

ISSN 1996–1499

2020 №3



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, РИНЦ.*

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>Болдырев В.С.</i> ОБЫКНОВЕННЫЙ РЫБЕЦ <i>VIMBA VIMBA VIMBA</i> (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) НА НЕЗАРЕГУЛИРОВАННОМ УЧАСТКЕ НИЖНЕЙ ВОЛГИ	2
<i>Губин А.И., Мартынов В.В., Никулина Т.В.</i> <i>TAUTONEURA POLYMITUSA</i> OH & JUNG, 2016 (HEMIPTERA: AUCHENORRHYNCHA: CICADELLIDAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД ЦИКАДОК В ФАУНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ	12
<i>Забалуев И.А., Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА ПОТЕНЦИАЛЬНОГО ВРЕДИТЕЛЯ КАПУСТЫ <i>AULACOBARIS</i> <i>CUPRIROSTRIS</i> (FABRICIUS, 1787) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) В РОССИИ	17
<i>Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Петросян В.Г.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЯН БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (<i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> MANDEN.) В ЗИМНИЙ ПЕРИОД	22
<i>Курашов Е.А., Трифонова М.С., Барбашова М.А.</i> Динамика расселения <i>MICRUROPUS POSSOLSKII</i> SOWINSKY, 1915 (AMPHIRODA, CRUSTACEA) В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ	32
<i>Макаревич П.Р., Олейник А.А.</i> ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ: КЛИМАТИЧЕСКИЙ ТРЕНД КАК ФАКТОР ФЛОРОГЕНЕЗА	40
<i>Минеева О.В., Минеев А.К.</i> ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПАРАЗИТАХ БЫЧКА-ПЕСОЧНИКА <i>NEOGOBIUS FLUVIATILIS</i> (PERCIFORMES, GOBIIDAE) В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	51
<i>Орлова М.В., Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Лукьяненко А.М., Забаица А.В.</i> ЭКТОПАРАЗИТЫ И ПАТОГЕНЫ НЕТОПЫРЯ КУЛЯ <i>PIPISTRELLUS KUHLLI</i> (KUNL, 1817) (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) (ОБЗОР СОБСТВЕННЫХ И ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ)	61
<i>Панкова Н.Л., Марков Н.И., Васина А.Л.</i> ВЛИЯНИЕ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАБАНА <i>SUS SCROFA</i> НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	77
<i>Рубан Г.И.</i> ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (ОБЗОР)	89
<i>Рябушко Л.И.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА РАДИОЛЯРИИ <i>ARACHNOCORYS CIRCUMTEXTA</i> HAESKEL, 1860 И ДОННЫЕ МИКРОВОДОРОСЛИ В ЭПИФИТОНЕ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ <i>CYSTOSEIRA</i> <i>BARBATA</i> (STACKHOUSE) С.А. AGARDH (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)	97

ОБЫКНОВЕННЫЙ РЫБЕЦ *VIMBA VIMBA* *VIMBA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) НА НЕЗАРЕГУЛИРОВАННОМ УЧАСТКЕ НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2020 Болдырев В.С.

Волгоградский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Волгоград 400001, Россия;
e-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 31.01.2020. После доработки 18.08.2020. Принята к публикации 25.08.2020

В работе приведены новые данные по расселению интродуцированного в Волжском бассейне обыкновенного рыбака (*Vimba vimba vimba*) в нижнем течении Волги, куда он проник из Волгоградского водохранилища. К настоящему времени рыбец встречается почти на всём незарегулированном участке реки. Численность его в нижнем бьефе Волжской ГЭС закономерно изменяется в течение года в связи с нерестовыми миграциями. Причём наблюдается постепенная трансформация её сезонной динамики. По мере расселения вниз по течению подходы производителей под плотину растягиваются, концентрации уменьшаются и происходит перераспределение в сторону снижения осеннего и усиления весеннего хода. Темп роста в реке близок к популяциям Волгоградского и Цимлянского водохранилищ. Нерест происходит на русловых нерестилищах. Сеголетки отмечаются на 100-километровом участке ниже гидроузла. Единично в нижнем бьефе, наряду с обыкновенным, встречается и проходной каспийский рыбец (*V. v. persa*).

