer M.N., Bulatova N.Sh. The hybride zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2001. Vol. 289. P. 89–94.
- Golenishchev F.N., Malikov V.G., Petrova T.V., Bodrov S.Yu., Abramson N.I. Toward assembling a taxonomic puzzle: case study of Iranian gray voles of the subgenus *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) // Mammalian Biology. Vol. 94. 2019. P. 98–105. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.06.007.
- Holicova T., Sedlaček F., Macova A., Vlček J., Robovsky J. New record of *Microtus mystacinus* in eastern Kazakhstan: phylogeographical considerations // ZooKeys. 2018. 781. P. 67–80.
- Howell W.M., Black D.A. Controlled silver-staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method // Experientia. 1980. Vol. 36. P. 1014–1015.
- Kefelioglu H. The taxonomy of the genus of *Microtus* (Mammalia: Rodentia) and its distribution in Turkey // Tr. J. Zool. 1995. Vol. 19. P. 35–63.
- Khlyap L.A. Changes of rodent communities in Russia as a result of anthropogenic transformations and invasions (20th century and current trends) // 21st International Congress of Zoology. How Animals Respond to Human Activities. Book of abstract. Haifa. 2012. P. 57.
- Kral B., Beljanin A.N., Zima J., Malygin V.M., Gajcenko V.A., Orlov V.N. Distribution of *Microtus arvalis* and *M. epiroticus* // Acta Sci. Nat. Brno. 1980. Vol. 24. No. 9. P. 1–31.
- Kral B., Lyapunova E.A. Karyotypes of 46-chromosomes *Microtus arvalis* (Microtidae, Rodentia) // Zool. listy. 1975. Vol. 24. No. 1. P. 1–11.
- Kratochvil J. Hrabos polni *Microtus arvalis*. Praha: Ceskosl. Akad. Ved, 1959. 355 s.
- Mahmoudi A., Darvish J., Aliabadiani M., Khosravii M., Golenishchev F.N., Krystufek B. Chromosomal diversity in the genus *Microtus* at its southern distributional margin in Iran // Folia Zoologica. 2014. Vol. 63. No. 4. P. 290–295.
- Mahmoudi A., Darvish J., Aliabadiani M., Moghaddam F.Y., Krystufek B. New insight into the cradle of the grey voles (subgenus *Microtus*) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences // Mammalia. 2017. Vol. 1. No. 81. P. 1–11.
- Malygin V. A review of systematics and zoogeography of common voles (“arvalis” species group) inhabiting the Caucasus and Asiatic Highlands // International Conference on Integrative Approaches of Rodent Studies (January 27–29. 2018) Mashhad, Iran. 2018. P. 108.
- Markova E., Beeren Z., van Kolfshoten T., Strukova T., Vrieling K. Differentiating sibling species in the Quaternary fossil record: a comparison of morphological and molecular methods to identify *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Journal of Systematic Palaeontology. 2012. Vol. 10 (3). P. 585–597. DOI 10.1080/14772019.2011.618146.
- Markova A.K., Puzachenko A.Y. Middle Pleistocene small mammal faunas of Europe: evolution, biostratigraphy, correlations // Geography, Environment, Sustainability. 2018a. Vol. 3. No. 11. P. 21–37.
- Markova A., Puzachenko A. Preliminary analysis of European small mammal faunas of the Eemian interglacial: species composition and species diversity at a regional scale // Quaternary. 2018b. Vol. 1. No. 2 (9). P. 1–21. DOI: 10.3390/quat1020009
- Markova E., Sibiryakov P., Ehrlich D. Surviving in the High Arctic: dental variation in a casually introduced population of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) on Svalbard // Acta Zoologica. 2016. Vol. 97. No. 4. P. 442–453.
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V., Petukhov V.A., Tiunov M.P., Starikov V.P. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvico-

- linae, Rodentia) // J. Mammal Evol. 2019. Vol. 26. No. 2. P. 267–282
- Masing M. The skull of *Microtus levis* (Arvicolinae, Rodentia) // Folia Theriologica Estonica. 1999. No. 4. P. 76–90.
- Mohammadi Z., Darvish J., Ghorbani F., Haddad F. Cytogenetic characterization of 23 species of rodents from Iran // Iranian Journal of Animal Biosystematics. 2013. Vol. 9. No. 1. P. 57–72.
- Musser G.G., Carleton M.D. Family Muridae // In: Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3 ed. / Wilson D.E., Reeder D.M., eds. Washington, DC: Smithsonian Institution Press; The Johns Hopkins University Press, 2005. P. 956–1038.
- Pavlova S.V., Tchabovsky A.V. Presence of the 54-chromosome common vole (Mammalia) on Olkhon Island (Lake Baikal, East Siberia, Russia), and the occurrence of an unusual X-chromosome variant // Comparative Cytogenetics. 2011. Vol. 5. No. 5. P. 433–440.
- Raicu P., Kirilova M., Hammar M. A new chromosomal sex-determining mechanism in *Microtus arvalis* Pallas // Cenetica. 1969. Vol. 40. No. 1. P. 97–102.
- Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes // Lancet. 1971. Vol. 2. P. 971–972. doi:10.1016/S0140-6736(71)90287-X
- Selçuk A.Y., Kefelioğlu H. Cytogenetic characteristic of east european vole *Microtus levis* and common pine vole *Microtus subterraneus* (Mammalia: Rodentia) from Turkey // Biharean Biologist. 2018. Vol. 12. Is. 1. P. 13–16.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ, 2005. 336 p.
- Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. cell res. 1972. Vol. 75. P. 304–306.
- Tougaard C., Montuire S., Volobouev V., Marcova E., Contet J., Aniski V., Quere J.-P. Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae) // Biological Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 108. P. 434–452.
- Yavuz M.; Oz M., Albayrak I. Karyological and Some Biological Features of the *Microtus levis* (Miller, 1908) (Mammalia: Rodentia) at the Eleven New Localities on Taurus, West Mediterranean Region in Turkey // Journal of Applied Biological Sciences. 2011. Vol. 5. I. 2. P. 23–28.

THE INVASIONS OF THE COMMON VOLE SIBLING SPECIES

© 2019 Malygin V.M.^{a, *}, Baskevich M.I.^{b, **}, Khlyap L.A.^{b, ***}

^a Lomonosov State University, 119092 Moscow, Russia;

^b A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Russia;

e-mail: *vmalygin1@yandex.ru; **mbaskevich@mail.ru; ***khlyap@mail.ru

The review of own and literary data on invasions of sibling species *Microtus* from the group “arvalis” (East European, *M. rossiaemeridionalis*, common, *M. arvalis* and Altai, *M. obscurus* voles) is given. It has been established two stages of invasions differing in duration which defined formation of modern ranges of these species and had an influence on evolutionary processes. The first stage is connected with agricultural development of Eurasia from the early Neolithic before broad plowing of lands in the second half of the 20th century. Expansion of the range in the northern direction after deforestation for plowing of lands and in southern one, as a result of irrigation of arable lands, is peculiar to all three sibling species. The second stage is caused by expansion of transport network and growth of traffic flows in the 20th century. The last is characteristic for *M. rossiaemeridionalis*. The natural and historical reasons of formation of a contact zone between *M. arvalis* and *M. obscurus* are reconstructed. The original maps showing modern distribution of sibling species *Microtus* of the arvalis group are given, and the natural and historical factors that influenced the formation of their ranges are discussed.

Key words: *Microtus* of the group “arvalis”, sibling species, anthropogenic influence, distribution, pulsations of ranges, invasions.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ДОЛГОСРОЧНАЯ КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВ РОДА *AMBROSIA* L. НА КАВКАЗЕ

© 2019 Пшегусов Р.Х.^{а, *}, Чадаева В.А.^{а, **}, Комжа А.Л.^{б, ***}

^а Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051, Россия;

^б Северо-Осетинский государственный природный заповедник, Алагир 363245, Россия;

e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **balkarochka0787@mail.ru; ***alkomzha@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.06.2019. После доработки 22.10.2019. Принята к публикации 11.11.2019.

Основными ограничивающими факторами для *Ambrosia artemisiifolia* L. при произрастании на Кавказе являются поток приходящей солнечной энергии в январе (5250–5950 кДжм⁻²сут⁻¹) и уклон местности (0–17.5°), для *A. trifida* L. – скорость ветра в феврале (2–2.4 м/с) и поток приходящей солнечной энергии в декабре (4400–4800 кДжм⁻²сут⁻¹). В соответствии с прогнозируемыми тенденциями климатических изменений к 2050 г. возможно расширение общей площади потенциально пригодных для видов местообитаний в 1.95 и 9.78 раза, соответственно (20 295.29 и 34 817.82 км²). Площадь оптимальных их местообитаний может увеличиться в 2.48 и 11.78 раза (9932.73 и 18 914.11 км²), в том числе за счёт горных территорий.

Ключевые слова: *Ambrosia*, географические информационные системы, инвазия, Кавказ, MaxEnt.

Введение

Биологические инвазии в настоящее время являются одной из основных угроз глобальному биоразнообразию [Pauchard, Shea, 2006; Shuai et al., 2018; Terauds et al., 2012; и др.]. При этом расширению ареала и проникновению чужеродных видов в новые сообщества всё чаще способствуют современные климатические изменения [Dgebuadze, 2014; Ramírez, Macías, 2015; Panda, Behera, 2018; и др.]. Если ранее температурный режим горных районов определял их относительную устойчивость к вторжению чужеродных видов, то потепление климата значительно повысило риск биологических инвазий в этих средах [Pauchard et al., 2016; Lamsal et al., 2018; и др.]. Проблема актуальна и для Кавказа, где в последние десятилетия на фоне изменений климата отмечено интенсивное проникновение в горы чужеродных видов растений [Комжа, Попов, 1990; Акатова и др., 2009; Акатова, Акатов, 2013; Чадаева и др., 2018]. Учитывая уязвимость природных экосистем, а также функционирование в горных районах аграрного сектора и

туристической отрасли, биологические инвазии здесь могут иметь тяжёлые экологические и социально-экономические последствия.

Так помимо рекреационного в горах Кавказа активно развивается медицинский туризм, в том числе благодаря низкой представленности видов растений, вызывающих при массовом цветении аллергические реакции у людей. К основным способам профилактики и лечения относится минимизация любого взаимодействия с аллергеном, в связи с чем ежегодно население массово выезжает для проживания в горные районы. Видами растений, пыльца которых вызывает поллиноз, а в отдельных случаях развитие бронхиальной астмы, являются представители рода *Ambrosia* L. [Gentili et al., 2019], два из которых – *Ambrosia artemisiifolia* L. (амброзия полыннолистная) и *A. trifida* L. (амброзия трёхраздельная) – широко распространены в равнинных и предгорных районах регионов Кавказа.

Нативный ареал *A. artemisiifolia* включает восточные и юго-восточные штаты США, южные провинции Канады, где вид произрас-

тает вдоль обочин дорог, по сорным местам, берегам рек [Sheppard et al., 2006; Самые опасные..., 2018]. Вторичный ареал включает Европу (Великобритания, Германия, Италия, Франция, Венгрия, Австрия, Швейцария, Швеция, Бельгия, Португалия, Словакия, Польша, Чехия, Черногория, Сербия, Украина, Хорватия, Молдова и др.), Азию (Япония, Корея, Китай, Казахстан), Северную, Центральную и Южную Америку, Австралию, Африку [Lambdon et al., 2008; Виноградова, Майоров, Хорун, 2010; Самые опасные..., 2018]. На территории России *A. artemisiifolia* широко распространена в европейской части [Самые опасные..., 2018]. Основная площадь, занятая видом, расположена на Северном Кавказе, в Ростовской и Волгоградской областях, Калмыкии и Приморском крае [Москаленко, 2001; Глубшева, Карпушина, 2009; Абрамова, 2017].

Нативный ареал *A. trifida* охватывает восток США и южную часть Канады [Самые опасные..., 2018]. К настоящему времени вид произрастает по сельскохозяйственным угодьям, увлажнённым местам, обочинам автомобильных дорог, вдоль железнодорожного полотна в Северной и Южной Америке, Австрии, Дании, Бельгии, Германии, Испании, Италии, Ирландии, Нидерландах, Норвегии, Швейцарии, Англии, Франции, Чехии, Латвии, Литве, Эстонии, Молдове, Польше, Белоруссии, Румынии, Словении, Сербии, Словакии, на Украине, а также в Китае, Японии, Корее [Lambdon et al., 2008; Ситникова, 2013; и др.]. В России области наибольшего распространения *A. trifida* расположены в Центральном Черноземье, Предуралье и на Северном Кавказе [Самые опасные..., 2018]. Общая тенденция вида к расселению на север выражена до 60° с. ш. [Терёхина, 2015].

Впервые на Кавказе *A. artemisiifolia* была отмечена ещё в 1914 г. на территории современного Краснодарского края [Васильев, 1958], в 1929 г. – в окрестностях г. Орджоникидзе (Владикавказ) [Димитриев и др., 1994]. В настоящее время вид повсеместно внедряется в антропогенные и природные луговые фитоценозы, всё чаще встречаясь на высоте более 1700 м над ур. моря [Комжа, Попов, 1990; Ча-

даева и др., 2018]. Верхняя высотная граница распределения *A. artemisiifolia* в горах отмечена нами в 2018 г. на высоте 2100 м над ур. моря (Кабардино-Балкарская Республика, сел. Терскол). Тенденцию к распространению на Кавказе, в том числе по высотному профилю, имеет реже встречающаяся *A. trifida*. Первые достоверные сведения о произрастании вида в регионе датированы 1974 г. (предгорья Чечни и Ингушетии [Никитин, 1983]) и серединой 1980-х гг. (г. Владикавказ [Москаленко, 2001]). В настоящее время *A. trifida* произрастает на территории Республики Абхазия [Пицунда-Мюссерский..., 1987], отмечена в посевах сельскохозяйственных культур лесостепной зоны Чеченской Республики [Макаева, Оказова, 2016], в урбанофлоре г. Майкоп [Толстикова и др., 2015]. В 2008 г. очаг *A. trifida* выявлен в окрестностях г. Пятигорска, в 2012 г. – в Кабардино-Балкарской Республике [Шхагапсоев и др., 2018], где за последующие пять лет вид продвинулся на 4 км вдоль грунтовых дорог по склонам Кабардино-Сунженского хребта. По нашим наблюдениям [Ефимова и др., 1997], *A. trifida* проникла в горную часть Республики Северная Осетия-Алания до высоты 1365 м над ур. моря (сел. Харисджин).

Данные о закономерностях экспансии видов рода *Ambrosia* в горы немногочисленны и ограничиваются, в основном, констатацией их произрастания на конкретных территориях [Dong et al., 2011; и др.]. Согласно нашим наблюдениям, внедрение *A. artemisiifolia* и *A. trifida* в горные районы Кавказа связано с переносом семян транспортным потоком, завозом с грунтом при ремонте и реконструкции дорог, заготовкой сена и соломы в равнинных и предгорных районах, отсутствием эффективной борьбы с растениями со стороны арендаторов сельскохозяйственных угодий [Чадаева и др., 2018]. Кроме того, распространению видов, особенно *A. artemisiifolia* – растения с длительным циклом развития и поздним появлением всходов, по высотному профилю, вероятно, способствуют современные климатические изменения.