Ключевые слова: обыкновенный рыбец, интродуцент, нижнее течение Волги, приплотинный участок, расселение, миграция, естественное воспроизводство, молодь.

Введение

С начала 2000-х гг. в русловой части Волги у Волгограда стал отмечаться и быстро наращивать численность рыбака, отдельные экземпляры которого встречались и в водоёмах Волго-Ахтубинской поймы [Вехов, Горский, 2010]. Появление его здесь объясняется проникновением через плотину из Волгоградского вдхр., куда в 1988–1990 гг. был вселён цимлянский рыбец из Донского бассейна. Примеры преодоления им гидроузлов в обоих направлениях были известны и раньше [Биология..., 1970; Рыбец..., 1976]. Являясь изначально проходной рыбой, рыбец способен образовывать жилые популяции под воздействием изменений окружающей среды [Богущая, 1998]. Как показали исследования последних десятилетий на Волгоградском вдхр., натурализация рыбака в нём прошла успешно. С 2003 г. он регулярно отмечается в уловах, а с 2009 г. уровень его запасов позволил начать их промышленное освоение [Ермолин, Белянин, 2009]. В последние годы рыбец стал отмечаться в вышерасположенном Саратовском

вдхр. (сообщение В.П. Ермолина (Саратовский филиал «ВНИРО»)).

Менее вероятно присутствие в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла, помимо интродуцированного в Волжском бассейне обыкновенного рыбака (*V. v. vimba* Linnaeus, 1758), аборигенного проходного каспийского, рассматриваемого как подвид рыбака *V. v. persa* (Pallas, 1814) [Kottelat, Freyhof, 2007] или самостоятельный вид *V. persa* [Богущая и др., 2013], распространённого в море преимущественно у западного и южного побережий. Он в небольшом количестве заходит в Волгу, и его нерестовые миграции в реке, по имеющимся сведениям, ограничены дельтой [Берг, 1949; Гольдентрахт, 1966; Коблицкая, 1966].

Цель настоящей работы – уточнение таксономического статуса рыбака из нижнего бьефа Волгоградского гидроузла и характеристика биологических особенностей его популяции в нижнем течении Волги.

Материал и методика

Материал по сетным уловам рыбака в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла со-

бирался в период 2011–2018 гг. в рамках регулярных исследований Волгоградского отделения ГосНИОРХ (с 2019 г. Волгоградский филиал «ВНИРО»). В качестве дополнительных привлечены данные Волгоградского осетрового рыбоводного завода по отлову частика, органов рыбоохраны по изъятию браконьерских орудий лова на этом участке и опросные материалы рыбаков-любителей. Применялись лесковые сети с шагом ячеи 35–55 мм длиной 75 м и высотой 2.5 м. Продолжительность постановок составляла от 12 до 48 часов. Основным местом лова являлась 500-метровая зона ниже водосливной плотины, реже сети выставлялись на входе в правобережный затон и в ухвостье о. Спорный. В общей сложности за это время проанализированы уловы 1453 сетей с ячеей 35–55 мм и учтено 9032 экземпляра рыбака. Соотношение сетепостановок с ячеей 35, 40, 45, 50 и 55 мм было 38:329:677:348:61. Количественные показатели осреднённых уловов для характеристики их сезонной динамики рассчитывались только для тех месяцев, в которых количество сетепостановок было не менее 5.

Учёт молоди рыб проводился на Волге в летне-осенний период в 2010–2012 гг. и 2017–2019 гг. В качестве орудий лова использовались мальковые волокуши длиной 6–30 м, изготовленные из безузловой дели с шагом ячеи 4 мм и газовой вставкой в кутце. Облавливались прибрежные слабопроточные участки с глубинами до 2.5 м. На каждой станции фиксировалась площадь облова волокуши.