Цель данного исследования – провести пространственное моделирование современного

распространения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на территории Кавказа, выявить абиотические факторы, лимитирующие распространение видов, спрогнозировать возможное изменение их ареала до 2050 г. в соответствии с наиболее оптимистичным сценарием развития климатических изменений в XXI в. RCP 2.6 [Fifth Assessment Report..., 2014] в рамках модели изменения климата IPSL-CM5 (IPSL Earth System Model for the 5th IPCC report).

Материал и методика

Область исследований охватила Кавказскую горную страну в следующих физико-географических границах: на востоке – по побережью Каспийского моря, на севере – от Каспийского моря по Кумо-Манычской впадине и далее по северной границе Краснодарского края до Чёрного моря, на западе – по побережью Чёрного моря, на юге – по границам Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном (рис. 1). Общая площадь анализируемой территории составила 390 тыс. км². В первичный анализ включены GPS-координаты 85 (*A. artemisiifolia*) и 32 (*A. trifida*) мест произрастания видов, выявленных в 2015–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республи-

ки, Краснодарского края, Республики Адыгея, Ставропольского края, Республики Дагестан, Чеченской Республики, Республики Ингушетия, Карачаево-Черкесской Республики, Республики Северная Осетия-Алания, Республики Абхазия.

Для прогностического моделирования пространственного распределения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на Кавказе использовали метод максимальной энтропии Maxent (Maxent software for species habitat modeling) [Elith et al., 2006; Baldwin, 2009; Elith, Leathwick, 2009] и факторный дискриминантный анализ (Statistica v.10.0). Метод Maxent позволяет по распределениям значений свойств среды выделить местообитания, аналогичные тем, в которых обнаружен вид (потенциально возможное распространение). При этом местообитания, определённые с наибольшей вероятностью обнаружения вида, являются наиболее пригодными.

Для оценки основных факторов, обуславливающих распространение *A. artemisiifolia* и *A. trifida* в регионе, мы использовали три блока дистанционной информации: 1. Измерения отраженной солнечной радиации со спутника Landsat 8OLI/TRS и рассчитанные на



Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследований. 1 – Краснодарский край, 2 – Республика Адыгея, 3 – Карачаево-Черкесская Республика, 4 – Ставропольский край, 5 – Кабардино-Балкарская Республика, 6 – Республика Северная Осетия-Алания, 7 – Республика Ингушетия, 8 – Чеченская Республика, 9 – Республика Дагестан.

основе мозаики территории исследования два вегетационных индекса NDVI летнего и зимнего периода; 2. Данные радиолокационной съёмки рельефа Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010) с разрешением 250 м. На их основе рассчитываются высота над уровнем моря и морфометрические характеристики рельефа: уклон, экспозиция, различные виды кривизны (плановая, продольная и поперечная), показатели освещённости склонов с востока и юга [Zevenbergen, Thorne, 1987; Moore et al., 1991; Buckley, 2010], которые в горах могут непосредственно влиять на размещение видов; 3. Биоклиматические показатели WorldClim, включающие среднемесячные данные по средней, минимальной и максимальной температуре, осадкам, солнечной радиации, давлению водяного пара, скорости ветра и производные от них биоклиматические характеристики [Hijmans et al., 2005].

Все использованные в работе переменные приведены к разрешению 250 м/пикс программным методом бикубической интерполяции сплайнами как более точным, чем методы ближайшего соседа или билинейной интерполяции, но и более требовательным к вычислительным ресурсам [Studley, Weber, 2011].

Для получения адекватной модели проводили расчёт по 15 повторностям, используя 10 000 итераций по каждому пикселю всей анализируемой области. Из 85 (*A. artemisiifolia*) и 32 (*A. trifida*) дискретных точек 75% точек находок использовались как обучающая выборка, а 25% – как тестовая выборка.

Визуализация вероятности пригодности местообитаний вида осуществляется по ранжированным значениям стандартной палитры Maxent в градации цветов от синего (встречаемость «0») до красного (встречаемость «1»). Для потенциально пригодных мест произрастания вида приемлемы значения 0.5–1, для оптимальных местообитаний – 0.8–1 (вид может быть обнаружен с вероятностью 80% и выше).

Для прогнозирования пространственного распределения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* с учётом изменений климата до 2050 г. мы использовали наиболее оптимистичный сценарий изменения концентрации парниковых

газов (RCP 2.6) из модели. Для сценария RCP 2.6 модели IPSL-CM5 [2015] предполагается, что пик выбросов парниковых газов придётся на 2010–2020 гг., после чего произойдёт спад, а соответствующее увеличение глобальной средней поверхностной температуры в конце текущего столетия (2081–2100 гг.) по сравнению с его началом (1986–2005 гг.) окажется в диапазоне 1.4–3.1 °С. При моделировании мы брали в расчёт только зависимости видов от климатических переменных и их связь с изменением климата; воздействие экстремальных и аномальных погодных явлений, биотических и антропогенных факторов не учитывали.

Полученные результаты и их обсуждение

Моделирование современного ареала *A. artemisiifolia* на Кавказе с использованием программы MaxEnt подтвердило данные наземных наблюдений о широком распространении вида в регионе от предгорных до среднегорных районов, а также о его произрастании по долинам рек вплоть до высокогорий (рис. 2). Статистический анализ полученных результатов показал высокую точность определения. Среднее значение AUC для повторностей составляет 0.983, стандартное отклонение – 0.003 для *A. artemisiifolia*, и 0.996 со стандартным отклонением 0.001 для *A. trifida*.

В целом площадь потенциально пригодных для *A. artemisiifolia* местообитаний в границах исследуемой территории в настоящее время составляет 10.4 тыс. км² (2.67% анализируемой территории), из которых 4.0 тыс. км² (1.03%) – площадь оптимальных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 80–100%. При этом основной район распространения вида охватывает Центральный Кавказ в границах Кабардино-Балкарии и Северной Осетии, а также территорию Ингушетии на востоке и примыкающие с запада районы Карачаево-Черкесии. Здесь наблюдается наибольшее число возможных местонахождений *A. artemisiifolia*, в том числе с вероятностью выше 80%. На Западном Кавказе высока вероятность обнаружения вида по побережью Чёрного моря (Краснодарский край, Абхазия), реже оптимальные для произрастания участки встречаются от предгорных

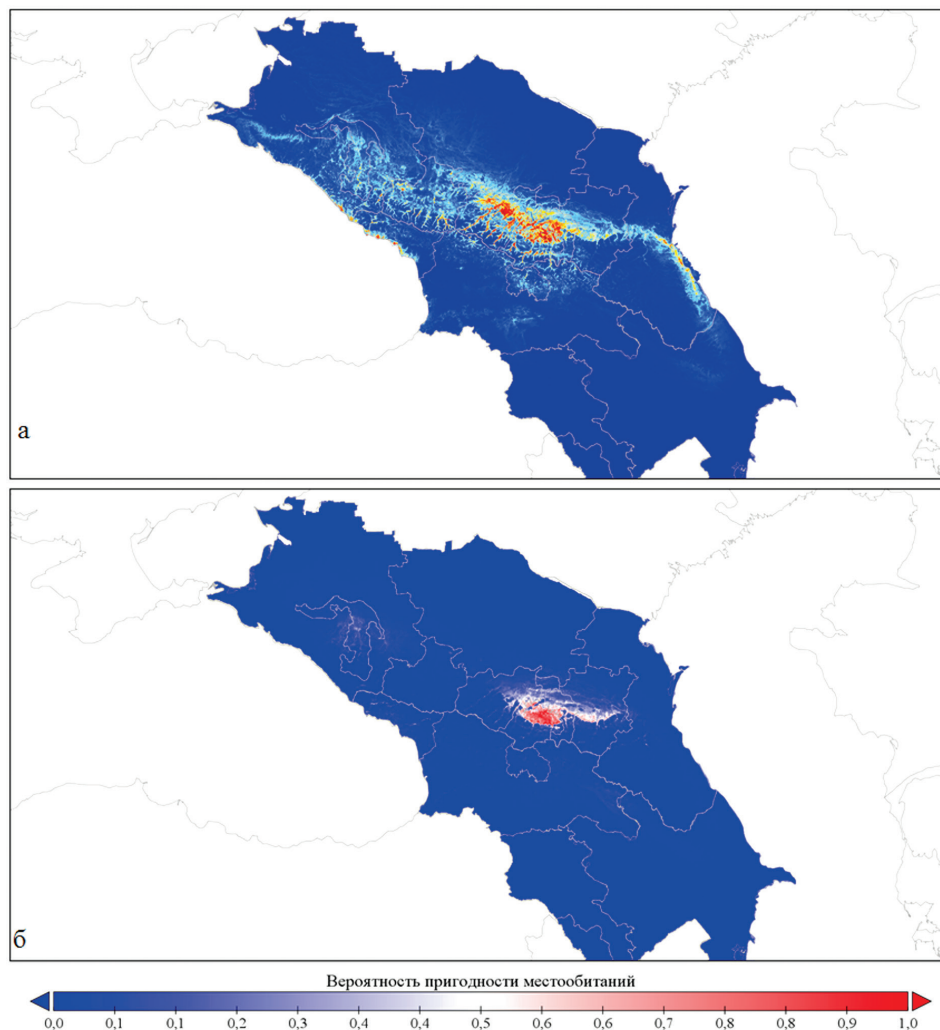


Рис. 2. Картограмма распределения пригодных для *A. artemisiifolia* (а) и *A. trifida* (б) мест произрастания на Кавказе в настоящее время 0–0.4 – значения вероятности нахождения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – соответственно вероятность для пригодных и оптимальных местообитаний.

до среднегорных районов Краснодарского края и Адыгеи. В Чеченской Республике и Дагестане потенциально пригодные и оптимальные для *A. artemisiifolia* местообитания ограничены относительно небольшими территориями в предгорной зоне и низкогорье. Невысоко их прогнозируемое число на равнинах Ставропольского края и в Закавказье (за исключением горных районов Грузии).

Площадь потенциально пригодной для *A. trifida* территории в настоящее время составляет 3.6 тыс. км² (0.91% от анализируемой территории), из которых только 1.6 тыс. км² (0.41%) оптимальны для произрастания вида. Ареал *A. trifida* в основном охватывает предгорные районы Восточного и Центрального Кавказа в границах Северной Осетии,

Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Чечни. С высокой вероятностью (80–100%) возможно проникновение вида по речным долинам в среднегорные и высокогорные районы этих республик. На территории Западного Кавказа, Закавказья, а также Республики Дагестан и Ставропольского края пригодные для произрастания *A. trifida* местообитания в настоящее время представлены в основном относительно небольшими по площади участками с вероятностью обнаружения вида, редко превышающей 50%. Исключение составляют отдельные территории по речным долинам среднегорий Краснодарского края и Абхазии.

При этом основными факторами, в комплексе максимально влияющими на распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе, являются четы-

Таблица. Вклад биоклиматических и эколого-географических параметров в формирование области распространения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на Кавказе

Параметр	Вклад в построение модели, %	Коэффициент пермутации, %
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>		
srad1	4.2	33.1
slope	10.6	13.7
ndvi	8.7	8.1
wind1	14.6	5.2
<i>Ambrosia trifida</i>		
wind2	2.4	48.3
srad12	1.3	32.2

Примечание: srad1 и srad12 – поток приходящей солнечной энергии соответственно в январе и декабре, $\text{кДжм}^{-2}\text{сут}^{-1}$; slope – уклон местности; ndvi – нормализованный разностный вегетационный индекс в летнее время; wind1 и wind2 – скорость ветра соответственно в январе и феврале, м/с.

ре, из которых наибольший вклад в построение модели вносят климатический фактор srad1 (поток приходящей солнечной энергии в январе) и показатель рельефа местности slope (уклон); ndvi (нормализованный разностный (относительный) вегетационный индекс в летнее время) и wind1 (скорость ветра в январе) оказывают меньшее влияние (см. таблицу).

Для данных параметров отмечены максимальные значения коэффициента пермутации, показывающего относительную важность фактора при построении модели с учётом скоррелированности с другими переменными.

В то же время процентный вклад факторов по отдельности выше для slope и wind1.

Анализ зависимости распространения *A. artemisiifolia* от двух наиболее значимых абиотических факторов показал, что предсказанная пригодность местообитания для вида в целом снижается при значениях показателя потока приходящей солнечной энергии в январе менее 5250 и более 5950 $\text{кДжм}^{-2}\text{сут}^{-1}$, а приемлемый диапазон крутизны склона составляет от 0 до 10° (рис. 3). Значения ndvi в пригодных для произрастания *A. artemisiifolia* сообществах достаточно высокие и варьируют в пределах

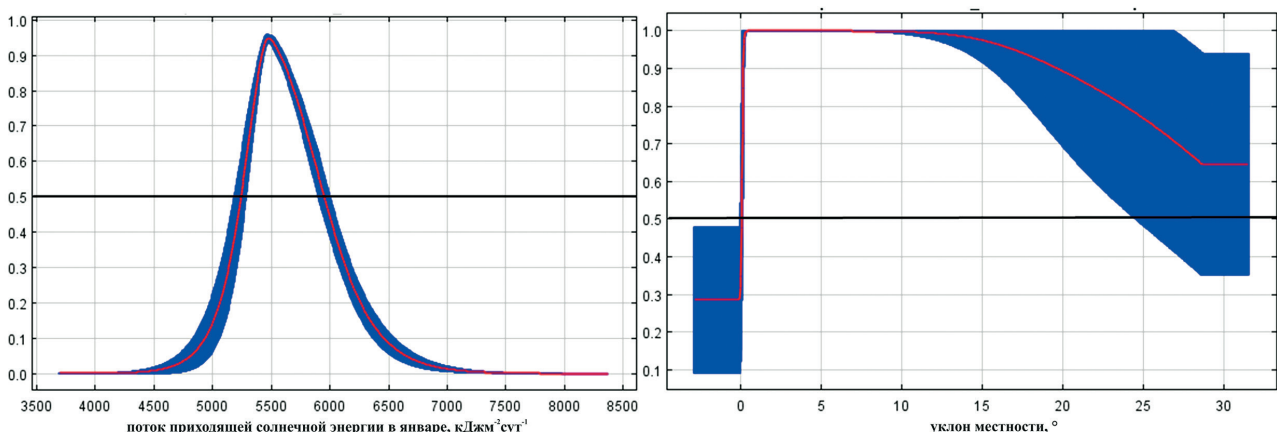


Рис. 3. График откликов «точек присутствия» *A. artemisiifolia* на важнейшие факторы среды. По оси ординат – предсказанная вероятность подходящих условий для произрастания вида в логистическом формате вывода, по оси абсцисс – значение переменной (srad1 – поток приходящей солнечной энергии соответственно в январе, $\text{кДжм}^{-2}\text{сут}^{-1}$; slope – уклон местности). Горизонтальная прямая (черный цвет) обозначает минимальное значение вероятности нахождения вида для пригодных местообитаний (0.5). Красным цветом обозначены средние значения факторов для повторностей, синим – среднее значение \pm стандартное отклонение. Графики отражают зависимость прогнозируемой пригодности местообитаний от выбранной переменной с учётом её скоррелированности с другими переменными.