В качестве сравнительного материала в работе приводятся сведения по неводным уловам рыбака в Верхнем плёсе Цимлянского вдхр. Тоневой участок расположен ниже станции Голубинской. Для сопоставимости

уловы пересчитаны на облов площади в 50 га. Приводятся данные по размерному составу сеголеток рыбака в донских притоках Иловле и Медведице. Также использованы многолетние материалы отчётов о деятельности Цимлянского бассейнового управления «Цимлянскрыбвод» по пересадке рыбака через рыбоподъёмник Цимлянской плотины и данные Азово-Донского филиала «Главрыбвод» по учёту рыбака на ихтиологической площадке рыбопропускного шлюза Кочетовского гидроузла в Нижнем Дону.

Возраст рыбака определялся по спилам грудных плавников на экземплярах, выловленных в ноябре-декабре 2011 г. Подсчёт чешуй в боковой линии проводился на выборках из нижнего участка Волгоградского вдхр. (2019 г.), нижнего бьефа Волгоградского гидроузла (2011 г.), дельты Волги (апрель 2013 г.) и Верхнем плёсе Цимлянского вдхр. (2012 г.). При подсчёте чешуй в боковой линии учитывалось их общее число, включая единичные непрободённые и заходящие на основания лучей хвостового плавника. Названия рыб приводятся в соответствии с последними таксономическими сводками [Kottelat, Freyhof, 2007; Богуцкая и др., 2013].

Результаты и их обсуждение

Обыкновенный рыбац от каспийского отличается некоторыми морфологическими признаками, в частности более мелкой чешуёй: 50–65 в боковой линии, наичаще 54–60 (против 46–55, наичаще 48–51, в зависимости от бассейна) [Богуцкая и др., 2013]. Для уточнения таксономического статуса рыбака из нижнего бьефа Волгоградского гидроузла было сопоставлено количественное распре-

Таблица 1. Распределение частот общего числа чешуй боковой линии у разных выборок рыбака

Водоём	Количество чешуй в боковой линии															
	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Цимлянское водохранилище							1	6	5	13	8	5	5	5	1	1
Волгоградское водохранилище						1	1	2	16	15	7	5	2	1		
Река Волга у г. Волгограда							1	2	6	11	15	7	3	2	2	1
Дельта р. Волги	2	2	6	6	6	1										

Таблица 2. Рост рыба из нижнего бьефа Волгоградского гидроузла

Возраст	Пол	Длина, мм		Количество рыб, экз.
		Пределы варьирования	Среднее значение	
2+	♂	–	195.0	1
3+	♂♂	255–265	260.0	3
	♀♀	240–275	260.6	8
4+	♂♂	270–300	285.3	7
	♀♀	270–325	305.5	10
5+	♂♂	290–310	300.0	3
	♀♀	300–335	323.3	6
6+	♀♀	335–370	351.7	3

деление общего числа чешуй боковой линии его выборки с каспийским рыбаком из дельты Волги и обыкновенным из Волгоградского и Цимлянского водохранилищ (табл. 1).

У рыба из Волги у Волгограда и водохранилищ количество чешуй в боковой линии варьировало в пределах 53–63, наичаще 56–58, а у особей из дельты Волги 48–53 и 50–52, соответственно. Полученные результаты подтверждают таксономическую общность рыба из водохранилищ и из нижнего бьефа Волгоградского гидроузла.

Исключением стали пойманные в декабре 2018 г. под плотиной два рыба длиной 22 и 24 см, выделявшиеся на фоне остальных относительно крупной чешуёй, идентифицированные как каспийские. Количество чешуй в боковой линии у них насчитывалось 51 и 50. Оба экземпляра оказались самцами в возрасте 4 (3+) и 5 (4+) лет, соответственно. Темп их роста оказался несколько ниже остальной выборки (табл. 2), что соответствует имеющимся данным об относительно низком темпе роста каспийского рыба по сравнению с обыкновенным [Биология..., 1970].

Темп роста обыкновенного рыба из приплотинного участка, судя по полученным данным, высок и близок к исходным популяциям Волгоградского [Ермолин, Белянин, 2009] и Цимлянского водохранилищ [Мухамедова, Потапенко, 1974]. Подход в нижний бьеф отдельных экземпляров полупроходных и проходных видов карповых рыб, видимо, не является чем-то исключительным. Так при разборе уловов в 2018 г. самим автором, кроме каспийского рыба, были отмечены 5

экз. воблы *Rutilus caspicus* (22 апреля) длиной 18–22 см и один кутум *R. kutum* длиной 53 см (19 декабря).