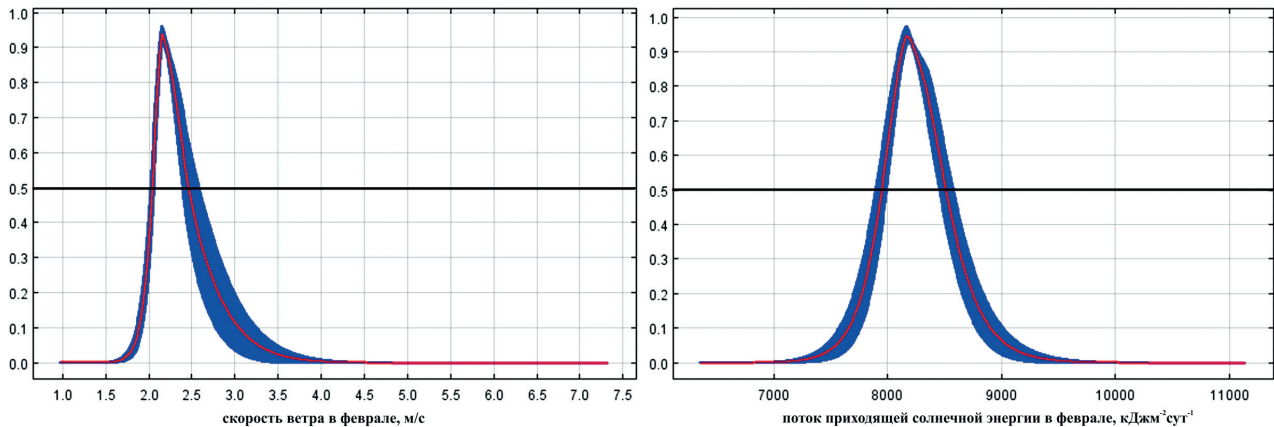


Рис. 4. Значения факторов, в комплексе вносящих наибольший вклад в формирование пространственного распределения *A. trifida* на Кавказе. По оси ординат – предсказанная вероятность подходящих условий для произрастания вида в логистическом формате вывода, по оси абсцисс – значение переменной (wind2 – скорость ветра соответственно в январе и феврале, м/с; srad2 – поток приходящей солнечной энергии соответственно в феврале, кДжм²сут⁻¹). Горизонтальная прямая (чёрный цвет) обозначает минимальное значение вероятности нахождения вида для пригодных местообитаний (0.5). Красным цветом обозначены средние значения факторов для повторностей, синим – среднее значение \pm стандартное отклонение. Графики отражают зависимость прогнозируемой пригодности местообитаний от выбранной переменной с учётом её скоррелированности с другими переменными

0.6–0.9, скорость ветра в январе не должна превышать 2.6 м/с.

Таким образом, распространение *A. artemisiifolia* в настоящее время происходит в основном по пологим участкам в предгорной и среднегорной зонах, а также по речным долинам в горах. При этом основным условием произрастания вида в конкретной местности является достаточно узкий диапазон потока приходящей солнечной энергии в середине зимы. Значения данного фактора 5250–5950 кДжм⁻²сут⁻¹, вероятно, обеспечивают поддержание благоприятного для перезимовки семян температурного режима, при котором не происходит их промерзания в почве, но при этом сохраняется напочвенный снежный покров, также защищающий от действия пониженных температур. Косвенным подтверждением являются данные о губительном воздействии низких температур на семена *A. artemisiifolia*, особенно при их слабом заглублении в почву [Лучинский, Маковеев, 2011]. Учитывая, что зимой устойчивый снежный покров в большей степени характерен для Центрального и примыкающих регионов Восточного и Западного Кавказа, горных районов Грузии, этим, возможно, объясняется

концентрация оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* на данной территории. С охлаждающим эффектом воздействия, вероятно, связан определённый вклад в построение модели такого фактора как скорость ветра в январе. Высокие значения вегетационного индекса ndvi в пригодных для произрастания вида местообитаниях подтверждают данные наземных наблюдений о его способности внедряться в фитоценозы с характерной высокой продуктивностью в летний период (сельскохозяйственные залежи, свежераспаханные луговые участки, сорные места в окрестностях населённых пунктов, окраины сельскохозяйственных полей, обочины дорог и пр.) [Чадаева и др., 2018]. Сам вид нередко вносит значительный вклад в накопление надземной фитомассы в подобных сообществах, формируя плотные заросли из крупных, до 1.5–2.5 м, побегов.

Параметрами среды, которые с учётом их скоррелированности с другими переменными определяют распространение *A. trifida* на Кавказе, являются всего два климатических показателя – wind2 (скорость ветра в феврале, м/с) и srad12 (поток приходящей солнечной энергии в декабре, кДжм⁻²сут⁻¹). Коэффициент пермутации остальных параметров составляет

менее 5%. Приемлемый для произрастания вида диапазон потока приходящей солнечной энергии в декабре – 4400–4800 кДжм⁻²сут⁻¹, скорость ветра в феврале в среднем не должна превышать 2.4 м/с (рис. 4).

Таким образом, факторы, при комплексном воздействии с другими параметрами ограничивающие распространение близкородственных видов *A. trifida* и *A. artemisiifolia* на Кавказе (поток приходящей солнечной энергии и скорость ветра в зимнее время), качественно и количественно сходны. Это закономерно, учитывая чувствительность семян обоих видов однолетних растений к воздействию низких температур [Ситникова, 2013] и необходимость поддержания банка жизнеспособ-

ных семян в почве для возобновления их популяций.

Прогнозирование динамики пространственного распределения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на Кавказе на фоне изменений климата до 2050 г. показало возможное увеличение площади потенциально пригодных, в том числе оптимальных для произрастания видов местообитаний (рис. 5).

При этом площадь территории с вероятностью обнаружения *A. artemisiifolia* 50–100% может увеличиться в 1.95 раза (до 20.3 тыс. км², или 5.20% анализируемой территории), площадь оптимальных местообитаний – в 2.48 раза (до 9.9 тыс. км², или 2.55% территории). В гораздо большей степени выражено возможное

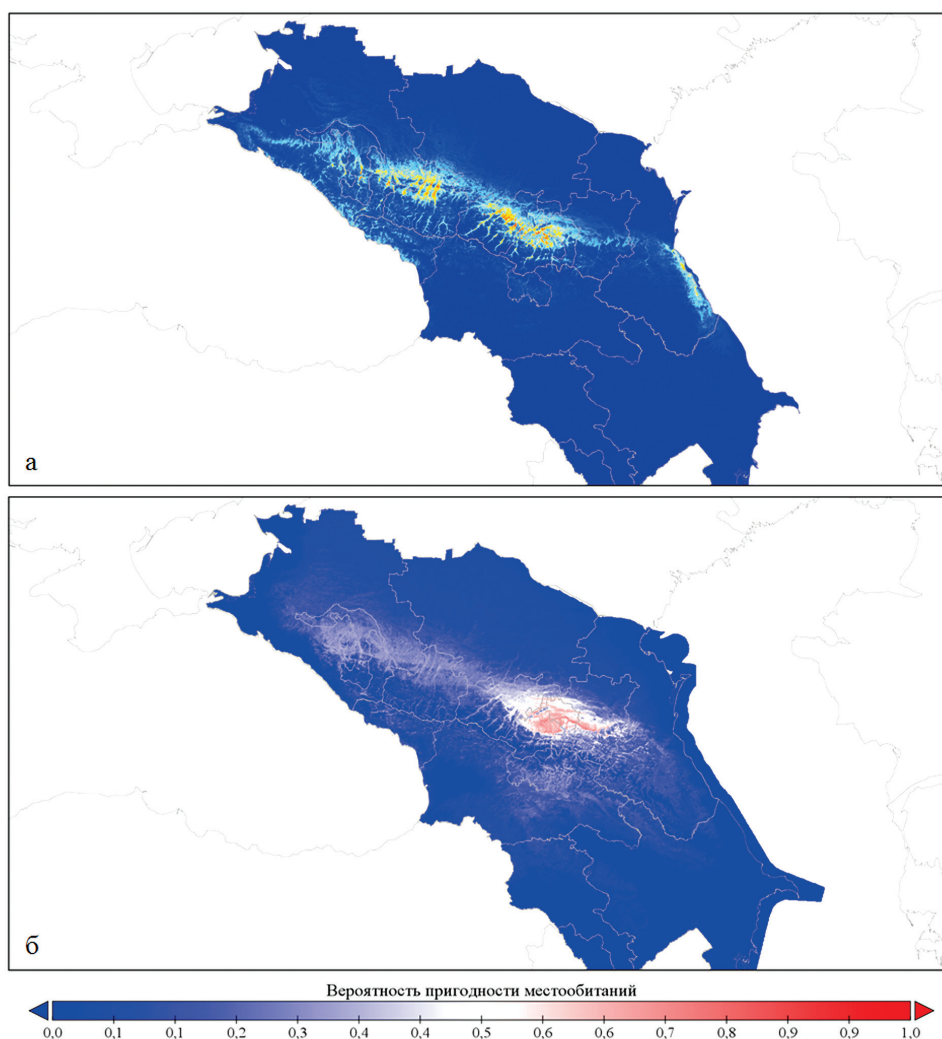


Рис. 5. Картограмма распределения пригодных для *A. artemisiifolia* (а) и *A. trifida* (б) мест произрастания на Кавказе к 2050 г. с учётом климатических изменений по сценарию RCP 2.6 (модель IPSL-CM5). 0–0.4 – значения вероятности нахождения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – соответственно вероятность для пригодных и оптимальных местообитаний.

увеличение площади потенциально пригодных по совокупности факторов местообитаний *A. trifida*. Территория с вероятностью обнаружения вида более 50% к 2050 г. может увеличиться в 9.78 раза и составить 3.5 тыс. км² (8.93% анализируемой территории), с вероятностью более 80% – в 11.78 раза (18.9 тыс. км², или 4.85% территории). Более высокая скорость захвата новых территорий *A. trifida*, возможно, обусловлена особенностями биологии и экологии вида: раннее весеннее прорастание, длительное цветение и плодоношение, более сжатый в целом онтогенез [Ситникова, 2013; Осертас, Морозова, 2014], способность произрастать в самых разнообразных типах антропогенных и естественных местообитаний (сырые пойменные луга, обочины дорог, пустыри, окрестности ферм, окраины полей и т. д.) [Абрамова, 2011, 2017].

Существенное увеличение к 2050 г. площади потенциально пригодных для *A. artemisiifolia* территорий произойдет в местах современного произрастания вида. Так, наиболее значительное расширение оптимальных для внедрения вида участков возможно на Центральном и Восточном Кавказе (Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, частично Карачаево-Черкесия), пригодных и оптимальных территорий – на Западном Кавказе (Карачаево-Черкесия, Краснодарский край, Адыгея), пригодных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 50–80% – в пределах Ставропольского края, Чечни, Дагестана и Республики Абхазия. В меньшей степени выражена динамика ареала вида в Закавказье. Следует отметить явное увеличение площади оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* в высокогорных районах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии.

Для *A. trifida* к 2050 г. на фоне климатических изменений возможен захват новых обширных территорий с формированием центра ареала (центра обилия) в границах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии и Чеченской Республики, где вероятность обнаружения вида составит более 80% на значительной площади от равнинной зоны до высокогорий. Существенно увеличится пло-

щадь потенциально пригодных, в том числе оптимальных местообитаний на Западном Кавказе, включая побережье Чёрного моря и горные районы Карачаево-Черкесии, Краснодарского края, Адыгеи, Абхазии. Прогнозируется расширение границ ареала *A. trifida* в северном (Ставропольский край) и южном (Грузия, Азербайджан) направлениях.

Исходя из известных эколого-биологических особенностей *A. artemisiifolia* и *A. trifida* (чувствительность побегов к воздействию заморозков в весенне-осенний период, гибель семян при промерзании [Резник, 2009; Лучинский, Маковеев, 2011; Ситникова, 2013; Есипенко, 2015]) и установленных зависимостей от биоклиматических параметров, подобное расширение ареала обоих видов объясняется вероятным увеличением температурных показателей в районе исследований.

Заключение

Основными абиотическими факторами, при комплексном воздействии с другими параметрами среды, определяющими распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе, являются поток приходящей солнечной энергии в январе и уклон местности (не более 17.5°); меньшее влияние оказывают скорость ветра в январе и значения нормализованного вегетационного индекса в летнее время. Для *A. trifida* основные ограничивающие факторы – поток приходящей солнечной энергии в декабре и скорость ветра в феврале. Приемлемые для видов значения потока приходящей солнечной энергии и скорости ветра в зимнее время, вероятно, обеспечивают поддержание благоприятного для перезимовки семян температурного режима и возможность возобновления популяций в последующий вегетационный сезон.

В настоящее время центр ареала *A. artemisiifolia* на Кавказе расположен в границах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии, восточных районов Карачаево-Черкесии; высока вероятность обнаружения вида также по побережью Чёрного моря (Краснодарский край, Абхазия). Общая площадь потенциально пригодных для вида местообитаний в регионе составляет 10 394.36 км², из которых 4006.8

км² оптимальны для произрастания. Потенциальный ареал *A. trifida* на Кавказе в настоящее время охватывает значительно меньшую территорию (3561.07 км² в целом, 1605.37 км² оптимальных местообитаний) в границах Северной Осетии, Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Чечни. В то же время для обоих видов с вероятностью 80–100% возможно проникновение по речным долинам в среднегорные и высокогорные районы.

В соответствии с прогнозируемыми тенденциями климатических изменений (наиболее оптимистичным вариантом изменения концентрации парниковых газов RCP 2.6, принятым МГЭИК при подготовке Пятого доклада) к 2050 г. на Кавказе произойдёт расширение площади потенциально пригодных и оптимальных для *A. artemisiifolia* местообитаний соответственно в 1.95 и 2.48 раза, для *A. trifida* – в 9.78 и 11.78 раза. Прогнозируемое изменение температурных показателей приземного слоя воздуха приведёт к массовому распространению *A. artemisiifolia* от равнинных до высокогорных районов в Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии с вероятностью обнаружения вида более 80%. На территории Чеченской Республики, Дагестана, Абхазии и Ставропольского края существенно расширится площадь пригодных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 50–80%. В меньшей степени выражена динамика ареала вида в Закавказье. Для *A. trifida* к 2050 г. возможен захват новых обширных территорий по всему району исследований, включая территорию Ставропольского края на севере, Грузии и Азербайджана на юге, Краснодарского края и Чеченской Республики соответственно на западе и востоке. Как и для *A. artemisiifolia*, для *A. trifida* прогнозируется массовое проникновение в высокогорные районы Кавказа.

Учитывая высокую потенциальную способность к распространению *A. artemisiifolia* и *A. trifida*, представленный прогноз климатогенной динамики ареалов этих видов, вероятнее всего, будет соответствовать реальной картине изменения границ их распространения на Кавказе. В то же время целесообразно проведение дальнейших наземных мониторинговых исследова-

ний для отслеживания текущей динамики ареала *A. artemisiifolia*, *A. trifida*. Необходимо принятие мер по ограничению распространения представителей рода *Ambrosia* в горные районы, среди которых – популяризация знаний в области данной проблемы среди местного населения.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Акатова Т.В., Акатов В.В. Распространение адвентивных видов растений в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 84–109.
- Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на Западном Кавказе // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 2. С. 41–50.
- Абрамова Л.М. Классификация сообществ с инвазивными видами на Южном Урале. I. Сообщества с участием видов рода *Ambrosia* L. // Растительность России. 2011. № 19. С. 3–28.
- Абрамова Л.М. Распространение инвазионных видов рода *Ambrosia* L. на Южном Урале (Республика Башкортостан) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 7. С. 3–12.
- Васильев Д.С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы. Краснодар: Кн. изд-во, 1958. 84 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Глубшева Т.Н., Карпушина Е.Н. Аллелопатия амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2009. № 9(2). С. 5–9.