Основу уловов (более 85%) обыкновенного рыба в реке с используемым набором сетей составляли особи длиной 25–30 см и весом 250–450 г. Вес самого крупного из отмеченных экземпляров был 1.25 кг. Как показывают многолетние наблюдения, подходы рыба на этот участок очень неравномерны по сезонам (рис. 1). Летом вид если и встречается здесь, то единично. Нарастать уловы рыба начинают осенью. Но если, по наблюдениям 2011–2013 гг., он в значительном количестве концентрировался в приплотинном участке только в осенне-зимний период, то в 2015–2018 гг. массово отмечался здесь и весной. Причём очевидно, что его уловы в последние годы значительно сократились. Если в начале 2010-х гг. они достигали 33.4 кг на сеть, то во второй их половине не превышали 3.5 кг.

Такое сильное снижение уловов может быть обусловлено разными факторами. С одной стороны, водностью лет рассматриваемых периодов, которой часто определяются масштабы сезонных подходов и концентрации рыбы в нижнем бьефе гидроузлов [Павлов, Скоробогатов, 2014]. Также уменьшение численности рыба может быть связано с урожайностью облавливаемых поколений, которая во многом зависит от уровня весеннего половодья предыдущих нескольких лет, так как основу уловов составляют рыбы 3–4 лет. Схожая закономерность наблюдается и у проходных осетровых [Вещев и др., 2012], нерест которых в Волге происходит в сходных

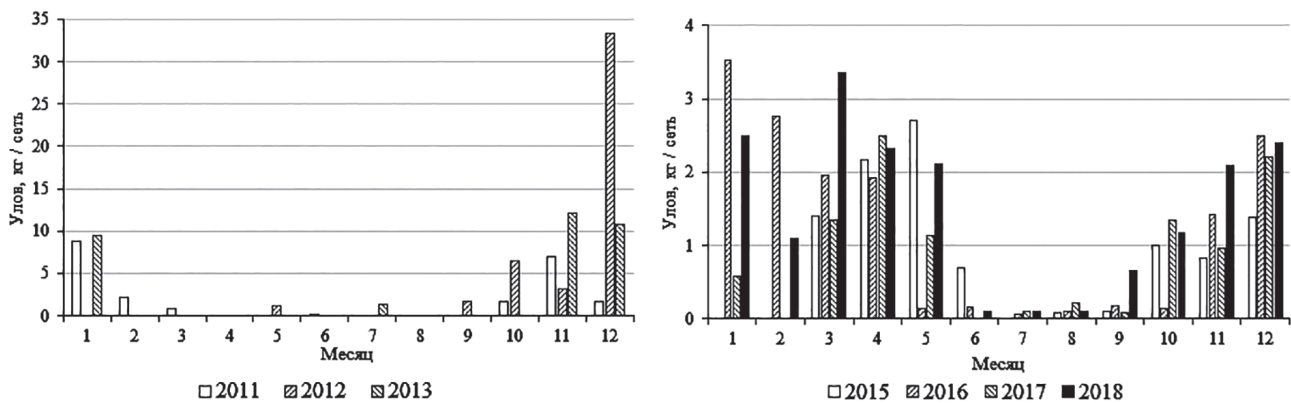


Рис. 1. Сезонная динамика уловов рыба в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла в 2011–2013 гг. и 2015–2018 гг.