- Димитриев А.В., Абрамов Н.В., Минизон И.Л., Папченков В.Г., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Силаева Т.Б. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в Волжско-Камском регионе // Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 1. С. 79–83.
- Есипенко Л.П. Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübner (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosiaceae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока. Автореф. дис. ... д. б. н. Краснодар, 2015. 43 с.
- Ефимова В.А., Комжа А.Л., Попов К.П. Новые находки адвентивных растений на Центральном Кавказе // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 3. С. 149–153.
- Комжа А.Л., Попов К.П. Новые данные об адвентивной флоре Северной Осетии // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 1. С. 108–110.
- Лучинский С.И., Макаев А.В. Сорняк амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах подсолнечника // Научный журнал КубГАУ. 2011. № 69(05). С. 179–187.
- Макаева А.З., Оказова З.П. Флористический состав сорных растений посевов кукурузы в лесостепной зоне Чеченской Республики // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 6. С. 507.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. М.: Росгоскарантин, 2001. 280 с.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. М.: Наука, 1983. 455 с.
- Осертак Г.А., Морозова Е.В. Карантинные растения (сорняки). Хвойная, 2014. 48 с.
- Пицунда-Миоссерский заповедник / Под ред. С.М. Бебрия. М.: Агропромиздат, 1987. 190 с.
- Резник С.Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник защиты растений. 2009. № 2. С. 20–28.
- Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Хляп Л.А. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Ситникова Н.В. Карантинные сорные растения: Учеб. пособие. Казань: Казанский федеральный университет, 2013. 150 с.
- Терёхина Т.А. Карантинные сорные растения Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Мат. XIV Международ. научно-практич. конф. Барнаул: Изд-во Алтайского государственного университета, 2015. С. 41–46.
- Толстикова Т.Н., Еднич Е.М., Куашева Д.А. Представители семейства Asteraceae в урбанофлоре Майкопа // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Мат. II Международ. научно-практич. конф. Майкоп: Изд-во Адыгейского государственного университета, 2015. С. 125–130.
- Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоев С.Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к Чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 119–129.
- Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. Entropy. 2009. Vol. 11, Iss. 4. P. 854–866.
- Buckley A. Understanding curvature rasters (Электронный документ). 2010 // (<https://blogs.esri.com/esri/arcgis/2010/10/27/understanding-curvature-rasters>). Проверено 10.08.2019.
- Dgebuadze Yu.Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, Issue 2. P. 61–64.
- Dong H., Li Y., Wang Q., Yao G. Impacts of invasive plants on ecosystems in natural reserves in Jiangsu of China // Russian Journal of Ecology. 2011. Vol. 42, Issue 2. P. 133–137.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudik M., et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // Ecography. 2006. Vol. 29, Iss. 2. P. 129–151.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 677–697.
- Fifth Assessment Report (AR5). (Электронный документ). 2014. // (<https://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/>). Проверено 07.06.2019.
- Gentili R., Asero R., Caronni S., Guarino M., Montagnani Ch., Mistrello G., Citterio S. *Ambrosia artemisiifolia* L. temperature-responsive traits influencing the prevalence and severity of pollinosis: a study in controlled conditions // BMC Plant Biology. 2019. Vol. 19. P. 155.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
- IPSL-CM5 (IPSL Earth System Model for the 5th IPCC report). 2015 (Электронный документ) // (<https://portal.enes.org/models/earthsystem-models/ipsl/ipslesm>). Проверено 10.08.2019.
- Lamsal P., Kumar L., Aryal A. et al. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change // Ambio. 2018. Vol. 47, Issue 6. P. 697–710.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutso M., Ess F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Nastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. // Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends,

- geographical patterns and research needs. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Moore I.D., Grayson R.B., Ladson A.R. Digital terrain modelling: a review of hydrological, geomorphological, and biological applications // *Hydrological processes*. 1991. Vol. 5, Issue 1. P. 3–30.
- Panda R.M., Behera M.D. Assessing harmony in distribution patterns of plant invasions: a case study of two invasive alien species in India // *Biodiversity and Conservation*. 2018. Vol. 27, Issue 11. P. 1–14.
- Pauchard A., Milbau A., Albiñá A., Alexander J., Burgess T., Daehler C., Englund G., Essl F., et al. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18, Issue 2. P. 345–353.
- Pauchard A., Shea K. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8, Issue 3. P. 399–413.
- Ramirez C.E., Macías G.C. Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions // *Biological Invasions*. 2015. Vol. 17, Issue 1. P. 245–256.
- Sheppard A.W., Shaw R.H., Sforza R. Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption // *Weed. Res.* 2006. Vol. 46. P. 92–117.
- Shuai F., Lek S., Li X., Zhao T. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, Issue 10. P. 2981–2996.
- Studley H., Weber K.T. Comparison of image resampling techniques for satellite imagery // *Final Report: Assessing Post-Fire Recovery of Sagebrush-Steppe Rangelands in Southeastern Idaho*. 2011. P. 185–196.
- Terauds A., Chown S.L., Morgan F., Peat H.J., Watts D.J., Keys H., Convey P., Bergstrom D.M. Conservation biogeography of the Antarctic // *Divers Distrib.* 2012. Vol. 18. P. 726–741.
- Zevenbergen L.W., Thorne C.R. Quantitative analysis of land surface topography // *Earth surface processes and landforms*. 1987. Vol. 12, Issue 1. P. 47–56.

SPATIAL MODELING OF THE RANGE AND LONG-TERM CLIMATOGENIC DYNAMICS OF *AMBROSIA* L. SPECIES IN THE CAUCASUS

© 2019 Pshegusov R.H.^{a,*}, Chadaeva V.A.^{a,**}, Komzha A.L.^{b,***}

^a A.K. Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences
Nalchik 360051; Russia;

^b North Ossetian State Nature Reserve, Alagir 363245; Russia;
e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **balkarochka0787@mail.ru; ***alkomzha@yandex.ru

The main limiting factors for living of *Ambrosia artemisiifolia* L. in the Caucasus are the incoming solar energy flux in January (5250–5950 kJm⁻²day⁻¹) and slope (0–17.5°). The limiting factors for *A. trifida* L. are wind speed in February (2–2.4 m/s) and the incoming solar energy flux in December (4400–4800 kJm⁻²day⁻¹). In accordance with the predicted trends of climate change by 2050, it is possible to expect the expansion of the total area of potentially suitable for the species habitats by 1.95 (*A. artemisiifolia*) and 9.78 (*A. trifida*) times (20295.29 and 20295.29 km²). At that, the area of optimal habitats may increase by 2.48 and 11.78 times, respectively (9932.73 and 18914.11 km²), including the mountainous areas.

Key words: *Ambrosia*, geographic information systems, invasion, the Caucasus, MaxEnt.

Приложение

Используемые в анализе GPS-координаты мест произрастания *A. artemisiifolia*:

43°76'87" с. ш., 43°36'57" в. д.; 43°76'04" с. ш., 43°37'05" в. д.; 43°66'65" с. ш., 43°41'02" в. д.;
 43°78'82" с. ш., 43°15'81" в. д.; 43°76'79" с. ш., 43°28'24" в. д.; 43°73'56" с. ш., 42°96'68" в. д.;
 43°85'59" с. ш., 43°13'81" в. д.; 43°81'46" с. ш., 43°12'03" в. д.; 43°45'82" с. ш., 42°99'79" в. д.;
 43°46'18" с. ш., 42°99'16" в. д.; 43°22'90" с. ш., 42°65'56" в. д.; 43°22'99" с. ш., 42°65'27" в. д.;
 43°25'55" с. ш., 42°63'96" в. д.; 43°25'88" с. ш., 42°64'19" в. д.; 43°25'66" с. ш., 42°51'54" в. д.;
 43°63'82" с. ш., 43°54'95" в. д.; 43°65'14" с. ш., 43°52'00" в. д.; 43°22'72" с. ш., 43°55'97" в. д.;
 43°78'26" с. ш., 42°96'24" в. д.; 43°39'77" с. ш., 42°92'22" в. д.; 43°10'95" с. ш., 43°14'73" в. д.;
 43°66'42" с. ш., 44°01'83" в. д.; 43°82'76" с. ш., 43°80'26" в. д.; 43°48'06" с. ш., 44°10'01" в. д.;
 43°57'39" с. ш., 43°74'55" в. д.; 43°35'85" с. ш., 43°93'10" в. д.; 44°17'31" с. ш., 40°10'42" в. д.;
 43°39'39" с. ш., 39°39'26" в. д.; 43°33'31" с. ш., 39°49'20" в. д.; 43°38'42" с. ш., 39°44'12" в. д.;
 45°12'44" с. ш., 39°40'52" в. д.; 44° 49'06" с. ш., 38°23'07" в. д.; 44°36'37" с. ш., 40°06'13" в. д.;
 45°00'04" с. ш., 37°13'07" в. д.; 43°05'11" с. ш., 40°48'09" в. д.; 44°17'31" с. ш., 40°10'43" в. д.;
 44°53'45" с. ш., 37°57'50" в. д.; 42°58'30" с. ш., 41°04'42" в. д.; 43°01'32" с. ш., 40°57'38" в. д.;
 44°09'93" с. ш., 43°00'72" в. д.; 44°76'57" с. ш., 42°00'22" в. д.; 42°70'60" с. ш., 47°62'923" в. д.;
 42°92'97" с. ш., 47°45'05" в. д.; 43°01'60" с. ш., 47°24'72" в. д.; 44°08'86" с. ш., 40°01'63" в. д.;
 43°99'42" с. ш., 40°13'63" в. д.; 43°88'43" с. ш., 40°71'74" в. д.; 43°93'55" с. ш., 40°68'46" в. д.;
 43°17'70" с. ш., 45°23'28" в. д.; 43°24'43" с. ш., 45°30'85" в. д.; 43°17'39" с. ш., 46°03'23" в. д.;
 43°08'54" с. ш., 45°89'06" в. д.; 43°25'95" с. ш., 44°97'713" в. д.; 43°29'045" с. ш., 46°67'42" в. д.;
 42°98'74" с. ш., 47°44'26" в. д.; 44°23'97" с. ш., 42°02'52" в. д.; 43°29'24" с. ш., 41°62'95" в. д.;
 43°44'26" с. ш., 41°74'64" в. д.; 43°46'17" с. ш., 44°39'13" в. д.; 43°20'00" с. ш., 44°24'44" в. д.;
 43°19'040" с. ш., 44°12'45" в. д.; 43°16'01" с. ш., 44°16'12" в. д.; 43°08'05" с. ш., 44°25'20" в. д.;
 43°12'56" с. ш., 44°23'44" в. д.; 43°13'11" с. ш., 44°20'51" в. д.; 43°07'35" с. ш., 44°27'36" в. д.;
 43°09'13" с. ш., 44°23'56" в. д.; 43°09'40" с. ш., 44°24'24" в. д.; 43°12'06 " с. ш., 44°23'40" в. д.;
 43°07'09" с. ш., 44°30'58" в. д.; 43°09'28" с. ш., 44°21'11" в. д.; 43°04'00" с. ш., 44°27'28" в. д.;
 43°04'26" с. ш., 44°28'03" в. д.; 42°59'55" с. ш., 44°23'08" в. д.; 42°53'47" с. ш., 43°42'13" в. д.;
 43°00'30" с. ш., 43°47'55" в. д.; 42°47'43" с. ш., 44°00'25" в. д.; 42°49'32" с. ш., 44°12'35" в. д.;
 42°47'34" с. ш., 43°55'22' в. д.; 42°49'07" с. ш., 44°15'20" в. д.; 42°49'16" с. ш., 44°14'26" в. д.;
 42°55'26" с. ш., 44°28'03" в. д.; 42°50'26" с. ш., 44°30'43" в. д.; 42°47'28" с. ш., 44°37'56" в. д.;
 43°01'59" с. ш., 44°45'25" в. д.

Используемые в анализе GPS-координаты мест произрастания *A. trifida*:

43°27'31" с. ш., 44°01'89" в. д.; 43°25'84" с. ш., 44°01'11" в. д.; 44°09'92" с. ш., 43°00'77" в. д.;
 44°63'65" с. ш., 40°08'38" в. д.; 44°62'19" с. ш., 40°16'32" в. д.; 43°17'012" с. ш., 40°33'78" в. д.;
 43°14'67" с. ш., 45°75'75" в. д.; 43°14'73" с. ш., 45°24'94" в. д.; 43°22'29" с. ш., 45°06'38" в. д.;
 43°17'31" с. ш., 46°03'27" в. д.; 43°08'54" с. ш., 45°89'07" в. д.; 43°47'15" с. ш., 44°39'02" в. д.;
 43°11'19" с. ш., 44°01'18" в. д.; 43°16'05" с. ш., 44°16'06" в. д.; 43°16'05" с. ш., 44°17'22" в. д.;
 43°17'17" с. ш., 44°29'00" в. д.; 43°13'10" с. ш., 44°23'20" в. д.; 43°14'10" с. ш., 44°20'17" в. д.;
 43°13'10" с. ш., 44°20'50" в. д.; 43°12'14" с. ш., 44°23'30" в. д.; 43°11'45" с. ш., 44°32'42" в. д.;
 43°03'20" с. ш., 44°47'36" в. д.; 43°09'28" с. ш., 44°21'11" в. д.; 43°00'46" с. ш., 44°38'46" в. д.;
 43°03'20" с. ш., 44°38'37" в. д.; 43°04'05" с. ш., 44°37'07" в. д.; 43°04'33" с. ш., 44°39'42" в. д.;
 43°02'21" с. ш., 44°41'59" в. д.; 43°00'58" с. ш., 44°13'28" в. д.; 43°05'25" с. ш., 44°20'35" в. д.;
 43°10'44" с. ш., 44°17'39" в. д.; 42°48'59" с. ш., 44°15'00" в. д.

***PSEUDODIAPTOMUS MARINUS* SATO, 1913 – НОВЫЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ КОПЕПОД В ЧЁРНОМ МОРЕ: ПЕРВЫЕ ИТОГИ ИНВАЗИИ**

© 2019 Серёгин С.А.*, Попова Е.В.**

ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь 299011, Россия
e-mail: *serg-seryogin@yandex.ru; **el-popova@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.06.2019. После доработки 01.11.2019. Принята к публикации 20.11.2019.

Представлены данные 3-летних исследований динамики численности микропланктонной фракции нового для Чёрного моря чужеродного вида копепод *Pseudodiaptomus marinus*. В севастопольском прибрежье первые ювенальные стадии вида появлялись в планктоне в сентябре. Максимальных значений в исследуемые годы численность достигала в разное время: от конца сентября до конца ноября. Затем численность быстро падала. Наличие науплиусов и копеподитов в планктоне свидетельствует о том, что новый вид копепод успешно размножается в условиях черноморских прибрежных вод. Общее обилие вида-вселенца характеризуется пока невысокими показателями, не превышающими в максимумах 10 тыс. экз. на м⁻³. Температура рассматривается в качестве основного фактора в регуляции межгодовых вариаций численности вида-вселенца.

Ключевые слова: *Pseudodiaptomus marinus*, чужеродная копепода, микрофракция, численность, Чёрное море.

Введение

Pseudodiaptomus marinus Sato, 1913 исходно характерен для северо-западной Пацифики и описан в прибрежных водах северной Японии [Walter, 1986; Srinui et al., 2013]. Вид обладает высоким инвазионным потенциалом, в результате чего широко расселился по акваториям всего мира. Так, в эстуарии Сан-Франциско он отмечен как вид-вселенец с 1986 г. При сравнении его генотипа с таковым из Японии, Кореи и Китая сделан вывод, что интродукция данного вида произошла из нескольких локальных акваторий в Японии [Ohtsuka et al., 2018]. В атлантическом прибрежье Европы и Средиземноморском бассейне этот вид зарегистрирован недавно: впервые в 2007 г. в Адриатическом море [De Olazabal, Tirelli, 2011]; в октябре 2008 г. – на Сицилии [Sabia et al., 2012]; в Северном море – в 2010 г. [Brylinski et al., 2012]; в Чёрном море – осенью 2016 г. в Севастопольской бухте [Garbazeu et al., 2016]. В каких-то акваториях он стал многочисленным

видом, в каких-то его численность остаётся на низком уровне. Чтобы понять экологическую роль нового вселенца, важно иметь подробную информацию о его пространственном и временном распределении. Цель настоящего сообщения – оценить динамику процесса развития инвазивного вида в новой для него акватории за прошедшие 3 года на основе учёта численности его микропланктонной фракции, включающей ранние стадии развития *P. marinus*: науплиальные и первые копеподитные.

Материал и методика

Материалами послужили данные 2016–2018 гг., полученные в рамках многолетнего мониторинга (с конца 2009 по настоящее время) общей численности и видового состава метазойного микрозоопланктона (ММЗП) в прибрежных водах Севастополя. Использованы пробы с 4 станций в севастопольском прибрежье: в глубине Севастопольской бухты, её устьевой части (2 станции) и в открытом взморье (рис.

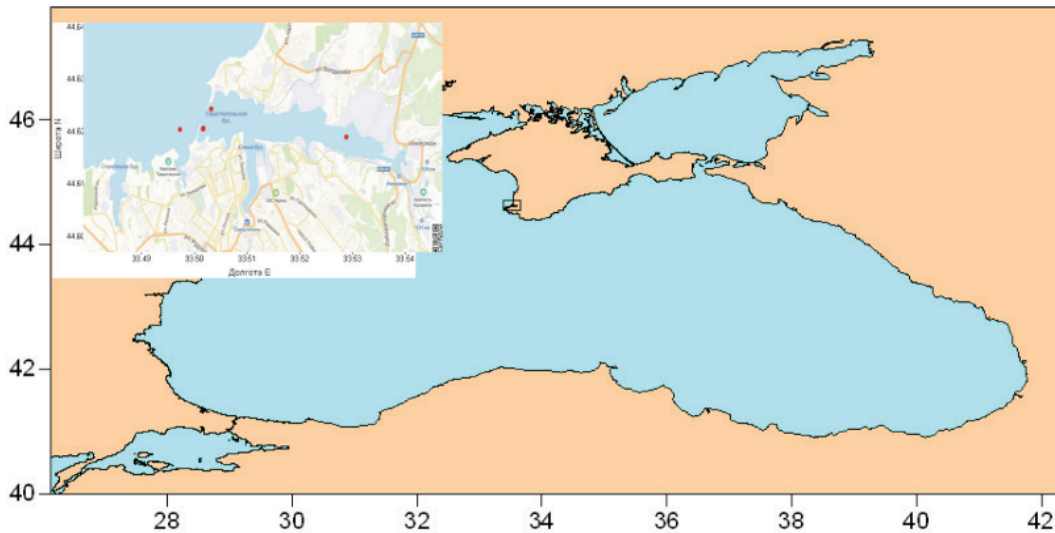


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в севастопольском прибрежье в 2016–2018 гг.

1). Пробы объёмом 5–6 л отбирали 2–4 раза в месяц из поверхностного слоя с помощью пластикового пробоотборника. Со второй половины 2018 г. на станциях в устье бухты дополнительно к поверхностным отбирали сетные пробы тотальными вертикальными ловами в слое 10–0 м сетью Апштейна с нейлоновым ситом; размер ячеек 30 мкм. Общие глубины на выбранных станциях не превышали 12–13 м. Таким образом, облавливаемый сетью слой представлял, практически, весь обитаемый столб водной толщи.

Подготовку и обработку проб проводили в соответствии с ICES Zooplankton Methodology Manual [2000]. Подробно процедура описана нами ранее [Seregin, Porova, 2016]. Науплиусов определяли, руководствуясь [Сажина, 1985]. Для выявления сезонной и межгодовой

динамики численности использованы наиболее многочисленные данные по станциям в устье бухты.

Температуру воды измеряли в поверхностном слое при помощи гидрологического термометра. Также, использованы данные о температуре моря севастопольского прибрежья [Карта..., 2019]. Для построения графиков и расчёта средних значений использовали программы Microsoft Excel, 2016 и SigmaPlot 12.5.

Полученные результаты

Исследуемая микрофракция *P. marinus* была представлена орто- и метанауплиусами с размерами от 150 до 400 мкм, а также копеподитами 1-й стадии 420–500 мкм (рис. 2). Более старые копеподитные стадии, а также поло-

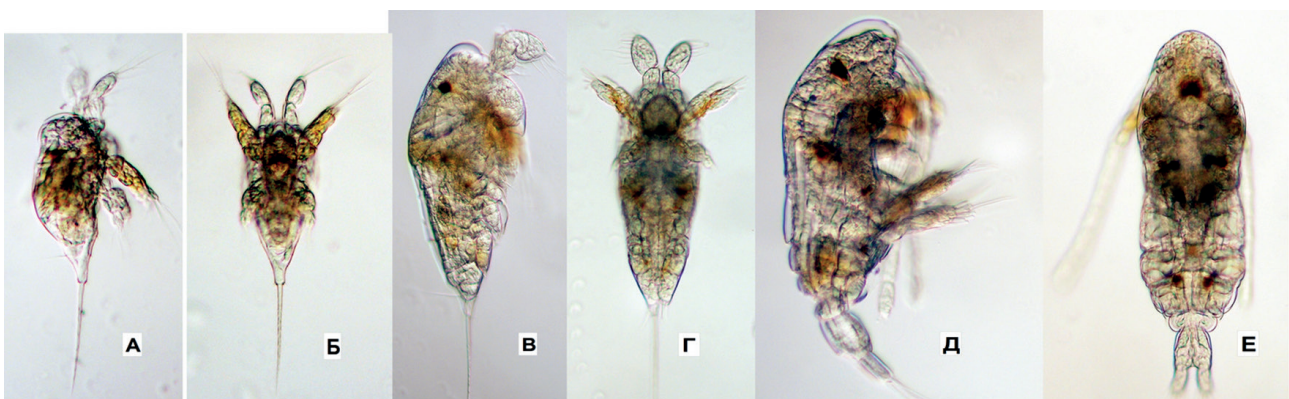


Рис. 2. Основные возрастные стадии *P. marinus*, представляющие микрофракцию: ортонауплиус вид сбоку (а) и сверху (б); метанауплиус вид сбоку (в) и сверху (г); копеподит C1, вид сверху (е).

возрелые особи превышали верхний предел для микрофракции и при расчёте численности не учитывались.

В 2016–2018 гг. вид-вселенец отмечен на всех исследованных станциях. При отборе проб из поверхностного слоя в пробах присутствовали преимущественно науплиальные стадии вида; копеподиты встречены единично только в 2018 г. Более широкий диапазон возрастных стадий – от науплиусов до взрослых самок *P. marinus* присутствовал в пробах 2018 г., взятых планктонной сетью в слое 10–0 м. Сравнение численности в поверхностном и слое 0–10 м показало, что во всей толще водного столба среднее обилие вида на 40–70% ниже, чем на поверхности.

Сезонная динамика численности в устье бухты характеризовалась полным отсутствием особей изучаемого вида в планктонных пробах в зимне-весенне-летний период. Первые находки вида в пробах отмечены в сентябре. Максимальные значения численности приходились в разные годы на разные периоды. В 2016 г. – в первый год обнаружения вида-вселенца – пик его численности наблюдался в последнюю декаду ноября и достигал 2400 экз. м⁻³. Общий период нахождения в планктоне охватывал 3 месяца – с начала 2-й декады сентября до начала 2-й декады декабря. В 2017 г. численность *P. marinus* была значительно ниже в целом. Её максимум приходился на конец сентября, то есть самое начало периода его присутствия в планктоне. Далее в течение 2 месяцев до 3-й декады ноября его численность сохранялась на уровне 170–180 экз. м⁻³. 2018 г. характеризовался наиболее высокими значениями численности вида-вселенца, как в среднем за сезон, так и пиковыми показателями (9300 экз. м⁻³). Последние наблюдались в середине октября (рис. 3). Таким образом, для вида-вселенца наблюдались вариации как среднесезонной численности, так и длительности периода его нахождения в планктоне. Общей закономерностью является «привязанность» развития популяции *P. marinus* к периоду осеннего понижения температуры воды (рис. 3). В целом температурный диапазон встречаемости вида охватывал температуры от 25.5 до 8.6 °C.

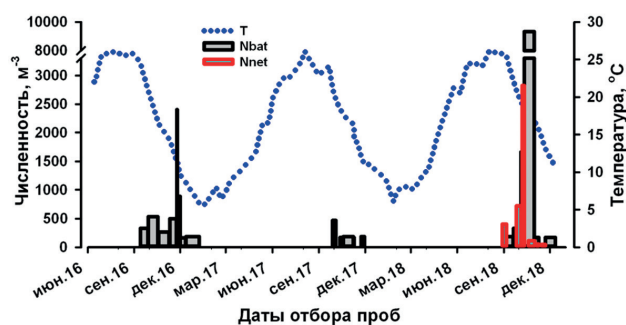


Рис. 3. Сезонная и межгодовая динамика численности *P. marinus* в поверхностном слое (Nbat) и слое 0–10 м (Nnet) устья Севастопольской бухты на фоне изменения температуры морской воды.

Обсуждение результатов

Новый вид-вселенец является типичным прибрежно-эстуарным обитателем. В исконных местах в дневное время половозрелые особи и старшие копеподиты *P. marinus* ведут эпибентосный образ жизни. В вечернее и ночное время они мигрируют в пелагиаль и переходят к планктонному существованию [Uye, Kasahara, 1983]. Науплиальные стадии предпочитают поверхностные слои водного столба, о чём свидетельствует сравнение численности поверхностных и сетных проб.

Известно, что данный вид копепод характеризуется высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды и толерантностью в широком диапазоне температуры (5–28 °C) и солёности (2.5–38‰) [Sabia et al., 2015]. Этим отчасти объясняется его высокая инвазивность. В водах Внутреннего Японского моря вид встречается практически круглогодично. Основные максимумы численности наблюдаются в летние месяцы (июнь-июль) при 20–25 °C. Второстепенные пики случаются осенью, в сентябре-октябре и ноябре-декабре. В зимние месяцы его численность резко сокращается. Вид демонстрирует выраженную зависимость продукционных характеристик от температуры [Uye, Iwai, Kasahara, 1983; Liang, Uye, 1997]. При заселении вида в новые акватории сезонные максимумы могут изменяться. У *P. marinus*, вселившегося в солёное оз. Фаро (Сицилия) в 2008 г., наблюдается только летний пик численности [Sabia et al., 2015]. В остальных морских «европейских» водах, заселённых видом в

последние годы, пики численности вида-вселенца наблюдались в основном в летне-осеннее время: в эстуарии Бильбао (Бискайский залив) [Uriarte et al., 2016], в южных акваториях Северного моря [Jha et al., 2013; Deschutter et al., 2018], в Адриатическом море [Lučić et al., 2015]. В Чёрном море *P. marinus* обнаруживается пока только в осенний период [Garbazeu et al., 2016; наши данные].

Уже упомянутая зависимость от температуры [Liang, Uye, 1997] может быть одним из существенных факторов в межгодовых вариациях численности *P. marinus* в севавтопольском побережье. В качестве предварительного анализа мы сравнили средне-сезонную численность *P. marinus* в 2016–2018 гг. и суммарные показатели температуры воды в тёплый период года в изучаемой акватории. Ранее аналогичная зависимость была обнаружена нами для другого тепловодного вида копепод-вселенцев в Чёрное море, *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 [Seregin, Porova, 2016]. В настоящее время этот вид стал доминирующим в черноморских прибрежных акваториях в летне-осеннее время в зоопланктонном сообществе. Для *P. marinus* мы использовали общую сумму среднесуточных температур выше или равных 20 °C, при которых наблюдается максимальная продукция яиц [Uye, Kasahara, 1983]. Рассчитанные данные представлены в таблице. Их сопоставление свидетельствует о совпадении направленности изменений обилия исследуемого вида и температурных условий среды в наблюдаемый промежуток времени. Однако короткий ряд наблюдений позволяет говорить о подобной зависимости лишь в предполагаемой форме. Требуется дальнейшие более длительные наблюдения.

Заключение

Новый инвазивный для Чёрного моря вид копепод *P. marinus* успешно размножается в условиях черноморского побережья. Ранние стадии его развития (науплиусы I–VI и копеподиты CI) встречаются с сентября по начало декабря. Максимальная численность наблюдалась в 2018 г. на 3-м году после его первичного обнаружения. Одним из ведущих

факторов, обуславливающих межгодовые колебания его численности, может являться температура. Для выявления дальнейших изменений численности популяции вселенца и основных факторов, определяющих интенсивность инвазии, а также вероятного «захвата» новых акваторий Чёрного моря требуются дальнейшие исследования.

Год	Сумма сезонной температуры ≥ 20 °C	Численность, экз. м ⁻³
2016	3222.4°	659
2017	2903.2°	234
2018	3324.8°	1692

факторов, обуславливающих межгодовые колебания его численности, может являться температура. Для выявления дальнейших изменений численности популяции вселенца и основных факторов, определяющих интенсивность инвазии, а также вероятного «захвата» новых акваторий Чёрного моря требуются дальнейшие исследования.

Благодарности

Выражаем глубокую благодарность Прусовой И.Ю. за изготовление фотографий возрастных стадий *P. marinus*, Холодову В.В., обеспечившему регулярный сбор проб, и Попову М.А., предоставившему нам данные по температуре воды прибрежной зоны за 2018 г.