условиях с рыбцом. Оба эти предположения не находят подтверждения (рис. 2). Период 2011–2013 гг., характеризующийся высокими уловами рыба, в сравнении с 2015–2018 гг. был относительно маловодным. Соотношение много-, средне- и маловодных лет в сопоставляемые временные отрезки было 1:1:1 и 3:0:1, соответственно. Различия этих же показателей по объёмам стока за апрель – июнь в периоды 2007–2010 и 2011–2015 гг., когда нарождались облавливаемые поколения, несущественны (1:3:0 и 1:2:2). Кроме того, можно было предположить, что численность рыба в приплотинном участке нижнего бьефа в силу ската из Волгоградского вдхр. определятся состоянием его запасов в последнем. Но имеющиеся данные тоже не подтверждают этого. На фоне снижения уловов рыба в последние годы ниже гидроузла запасы его в Волгоградском вдхр., по данным Саратов-

ского филиала ВНИРО (сообщение Ермолина В.П.), в последнее десятилетие возрастают (рис. 2).

По-видимому, наблюдаемая трансформация уловов в приплотинном участке объясняется другими причинами. Для рыба, как и для многих других проходных видов, характерно образование внутривидовых группировок, отличающихся динамикой хода в разных реках. Это является важным приспособлением, обеспечивающим наиболее полное освоение нерестово-выростных участков конкретных водотоков [Павлов, Скоробогатов, 2014]. Сравнение динамики уловов рыба в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла с разнообразием его миграционных циклов в различных реках Азовского бассейна, которое во многом характерно для этого вида во всём ареале [Биология..., 1970], показывает его нетипичность.

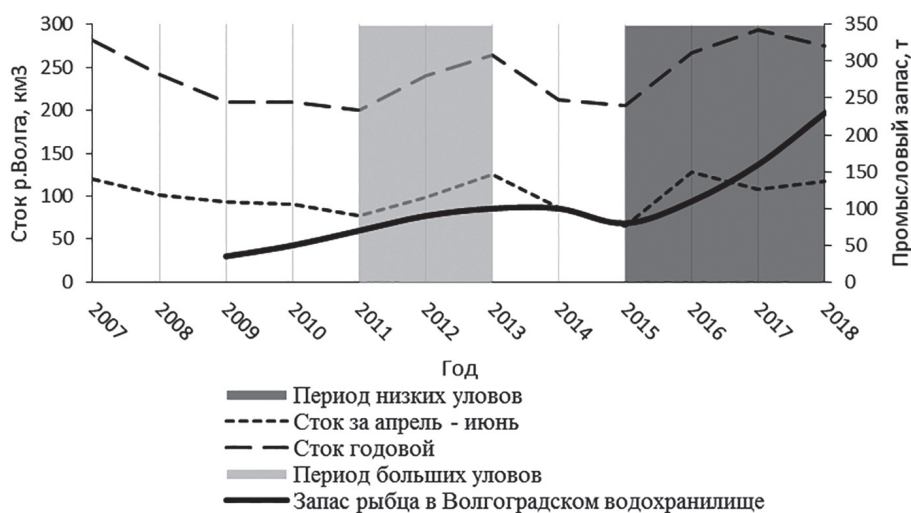


Рис. 2. Многолетняя динамика уловов рыба в приплотинном участке, его промыслового запаса в Волгоградском водохранилище и водности Волги у Волгограда.

В небольшие реки, где нерестилища располагаются недалеко от моря, и в низовьях которых, в силу маловодности, отсутствуют места, пригодные для зимовки производителей, рыбац на нерест заходит только весной. Примерами таких водотоков могут служить некоторые реки северного Приазовья [Люшак, 1963]. В крупных же реках, как правило, ход рыбац начинается уже с осени. Зимой миграция затухает, а весной снова усиливается. Так, пик хода рыбац в Кубань, до зарегулирования являвшейся его основной нерестовой рекой в Азовском море, обычно приходился на ноябрь [Марти, 1930; Троицкий, 1949]. До постройки плотин на Дону основная масса азовского рыбац заходила на нерест в его крупнейший приток р. Северский Донец, впадающий в него в 218 км от устья [Короткий, Харитонов, 1958; Троицкий, 1974]. Часть поднималась выше по Дону. Ход рыбац в низовьях реки обычно прослеживался с сентября по май. Чаще выделяли два его пика – относительно слабый осенний (октябрь–ноябрь) и более массовый зимне-весенний (чаще март) [Троицкий, 1930, 1974; Жуковский, 1957; Алексеева-Потехина, 1960; Белосов, 1998]. Сходная динамика нерестового хода наблюдается и у цимлянского рыбац, локальная популяция которого сформирова-

лась в водохранилище после зарегулирования Дона. Сохранив черты проходного вида, производители рыбац поднимаются из водохранилища на нерест в смежный участок реки и его притоки. На верхнем участке водохранилища пик его относительно слабого осеннего хода обычно приходится на октябрь, а более сильного весеннего – на конец марта – апрель (рис. 3).