Финансирование работы

Работа выполнена по госбюджетным темам ФИЦ ИнБЮМ РАН «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (гос. рег. № ААА-А-18-118021490093-4) и «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (гос. рег. № АААА-18-118020890074-2).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими

принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Карта тёплой воды в Чёрном море. 2019 (Электронный ресурс) // (<https://watsen.info>). Проверено 15.02.2019.
- Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепоид мирового океана. Киев: Наукова думка, 1985. 238 с.
- Brylinski J.-M., Antajan E., Raud Th., Vincent D. First record of the Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the southern bight of the North Sea along the coast of France // *Aquatic Invasions*. 2012. Vol. 7, Is. 4. P. 577–584.
- Deschutter Y., Vergara G., Mortelmans J., Deneudt K., De Schamphelaere K., De Troch M.. Distribution of the invasive calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* (Sato, 1913) in the Belgian part of the North Sea // *Bio Invasions Records*. 2018. Vol. 7, Issue 1. P. 33–41.
- Garbasey O.A., Popova E.V., Gubanov A.D., Altukhov D.A. First record of the occurrence of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the Black Sea (Sevastopol Bay) // *Marine Biological Journal*. 2016. Vol. 1, No. 4. P. 78–80.
- ICES Zooplankton methodology manual / Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M. (Eds). Bodmin; Cornwall: Academic Press, 2000. 684 p.
- Jha U., Jetter A., Lindley J.A., Postel L., Wootton M. Extension of distribution of *Pseudodiaptomus marinus*, an introduced copepod, in the North Sea // *Marine Biodiversity*. 2013. Records 6: e53. <https://doi.org/10.1017/S1755267213000286>.
- Liang D., Uye S. Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. IV. *Pseudodiaptomus marinus*, the egg-carrying calanoid // *Marine Biology*. 1997. Vol. 128. P. 415–421.
- Lučić D., Mozetič P., Francé J., Lučić P., Lipej L. Additional record of the non-indigenous copepod *Pseudodiaptomus marinus* (Sato, 1913) in the Adriatic Sea // *Acta Adriatica*. 2015. Vol. 56. P. 275–282.
- Ohtsuka S., Shimono T., Hanyuda T. et al. Possible origins of planktonic copepods, *Pseudodiaptomus marinus* (Crustacea: Copepoda: Calanoida), introduced from East Asia to the San Francisco Estuary based on a molecular analysis // *Aquatic Invasions*. 2018. Vol. 13, Is. 2. P. 221–230.
- Olazabal A. De, Tirelli V. First record of the egg-carrying calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the Adriatic Sea // *Marine Biodiversity Records*. 2011. 4. <https://doi.org/10.1017/S1755267211000935>.
- Sabia L., Uttieri M., Pansera M., Souissi S., Schmitt F.G., Zagami G., Zambianchi E. First observations on the swimming behaviour of *Pseudodiaptomus marinus* from lake Faro // *Biologia Marina Mediterranea*. 2012. Vol. 19(1). P. 240–241.
- Sabia L., Zagami G., Mazzocchi MG, Zambianchi E, Uttieri M. Spreading factors of a globally invading coastal copepod // *Mediterranean Marine Science*. 2015. Vol. 16. P. 460–471.
- Seregin S.A., Popova E.V. Long-term dynamics of abundance of the copepod-invader, *Oithona davisae*, in the coastal waters of the Black Sea // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7(4). P. 374–382.
- Srinui K., Nishida S., Ohtsuka S. A new species of *Pseudodiaptomus* (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Pseudodiaptomidae) from the Prase River Estuary, Gulf of Thailand // *Zookeys*. 2013. Vol. 338. P. 39–54.
- Uriarte I., Villate F., Iriarte A. Zooplankton recolonization of the inner Estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species // *Journal Plankton Research*. 2016. Vol. 38(3). P. 718–731.
- Uye S., Iwai Y., Kasahara S. Growth and production of the inshore marine copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the central part of the Inland Sea of Japan // *Marine Biology*. 1983. Vol. 73. P. 91–98.
- Uye S., Kasahara S. Grazing of various developmental stages of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) on natural occurring Particles // *Bulletin of the Plankton Society of Japan*. 1983. Vol. 30(2). P. 147–158.
- Walter T.C. New and poorly known Indo-Pacific species of *Pseudodiaptomus* (Copepoda: Calanoida), with a key to the species groups // *Journal of Plankton Research*. 1986. Vol. 8(1). P. 129–168.

***PSEUDODIAPTOMUS MARINUS* SATO, 1913 – A NEW SPECIES OF INVASIVE COPEPOD IN THE BLACK SEA: THE FIRST RESULTS OF INVASIA**

© 2019 Seregin S.A.*, Popova E.V.**

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

e-mail: *serg-seryogin@yandex.ru; **el-popova@yandex.ru

The data of 3-year observations of the abundance dynamics of micro-planktonic fraction of *Pseudodiaptomus marinus* – a new alien copepod for the Black Sea – are presented. Seasonally the first juvenile stages of the species appear in the Sevastopol coastal waters in September. The maximum values were reached at different times: from the end of September to the end of November. Then abundance quickly drops. The presence of nauplius and copepodites in plankton suggests that the new species of copepods successfully reproduces in the Black Sea coastal waters. The total abundance of the invasive species is characterized by low values, which do not exceed in maxima 10 thousand. ind. per m⁻³. The temperature is assumed to be one of the main factors in the regulation of inter-annual variability in the abundance of the invasive species.

Keywords: *Pseudodiaptomus marinus*, alien copepod, microfraction, abundance, the Black Sea

***TUSSILAGO FARFARA* L. (ASTERACEAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

© 2019 Федина Л.А.^{а,*}, Куприн А.В.^{а, b,**}, Огородников Е.М.^а

^а Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия;

^б Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва 117485, Россия;
e-mail: *triton.54@mail.ru; **kyprins@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2018. После доработки 19.10.2019. Принята к публикации 11.11.2019.

В работе приведены сведения по распространению мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.) на юге Приморского края (Дальний Восток России). Установлено, что в районе исследования вид массово встречается вдоль обочин автомобильных дорог и заселяет антропогенные ландшафты (огороды, заброшенные поля, пустыри в городах и посёлках), отмечен единичный случай внедрения в лесной биоценоз на территории Уссурийского заповедника. По степени натурализации вид можно отнести к эпекофитам, самовозобновляющемуся и натурализовавшемуся только среди антропогенной растительности в нарушенных и искусственных местообитаниях. Необходимо продолжить наблюдения за его распространением в регионе для предупреждения вселения в естественные биоценозы.

Ключевые слова. *Tussilago farfara*, распространение, Дальний Восток, Приморский край, Уссурийский заповедник.

Введение

Проблема биологических инвазий чужеродных видов растений становится всё более актуальной, так как их внедрение угрожает региональному биоразнообразию, приводит к флористическому загрязнению и изменению естественных (природных) экосистем [Richardson et al., 2000; Richardson, Pyšek, 2012; Дронин, 2017].

На российском Дальнем Востоке появление и распространение чужеродных видов растений началось в XIX в. и обусловлено интенсивным его освоением, обустройством крупных городов, развитием сельского хозяйства, озеленением населённых пунктов, строительством железнодорожных и автомобильных магистралей и пр.

В настоящее время в Приморском крае, особенно в южной его части, происходит процесс расселения чужеродных и потенциально инвазионных видов растений, это связано с коренным преобразованием природных экосистем в результате антропогенного воздействия и

катастрофических пожаров [Антонова, 2009; Кожевников, Кожевникова, 2011; Коляда, Коляда, 2017а, 2017б; Kolyada, Kolyada, 2018]. Наряду с инвазионными растениями в регионе отмечены случаи вселения и сопряжённых с ними насекомых [Kuprin et al., 2018; Коляда, Коляда, 2019].

Настоящая работа посвящена изучению расселения на территории Приморского края мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*), широко распространённой в умеренных районах Евразии, в Северной Африке, Западной и Восточной Сибири, на Кавказе, в Закавказье, Центральной Азии, Турции, Восточном Китае, Японии, на Корейском полуострове и в Северной Америке. [Сосудистые..., 1992]. В последние годы мать-и-мачеха обыкновенная интенсивно расселяется на юге Приморского края [Флора..., 2006; Кожевников, Кожевникова, 2011].

Цель работы – изучить распространение мать-и-мачехи на территории Приморского края и выявить степень её натурализации в регионе.

Материал и методика исследований

Полевые исследования проведены в 2015–2018 гг. традиционным маршрутно-рекогносцировочным способом. Было обследовано более 100 населённых пунктов в 11 административных районах Приморского края. Дополнительно исследованы гербарные сборы, хранящиеся в ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток (VLA). Места сбора материала картировали GPS-навигатором (Garmin 60-CX), карта распространения построена в программе ArcView GIS, версии 3.2. Степень натурализации мать-и-мачеха в естественные и нарушенные фитоценозы оценивали по работе Ю.К. Виноградовой с соавторами [Виноградова и др., 2014].

Результаты и обсуждение

В Приморском крае мать-и-мачеха отмечена в 13 населённых пунктах или их окрестностях, а также в Уссурийском заповеднике (ныне филиал ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) (рис.), краткая характеристика некоторых ценопопуляций этого растения приведена в таблице.

Впервые мать-и-мачеха была приведена в работе Д.П. Воробьёва [1954] для станции Океанская (г. Владивосток), в качестве одного из чужеродных видов, «прочно внедрившихся в местную флору». В статье Т.И. Нечаевой [1984], посвященной адвентивной флоре Приморского края, данный вид не указывается, по-видимому, был пропущен, так как ранее имеются сведения о его единичных находках на ст. Океанская в 1962 г. [Воробьёв, 1982; Ворошилов, 1982]. Эти данные подтверждаются гербарными сборами, хранящимися в гербарии ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (VLA). Таким образом, инициальной популяцией можно считать ценопопуляции со станции Океанской. В настоящее время найдено 19 мест произрастания мать-и-мачеха в Приморском крае. Наиболее интенсивно она распространилась в городской среде (г. Владивосток) и занимает открытые, хорошо освещённые местообитания (пустыри, клумбы у автобусных остановок, автомобильные насыпи и др.). За 50-летний период вид распространился более чем на 100 км на север (от инициальной популяции) до

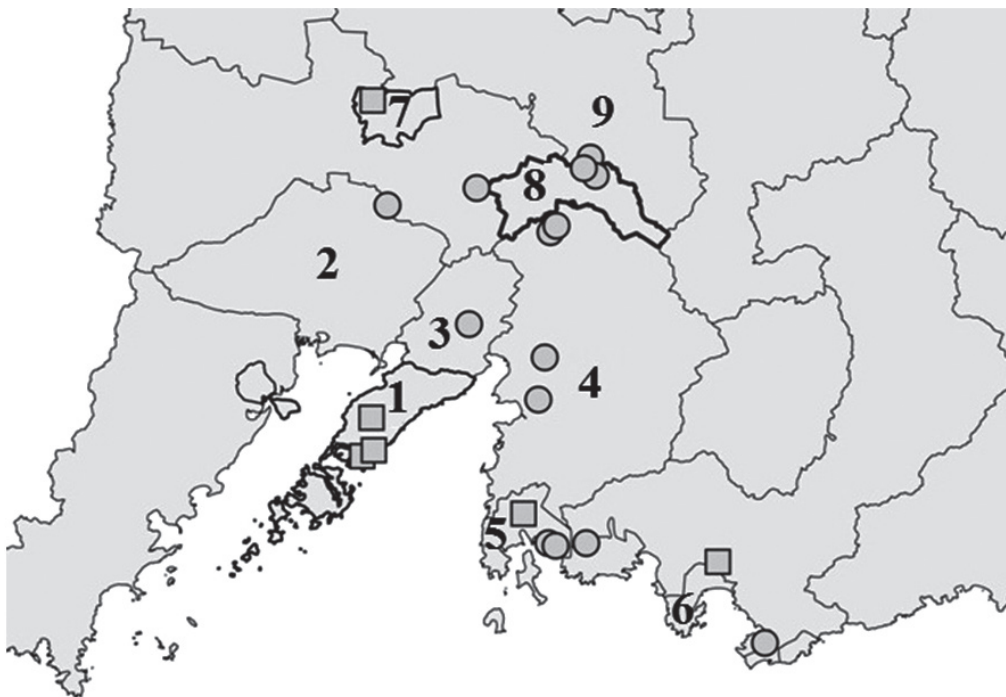


Рис. Места находок *T. farfara* в Приморском крае (квадратом обозначены места находок в границах населённых пунктов, а кругом – вне населённых пунктов). 1 – г. Владивосток, 2 – Надеждинский район, 3 – Артёмовский городской округ, 4 – Шкотовский район, 5 – г. Фокино, 6 – г. Находка, 7 – г. Уссурийск, 8 – Уссурийский заповедник, 9 – Михайловский район.

Таблица. Находки и характеристика ценопопуляций *T. farfara* в Приморском крае

№ п/п	Населённый пункт, район	Координаты	Примечание
1	г. Владивосток	43°06' с. ш., 131°59' в. д.	Многочисленные группировки сосредоточены вдоль федеральной автотрассы Де-Фриз – Патрокл – о. Русский по обеим сторонам автомобильной магистрали, расселены вглубь до 15 м и более по каменистым склонам.
2	Там же, микрорайон Снеговая Падь	43°09' с. ш., 131°59' в. д.	На пустыре одиночные растения отмечены вместе с <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. и <i>Acer negundo</i> L.
3	Там же, микрорайон Патрокл, Краевой перинатальный центр	43°05' с. ш., 131°57' в. д.	Вдоль дороги к новостройкам, напротив центра.
4	Там же, о. Русский,	43°02' с. ш., 131°53' в. д.	Вдоль автотрассы Де-Фриз – Патрокл – о. Русский, недалеко от АЗС.
5	Там же, ул. Калинина	43°06' с. ш., 131°53' в. д.	Вдоль автотрассы Золотой мост – о. Русский, у автобусной остановки.
6	Там же, бухта Горностай	43°06' с. ш., 131°59' в. д.	Вдоль автотрассы Де-Фриз – Патрокл – о. Русский, отмечены вместе с <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.
7	п. Артёмовский, Артёмовский городской округ	43°21' с. ш., 132°06' в. д.	Кюветы поселковых дорог и газоны.
8	п. Шкотово, Шкотовский район	43°19' с. ш., 132°22' в. д.	Вдоль трассы А-188 «Находка» и поселковых дорог.
9	с. Романовка, Шкотовский район	43°13' с. ш., 132°27' в. д.	Вдоль поселковых дорог.
10	с. Домашино, Шкотовский район	42°54' с. ш., 132°29' в. д.	Каменистая насыпь возле дороги.
11	с. Смоляниново, Шкотовский район	43°18' с. ш., 132°26' в. д.	Вдоль трассы А-188 «Находка».
12	с. Душкино, Находкинский городской округ	42°55' с. ш., 132°34' в. д.	Насыпь у трассы А-188 «Находка»
13	г. Находка	42°50' с. ш., 132°54' в. д.	У Торгового Центра.
14	г. Фокино	42°50' с. ш., 132°24' в. д.	Вдоль песчаных и глиняных карьеров возле пляжей «Песочница» и «Тихоокеанская гавань». Многочисленная популяция отмечена на опушке дубового леса у АЗС на подъезде к городу.
15	Михайловский район	43°44' с. ш., 132°33' в. д.	По кюветам шоссейной дороги Шкотово – Реттиховка.
16	с. Каймановка, Уссурийский городской округ	43°39' с. ш., 132°14' в. д.	На обочине объездной дороги Уссурийск – Каймановка
17	г. Уссурийск	43°50' с. ш., 131°56' в. д.	Отмечена по улицам Беляева, Фадеева возле частных домовладений в сообществе с <i>Chelidonium asiaticum</i> (Hara) Krachulkova, <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke, <i>Linaria vulgaris</i> Mill., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski.
18	Уссурийский заповедник, Суворовское лесничество, Шкотовский район	43°41' с. ш., 132°03' в. д.	На каменистой осыпи, образовавшейся в результате обрушения скалы в 2013 г.
19	п. Врангель, Находкинский городской округ	42°43' с. ш., 133°05' в. д.	Гербарий VLA.

г. Уссурийска, на северо-восток более 120 км в Михайловский район, на восток более 200 км до п. Врангель (Находкинский ГО) (рис., табл.).

В 2015 г. на территории Уссурийского заповедника единичные экземпляры *T. farfara* впервые отмечены в верхнем течении р. Артёмовка (Суворовское лесничество) на каменистой осыпи. Осыпь образовалась в 2013 г. в результате обрушения части сопки (300×120 м), покрытой коренным хвойно-широколиственным лесом [Федина, 2018]. На осыпи сохранились отдельные, повреждённые деревья и кустарники: *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., *Abies holophylla* Maxim., *Sambucus racemosa* L., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Acer barbinerve* Maxim., *A. mono* Maxim. Значительную площадь занимает *Aralia elata* (Miq.) Seem., а также травянистые виды: *Oxalis acetosella* L., *Viola collina* Bess., *Chelidonium asiaticum* (Hara) Krachulkova, участок окружён коренным хвойно-широколиственным лесом.

В 2016 г. численность мать-и-мачехи в данном местообитании (S=3.6 га) составила несколько десятков цветущих и плодоносящих особей. В начале мая 2017 г. вся осыпь была занята многочисленными (до 50 экземпляров) разрозненными группировками, а в 2018 г. они трансформировались в сплошной покров. Численность ценопопуляции составила более 600 экземпляров.

Таким образом, в период 2015–2018 гг. *T. farfara* активно распространилась по осыпи и заняла площадь около 0.1 га. Расселение вида под полог коренного леса не зафиксировано, так как общая сомкнутость крон древостоя была очень высокой – 0.8. Поэтому по степени натурализации вид можно отнести к эпекофитам (по классификации Ю.К. Виноградовой с коллегами [2014]).

Заключение

Таким образом, в Приморском крае *T. farfara* активно распространяется по антропогенно-нарушенным территориям (обочины автомобильных дорог, заброшенные поля и луга, городские парки и скверы, строительные карьеры и т. д.) и отмечена во Владивостокском,

Артёмовском, Находкинском и Уссурийском городских округах, в г. Фокино, Шкотовском, Надеждинском и Михайловском районах Приморского края. Самовозобновление вида происходит только среди антропогенной растительности и в искусственных местообитаниях, отмечен случай самовозобновления среди естественной растительности на ООПТ (Уссурийский заповедник), поэтому необходимо продолжить наблюдения за его распространением в регионе для предупреждения масштабного вселения в естественные биоценозы.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность администрации Уссурийского заповедника и сотрудникам отдела охраны за помощь в проведении полевых исследований и сборе материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственных заданий № АААА-А17-117062710084-7 и № АААА-А18-118052400130-7.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Антонова Л.А. Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток; Хабаровск: ДВО РАН, 2009. 93 с.;
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды семейства Бобовых. Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Воробьёв Д.П. К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае // Комаровские чтения. 1954. Вып. 4. С.3–22.
- Воробьёв Д.П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 254 с.
- Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

- Дронин Г.В. Инвазионные виды растений в бассейне реки Сызранки // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 98–102.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры // Комаровские чтения. 2011. Вып. 58. С. 5–36.
- Коляда Н.А., Коляда А.С. *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae Lindl.) на юге Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2017а. № 2. С. 14–19.
- Коляда Н.А., Коляда А.С. Встречаемость потенциально инвазионного вида клёна негундо (*Acer negundo* L.) на юге Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2017б. № 4. С. 51–55.
- Коляда Н.А., Коляда А.С. Находки на *Amorpha fruticosa* L. (Приморский край) инвазионного вида *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 61–65.
- Нечаева Т.И. Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. 1984. Вып. 31. С. 46–99.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. 428 с.
- Федина Л.А. Заносный вид *Tussilago farfara* (*Asteraceae*) в Уссурийском заповеднике (Приморский край) // Ботанический журнал. 2018. Т. 103 (7). С. 919–922.
- Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996) / Отв. ред. А.Е. Кожевников, Н.С. Пробатова. Владивосток: Дальнаука, 2006. 456 с.
- Kolyada N.A., Kolyada A.S. Occurrence of *Amorpha fruticosa* L. in the south of the Russian Far East // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9. Issue 1. P. 53–56.
- Kuprin A.V., Kolyada N.A., Kasatkin D.G. New invasive species *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera: Bruchidae) in the fauna of the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. 2018. No. 360. P. 25–28.
- Richardson D.M., Pyšek P. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns // New Phytologist. 2012. Vol. 196. P. 383–396.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Dane P.F., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distributions. 2000. No. 6. P. 93–107.

TUSSILAGO FARFARA (ASTERACEAE) IN THE SOUTH OF THE FAR EAST OF RUSSIA

© 2019 Fedina L.A.^{a,*}, Kuprin A.V.^{a,b,**}, Ogorodnikov E.M.^a

^a Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia;

^b Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117485, Russia;
e-mail: * triton.54@mail.ru; ** kyprins@mail.ru

The paper provides information on the distribution of coltsfoot (*Tussilago farfara* L.) in the south of Primorsky Krai (the Russian Far East). It is established that in the study area the species is massively found along the roadsides and inhabits anthropogenic landscapes (gardens, abandoned fields, wastelands in cities and towns), and a single case of introduction into the forest biocenose on the territory of the Ussuri Nature Reserve is noted. According to the degree of naturalization, the species can be attributed to epiphytes, the self-renewal and naturalization of which is possible only among anthropogenic vegetation in disturbed and artificial habitats. It is necessary to continue monitoring of its distribution in the region to prevent the introduction into natural biocenoses.

Key words: *Tussilago farfara*, distribution, the Far East, Primorskii Krai, Ussuri Nature Reserve.

ЭКСПАНСИЯ БОЛЬШОГО БАКЛАНА (*PHALACROCORAX CARBO* L. 1758) НА СЕВЕРО- ЗАПАДЕ РОССИИ КАК ВОЗМОЖНОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПАРАЗИТОВ

© 2019 Яковлева Г.А., Артемьев А.В., Лебедева Д.И.

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»,
Петрозаводск 185910, Россия;
e-mail: galina_il87@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.2019. После доработки 22.10.2019. Принята к публикации 14.11.2019.

Получены первые данные по фауне гельминтов большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) на побережье Ладожского озера. Паразитофауна большого баклана обусловлена питанием рыбой и представлена 3 группами: Cestoda (2 вида), Trematoda (2 вида) и Nematoda (1 вид). Четыре вида (*Petasiger phalacrocoracis* (Yamaguti, 1939), *Petasiger radiatus* (Dujardin, 1845), *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819), *Contracaecum rudolphii* (Hartwich, 1964)) отмечены на территории Карелии впервые. В связи с активным расселением и увеличением численности большого баклана на территории Карелии есть вероятность пополнения гельминтофауны новыми видами, в том числе теми, которые имеют эпизоотологическое значение.

Ключевые слова: большой баклан, *Phalacrocorax carbo*, паразиты, Ладожское озеро.

Введение

Большой баклан *Phalacrocorax carbo* – массовый колониальный вид птиц-ихтиофагов, широко распространённый в Европе [Луговой, 2011; Moravec, Scholz, 2016]. Ареал большого баклана охватывает значительную часть Палеарктики, и в последние 50 лет быстро расширяется в северо-восточном направлении за счёт существенного роста численности европейской популяции птиц материкового подвида *Ph. c. sinensis* Shaw et Nodder, 1801 [Bregnballe et al., 2014].

До недавнего времени в пределах Республики Карелия большие бакланы гнездились лишь на нескольких островах Белого моря и изредка встречались на пролёте на крупных внутренних водоёмах, хотя в начале XX в. (1908–1910 и 1919–1924 гг.) их небольшая колония существовала и в северо-западной части Ладожского оз. [Зимин и др., 1993]. В исторически обозримый период времени бело-

морская популяция, представленная птицами атлантического подвида *Ph. c. carbo* Linnaeus, 1758, претерпела относительно небольшие изменения: в 1980-х гг. она предположительно насчитывала несколько десятков пар, к концу 1990-х гг. выросла до 350–400 гнездящихся пар, но к 2011 г. сократилась до 150 пар [Черенков и др., 2014].

Птицы материкового подвида (*Phalacrocorax carbo sinensis*) с 1990-х гг. начали активно расселяться на восток по акватории Балтийского моря, и в 1994 г. были впервые отмечены на гнездовании в Ленинградской обл. [Гагинская, 1995]. В последующие 20 лет численность бакланов на островах Финского залива выросла до 5–6 тыс. гнездящихся пар, а во второй половине лета, с учётом не размножающихся птиц стала достигать 50 тыс. особей [Носков и др., 2016]. Участились залёты птиц на внутренние водоёмы региона, в том числе и на озёра Карелии [Гагинская, Рычкова, 2011; Лапшин, 2015]. В последнее время неполовозрелые

бакланы ежегодно встречались на Ладожском оз., а на Онежском оз. в 2017 г. была обнаружена небольшая колония этих птиц [Хохлова, Ювасте, 2017].

Таким образом, в регионе происходит успешная экспансия представителей материкового подвида на новые, ранее не освоенные им территории, что может нести потенциальную опасность для биоты, в том числе и связанную с переносом птицами паразитов. Для больших бакланов северо-запада России характерны сезонные миграции дальностью до 2–3 тыс. км, в ходе которых они встречаются на многих морских и пресных водоёмах Европы, а некоторые особи достигают средиземноморского побережья Африки [Носков и др., 2016]. Столь широкие масштабы перемещений способствуют расселению паразитов и переносу их на значительные расстояния. В ходе наших исследований предпринята попытка оценить фауну гельминтов большого баклана на побережье Ладожского оз.

Материал и методы

Методом полного гельминтологического вскрытия исследована 1 особь большого баклана, извлечённая из сетей в августе 2015 г. в акватории Ладожского оз. (Олонецкий район). Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала выполнялась по стандартным методикам [Дубинина, 1971]. Идентификация гельминтов проводилась на основе ключей и оригинальных описаний [Варуш et al., 1978; Определитель трематод..., 1985, 1986; Ryzhikov et al., 1985; Сонин, Баруш, 1996]. При определении паразитов использовали оборудование Центра коллективного

пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (микроскоп Olympus CX-41).

Исследованная особь была первого года жизни. Дополнительно нами было изучено питание баклана путём анализа содержимого желудочно-кишечного тракта.

Результаты и обсуждение

У большого баклана из акватории Ладожского оз. отмечено 5 видов паразитов трёх систематических групп: Trematoda – 2, Cestoda – 2, Nematoda – 1 (таблица). Четыре из 5 видов паразитов, за исключением *Ligula intestinalis*, впервые отмечены на территории Карелии. Из объектов питания в содержимом пищевода и желудка исследованной особи найдена рыба: два частично переваренных окуня.

Наибольшие показатели заражённости отмечены для двух видов: трематоды *Petasisger phalacrocoracis* и нематоды *Contracaecum rudolphii* (таблица). Трематоды *P. phalacrocoracis*, специфичные паразиты бакланов [Определитель трематод..., 1985], обнаружены в тонком кишечнике половозрелыми. Цикл развития этого вида связан с рыбами сем. Cyprinidae в качестве вторых промежуточных хозяев [Molnár et al., 2015].

Нематоды *Contracaecum rudolphii* обнаружены в большом количестве в пищеводе и желудке баклана (таблица). Часть из них была отмечена на поверхности тела двух съеденных окуней, которых, видимо, птица недавно проглотила. Первыми промежуточными хозяевами этого вида служат различные виды пресноводных и морских копепод

Таблица. Гельминты желудочно-кишечного тракта большого баклана акватории Ладожского озера

Группа паразитов	Вид паразита	Число гельминтов	Локализация в теле хозяина
Cestoda	<i>Paradilepis scolecina</i> (Rudolphi, 1819)	10	12-перстная кишка
	<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758)	4	тонкий кишечник
Trematoda	<i>Petasisger radiatus</i> (Dujardin, 1845)	8	тонкий кишечник
	<i>Petasisger phalacrocoracis</i> (Yamaguti, 1939)	358	12-перстная кишка
Nematoda	<i>Contracaecum rudolphii</i> (Hartwich, 1964)	232	пищевод, желудок

и амфипод, а вторыми – личинки стрекоз и рыбы [Мозговой и др., 1965, 1968; Huizinga, 1966; Смогоржевская, 1976]. Вид *C. rudolphii* является широко распространённым паразитом рыбоядных птиц [Huizinga, 1971; Kuiken et al., 1999; Nottenkämper et al., 1999; Abollo et al., 2001; Torres et al., 2005; Amato et al., 2006].

В тонком кишечнике баклана обнаружены трематоды *Petasiger radiatus* и два вида цестод – *Paradilepis scolecina* и *Ligula intestinalis*. Половозрелые трематоды *P. radiatus* были немногочисленны (таблица). Это широко распространённый вид паразитов, наиболее специфичен для бакланов, но может встречаться и у других рыбоядных птиц [Определитель трематод..., 1985]. Жизненный цикл *P. radiatus* связан с пресноводными моллюсками, в качестве первых промежуточных хозяев, и различными видами рыб – вторых промежуточных хозяев [Kiseliene, 1969; Arystanov, 1980; Nasincova et al., 1993; Faltýnková et al., 2007; Tkach et al., 2016].

В тонком кишечнике баклана обнаружены сколексы цестод *P. scolecina*. Согласно литературным данным, *P. scolecina* – это специфичный паразит больших бакланов [Scholz, 1989; Murai et al., 1996–1997; Scholz et al., 2004], но может отмечаться и у других видов рыбоядных птиц [Dziekońska-Rynko, Dzika, 2011]. Главным источником заражения этими цестодами являются карповые рыбы [Scholz et al., 2004], которые входят в основной рацион питания больших бакланов [Dziekońska-Rynko, Dzika, 2011].

Вид *Ligula intestinalis* встречается у широкого круга рыбоядных птиц [Ryzhikov et al., 1985]. Плероцеркоиды *L. intestinalis* отмечены у рыб Ладожского оз. [Румянцев, Иешко, 1997]. Первыми промежуточными хозяевами служат веслоногие раки, вторыми – различные виды рыб, в основном карповые [Dubinina, 1980; Дубинина, 1987; Moravec, 2001]. Рацион питания большого баклана включает различные виды рыб, основу составляют карповые и окуневые [Prejs, 1978; Martyniak et al., 1997; Mellin, Krupa, 1997].