Подходы рыбац в приплотинные участки гидроузлов, расположенные на путях нерестовых миграций, соответствуют общей закономерности его хода в реках. Так в период 1997–2002 гг. соотношение среднего количества учтённого рыбац на ихтиологической площадке рыбопропускного шлюза Кочетовского гидроузла, нижнего из трёх низконапорных гидроузлов в Нижнем Дону, составляет в апреле – июне 19.0 экз. на 1 шлюзование, а в сентябре – ноябре – 8.8. Анализ сезонной динамики прохода рыбац через Цимлянский рыбоподъёмник за 1985–1992 гг., эксплуатируемый, как правило, с апреля по ноябрь, показывает, что имеются также два пика массовости, больший из которых приходится на весну (рис. 4).

В нижнем бьефе Волгоградского гидроузла сходная картина наблюдалась и в динамике подходов некоторых проходных осетровых.

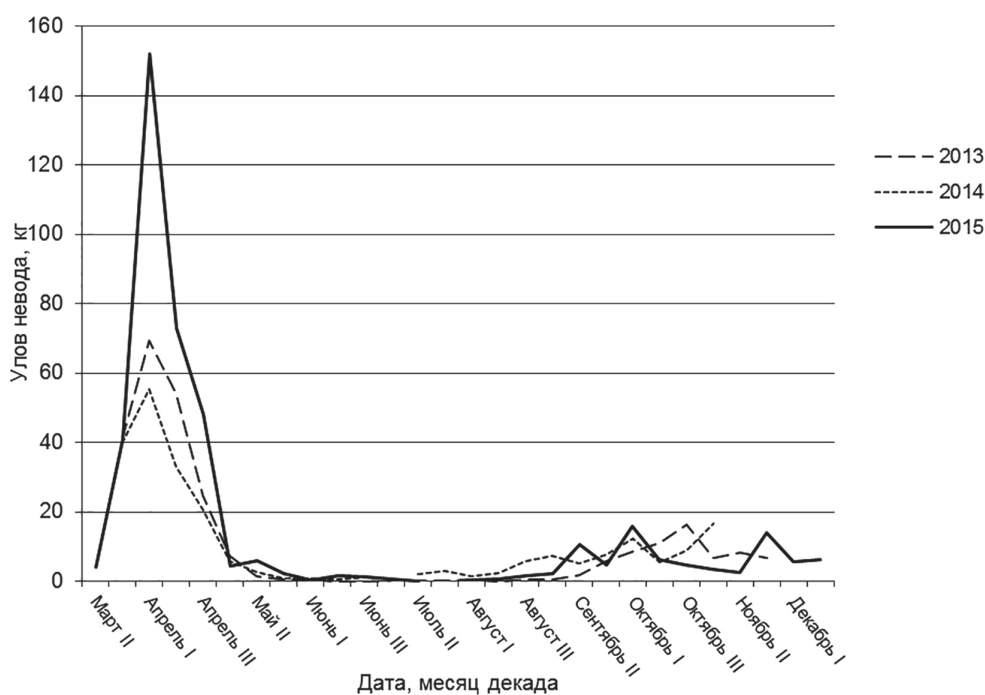


Рис. 3. Динамика неводных уловов рыбац в Верхнем плёсе Цимлянского водохранилища в период 2013–2015 гг.