Все обнаруженные нами виды гельминтов развиваются с участием в их жизненных

циклах рыб в качестве вторых промежуточных хозяев [Baruš et al., 1978; Определитель трематод..., 1985, 1986; Ryzhikov et al., 1985; Сонин, Баруш, 1996]. Среди них есть виды, личинки которых способны вызвать заболевания и патологию у рыб. Так, например, нематода *C. rudolphii* способна снижать товарные качества рыбы, а также представляет опасность для здоровья человека (тяжёлые кишечные расстройства) [Ashford, Crewe, 2003; Гаевская, 2005]. Патологию рыб могут также вызывать личинки *Paradilepis scolecina* – они локализируются в желчном пузыре, печени и стенке кишечника [Karstad et al., 1982]. Ремнецы *L. intestinalis* могут вызвать эпизоотии, которые сопровождаются гибелью множества рыб [Дубинина, 1966].

Говорить о богатстве или бедности паразитофауны исследованной нами особи большого баклана сложно, так как изучен лишь единичный экземпляр. У большого баклана на территории Палеарктики зарегистрировано 78 видов гельминтов: 45 видов трематод, 23 вида нематод, 6 видов цестод, 4 вида акантоцефал [Некрасов, 2000; Корнюшин, 2008; Чайка, 2017]. Значительная часть видов из них паразитирует и у других рыбоядных птиц. Все виды гельминтов большого баклана, отмеченные в нашем исследовании, встречаются в разных точках Европы. Они являются убиквистами и отмечаются как в местах зимовок, так и на гнездовье [Baruš et al., 1978; Определитель трематод..., 1985, 1986; Ryzhikov et al., 1985; Корнюшин, 2008]. Основные места зимовки птиц, обитающих на северо-западе России (на Мурмане, в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря), расположены на Балтийском море [Скокова, 1978; Bianki et al., 2014]. Полученные паразитологические данные в полной мере согласуются с литературными данными по находкам видов на территории Европы. У исследованных больших бакланов в Калининградской обл. (Куршская коса), бассейне оз. Байкал, в Украине, Польше фауна паразитов имеет сходные для Карелии виды [Смогоржевская, 1976; Некрасов, 2000; Чайка, 2017; Scholz et al., 2004; Корнюшин, 2008; Чукалова, 2008; Švažas et al., 2011; Kanarek, Zalesny

2014]. Обсуждение обнаружения небольшого числа видов гельминтов преждевременно, так как нами обследована одна особь большого баклана.

Исходя из сведений о жизненных циклах, отмеченных у баклана паразитов, можно заметить, что на территории Карелии складываются благоприятные условия для их развития. Многие виды гидробионтов (карповые и окуневые рыбы, моллюски рода *Lymnaea* и др.), выступающих в роли промежуточных хозяев, отмечены не только в Ладожском оз., но и во всех пресноводных водоёмах.

Полученные данные по паразитам большого баклана позволили дополнить характеристику гельминтофауны птиц на территории Карелии, в том числе её эпизоотический статус. Для более полного представления о составе паразитов и количественных показателях заражённости бакланов, как и других видов птиц, необходимо продолжать исследования, используя каждую возможность в получении материала.

Финансирование работы

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ 0218-2019-0075 и № 0218-2019-0080).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Гагинская А.Р. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* – гнездящийся вид Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 1995. Т. 4, вып. 3/4. С. 93–96.

Гагинская А.Р., Рычкова А.Л. Сезонное распределение бакланов-первогодков *Phalacrocorax carbo sinensis* из гнездовых колоний российской части Финского

залива (по данным кольцевания) // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, вып. 633. С. 319–326.

Гаевская А.В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. 223 с.

Дубинина М.Н. Ремнецы Cestoda: Ligulidae фауны СССР. Л.: 1966. 268 с.

Дубинина М.Н. Паразитологическое исследование птиц. Л.: Наука, 1971. 139 с.

Дубинина М.Н. Класс ленточные черви – Cestoda // В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Л. С. 5–76.

Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. 220 с.

Корнюшин В.В. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo* L.) как потенциальный источник распространения гельминтозов рыб, охотничье-промысловых и домашних птиц // Сборник трудов Азово-Черноморской орнитологической станции, 2008. Вып. 11. С. 202–203.

Лапшин Н.В. О большом баклане *Phalacrocorax carbo* в южной Карелии // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, вып. 1149. С. 1919–1925.

Луговой А.Е. Большой баклан – *Phalacrocorax carbo* Linnaeus, 1758 // В кн.: Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные, аистообразные, фламингообразные. М., 2011. С. 54–82.

Мозговой А.А., Семёнова М.К., Шахматова В.И. Цикл развития *Contracaecum microcephalum* (Ascaridata: Anisakidae) – нематоды водоплавающих птиц // В сб.: Матер. БОГ. М., 1965. Ч. 1. С. 154–159.

Мозговой А.А., Семёнова М.К., Шахматова В.И. Жизненный цикл *Contracaecum microcephalum* (Ascaridata: Anisakidae) – паразита рыбоядных птиц // В кн.: Работы по гельминтологии, посвящённые 90-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина. М.: Изд-во АН СССР, 1968. С. 262–272.

Некрасов А.В. Гельминты диких птиц бассейна озера Байкал. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2000. 56 с.

Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Изд-во АНО ЛА «Профессионал», 2016. 656 с.

Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (брахилаймиды, клиностомиды, циклоцелиды, фасциолиты, нотокотилиды, плагиорхиды, шистосоматиды). М.: Наука, 1985. 256 с.

Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (описторхиды, рениколиты, стригеиды). М.: Наука, 1986. 216 с.

Румянцев Е.А., Иешко Е.П. Паразиты рыб водоёмов Карелии: Систематический каталог. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 120 с.

Скокова Н.Н. Атлантический большой баклан – *Phalacrocorax carbo carbo* L. // В кн.: Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Гагарообразные – аистообразные. М.: Наука, 1978. С. 68–70.

- Смогоржевская Л.А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев: Наукова Думка, 1976. 416 с.
- Сонин М.Д., Баруш В. Нематоды диких куриных птиц Палеарктики. 1996. М. 177 с.
- Хохлова Т.Ю., Ювасте Р. Первая находка гнездовой больших бакланов *Phalacrocorax carbo* на Онежском озере // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26, вып. 1540. С. 5313–5316.
- Чайка К.В. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo* L.) в регуляции биоресурсов экосистемы Куршского залива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.14 / К.В. Чайка; ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет имени И. Канта». Калининград, 2017. 23 с.
- Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М. Птицы Соловецких островов и Онежского залива Белого моря: Материалы и исследования (1983–2013 гг.). Архангельск, 2014. 384 с.
- Чукалова Н.Н. Первый случай обнаружения личинки *Paradilepis scolecina* (Cestoda: Dilepididae) и *Contraecaecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) в Куршском заливе Балтийского моря // Паразитология. 2008. Т. 42. № 6. С. 533–536.
- Abollo E., Gestal C., Pascual S. Anisakid infection in the European shag *Phalacrocorax aristotelis aristotelis* // Journal of Helminthology. 2001. Vol. 75. P. 209–214.
- Amato J.F.S., Monteiro C.M., Amato S.B. *Contraecaecum rudolphii* Hartwich (Nematoda, Anisakidae) from the Neotropical cormorant, *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin) (Aves, Phalacrocoracidae) in southern Brazil // Revista Brasileira de Zoologia. 2006. Vol. 23. P. 1284–1289.
- Arystanov EA. Trematodes of molluscs in the Dautkul' reservoir and the biology of *Paryphostomum radiatum* (Dujardin, 1845) Dietz. 1909 (Trematoda: Echinostomidae) in the Amudar'ya delta (USSR) // В сб.: Паразиты рыб и водных беспозвоночных низовья Амударьи. 1980. С. 106–127.
- Ashford R.W., Crewe W. The Parasites of *Homo sapiens*. An Annotated Checklist of the Protozoa, Helminths and Arthropods for Which We Are Home. Second Edition. London and New York, 2003. 152 pp.
- Baruš V., Sergeeva T.P., Sonin M.D., Ryzhikov K.M. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region. I. Nematoda. Moscow/Prague: Academia Praha, 1978. 319 p.
- Bianki V., Boyko N.S., Kharitonova I. Status of the breeding population of Great Cormorants in Kandalaksha Bay (White Sea) in Russia in 2012 and 2013 // In: Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic, 2012–2013. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. Scientific report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University, 2014. Vol. 99. P. 178–181.
- Bregnballe T., Lynch J., Parz-Gollner R., Marion L., Volponi S., Paquet J.-Y., Carss D.N., van Eerden M.R. (eds.). Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic, 2012–2013 // IUCN – Wetlands International Cormorant Research Group Report. Scientific Report from Danish Centre for Environment and Energy. 2014. No. 99. 224 p.
- Dubinina M.N. Tapeworms (Cestoda, Ligulidae) of the Fauna of the USSR. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, 1980. 320 pp.
- Dziekonska-Rynko J., Dzika E. The tapeworm *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda: Cyclophyllidae) invasion in Great Cormorant [*Phalacrocorax carbo sinensis* (Blumenbach, 1798)] from the breeding colony in Lake Selment Wielki (northern Poland) // Helminthologia. 2011. Vol. 48. P. 23–28.
- Faltýnková A., Našincová V., Kablášková L. Larval trematodes (Digenea) of the great pond snail, *Lymnaea stagnalis* (L.), (Gastropoda, Pulmonata) in Central Europe: a survey of species and key to their identification // Parasite. 2007. Vol. 14. No. 1. P. 39–51.
- Huizinga H.W. Studies on the life cycle and development of *Contraecaecum spiculigerum* (Rudolphii, 1809) (Ascaroidea: Heterocheilidae) from marine piscivorous birds // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. 1966. Vol. 82. P. 181–195.
- Huizinga, H.W. Contraecaeciasis in pelicanform bird // Journal of Wildlife Diseases. 1971. Vol. 7. P. 198–204.
- Kanarek G., Zalesny G. Extrinsic- and intrinsic-dependent variation in component communities and patterns of aggregations in helminth parasites of great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) from N.E. Poland // Parasitology Research. 2014. Vol. 113. Is. 3. P. 837–850.
- Karstad L., Sileo L., Okech G., Khalil L.F. Pathology of *Paradilepis scolecina* (Cestoda: Dilepididae) in the White-Necked Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) // Journal of Wildlife Diseases. 1982. Vol. 18. No. 4. P. 507–509.
- Kiseliene V. On the question of studies of life cycle of *Paryphostomum radiatum* (Dujardin, 1845) Dietz, 1909 (Trematodes: Echinostomidae) // Проблемы паразитологии. Киев: Наукова Думка, 1969. С. 119–121.
- Kuiken T., Leighton F.A., Wobeser G., Wagner B. Causes of morbidity and mortality and their effect on reproductive success in double-crested cormorants from Saskatchewan. Journal of Wildlife Diseases. 1999. Vol. 35. P. 331–346.
- Martyniak A., Terlecki J., Boroń S., Hliwa P., Szamańska U., Gabrys B., Romaniewicz A. Diet composition of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* from pellets collected at Katy Rybackie colony, northern Poland // Ricerche di Biologia della Selvaggina. 1997. Supplement 26. P. 505–510.
- Mellin M., Krupa R. Diet of cormorant, based on the analysis of pellets from breeding colonies in NE Poland // Ricerche di Biologia della Selvaggina. 1997. Supplement 26. P. 511–515.
- Molnár K., Gibson D.I., Cech G., Papp M., Deák-Paulus P., Juhász L., Tóth N. and Székely C. The occurrence of *Petasiger metacercariae* (Digenea) in an unusual site, within the lateral line scales of cyprinid fishes // Folia Parasitologica. 2015. Vol. 62. Paper 017. 7 pp.

- Moravec F. Checklist of the Metazoan parasites of fishes of the Czech Republic and the Slovak Republic. Academia. Praha, 2001. 168 p
- Moravec F., Scholz T. Helminth parasites of the lesser great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* from two nesting regions in the Czech Republic // Folia Parasitologica. 2016. Vol. 63. No. 022. doi: 10.14411/fp.2016.022.
- Murai E., Molnar K., Gubanyi A. Occurrence of the plerocercus forms of the *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda: Dilepididae) in Lake Balaton, Hungary // Parasitologia Hungarica. 1996–1997. P. 29–30, 33–38.
- Nasincova V., Scholz T., Moravec F. The life cycle of *Paraphostomum radiatum* (Dujardin 1845) (Trematoda: Echinostomatidae), a parasite of cormorants // Folia Parasitologica. 1993. Vol. 40. P. 193–201.
- Nottenkämper D., Korb R., Kosters J. The infection of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* L. 1758) with *Contraecaecum rudolphii* (Nematoda: Ascaridoidea) in the district of Upper Bavaria (Germany) and the canton St. Gallen (Switzerland) // Tierärztliche Praxis Kleintiere. 1999. Vol. 4. P. 27.
- Prejs A. Lakes eutrofisation and the ichtiofauna // Wiadomości Ekologiczne. 1978. Vol. 24. P. 201–208.
- Ryzhikov K.M., Rysavy B., Khokhlova I.G., Tolkatheva L.M., Korniyushin V.V. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palaearctic Region. II. Cestoda and Acanthocephales. Moscow / Prague: Academia Praha. 1985. 412 p.
- Scholz T. First record of the larvae of *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cyclophyllidae: Dilepididae) in fishes from Czechoslovakia. Folia Parasitologica. 1989. Vol. 36. P. 65–66.
- Scholz T., Bray R.A., Kuchta R., Řepova R. Larvae of gryporhynchid cestodes (Cyclophyllidae) from fish: a review // Folia Parasitologica. 2004. Vol. 51. P. 131–152.
- Švažas S., Chukalova N., Grishanov G., Pütys Ž., Sruoga A., Butkauskas D., Raudonikis L., Prakas P. The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) for fish stock and dispersal of helminthes parasites in the Curonian Lagoon area // Veterinarija ir zootechnika. 2011. Vol. 55. No.77. P. 79–85.
- Tkach V.V., Kudlai O., Kostadinova A. Molecular phylogeny and systematics of the Echinostomatoidea Looss, 1899 (Platyhelminthes: Digenea) // International Journal for Parasitology. 2016. Vol. 46. No. 3. P. 171–185.
- Torres P., Ortega J., Schlatter R. Nematode parasites of the digestive tract in Neotropical cormorant chicks (*Phalacrocorax brasilianus*) from the River Cruces Ramsar site in southern Chile // Parasitology Research. 2005. Vol. 97. P. 103–107.

EXPANSION OF THE GREAT CORMORANT (*PHALACROCORAX CARBO* L. 1758) TO THE NORTH- WEST OF RUSSIA AS A POSSIBILITY OF PARASITES DISTRIBUTION

© 2019 Yakovleva G.A., Artem'ev A.V., Lebedeva D.I.

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910,
e-mail: galina_il87@mail.ru

The first data on the parasites of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) from the coast of Lake Ladoga are obtained. The parasite fauna of the Great Cormorant consists of 5 species: Cestoda (2 species), Trematoda (2 species) and Nematoda (1 species). Four species (*Petasiger phalacrocoracis* (Yamaguti, 1939), *Petasiger radiatus* (Dujardin, 1845), *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819), *Contraecaecum rudolphii* (Hartwich, 1964)) are recorded in Karelia for the first time. The active expansion and number increasing of Great cormorants in the territory of Karelia could be a reason for epizootic caused by invasive parasite species.

Key words: Great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, parasites, Lake Ladoga.