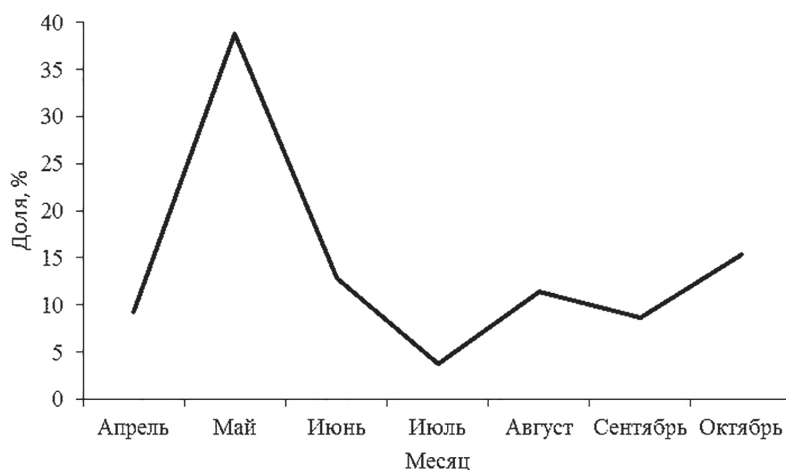


Рис. 4. Динамика пересадки рыбка рыбоподъёмником Цимлянского гидроузла.

Так максимальная концентрация севрюги, представленная в Волге преимущественно яровой формой, отмечалась в июне – начале июля. Отход её производителей от плотины, зачастую на большие расстояния, был связан с наступлением нерестовых температур и поиском благоприятных мест для размножения [Трусов, 1970]. Такое поведение характерно для многих проходных видов рыб перед плотинами [Павлов, Скоробогатов, 2014].

У Волгоградской плотины, как уже было сказано, наблюдается нетипичная картина. Нарастание численности рыбка с сентября по декабрь-январь в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС вполне соответствует динамике его подхода в приплотинные зоны нижнедонских гидроузлов [Троицкий, 1930; Мокряк, 1958]. Вместе с тем, в отличие от них, здесь в 2011–2013 гг. был совершенно не выражен весенний ход рыбка (рис. 1). Его концентрация, достигнув пиковых значений в ноябре – январе, уже с февраля начинала резко уменьшаться. Нужно отметить, что отход рыбка от гидроузла и перераспределение его на смежном участке реки происходил задолго как до весеннего открытия водосливной плотины, так и до начала нереста. Повышенный сброс, как правило, начинается во второй половине апреля и продолжается около двух месяцев [Вехов, 2009]. Прогрев же воды в Волге до нерестовой температуры в 14–16 °С [Биология..., 1970] происходит не раньше конца мая – начала июня. Подтверждением этому служит то, что лишь у единичных особей рыбка

обоих полов, пойманных во второй половине мая 2012 г. при температуре воды 13–14 °С, отмечались текучие половые продукты. Основная же масса производителей к этому времени находилась ещё в 4-й стадии зрелости. В отличие от рыбка, концентрация туводных берша и судака, двух других массовых видов на приплотинном участке в осенне-зимний период, оставалась достаточно высокой, по крайней мере, на протяжении всего февраля и марта.

Нетрадиционный для проходных форм ритм миграции рыбка в приплотинном участке, видимо, связан с нетипичным для него текущим распространением. В условиях незарегулированного стока его нагул обычно происходит в распреснённых участках морей, а для размножения производители поднимаются в реки. Распространение же рыбка в нижнем течении Волги идёт в направлении от плотины к устью, и нагул происходит исключительно в лотических условиях. Пространственно-временная динамика расселения следующая. Отмечаться в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла рыбец стал, видимо, в конце 1990-х гг. и уже с середины 2000-х составлял значительную долю в уловах. К 2014 г. имелись достоверные сведения о его встречаемости на 150-километровом участке реки от плотины до с. Ступино Астраханской области. Присутствует рыбец и в волжском рукаве Ахтубе, где известны случаи его поимки у с. Заплавное (2014), п. Средняя Ахтуба (2017) и п. Киляковка (2019). Судя по опро-

сним данным, в Волге у с. Ступино ходовой рыбец в 2014 г. отмечался с июля по декабрь с пиком хода в конце сентября. Это хорошо согласовывалось с нарастанием концентрации рыбца в приплотинном участке Волгоградского гидроузла в осенне-зимний период. Имеющиеся данные по скоростям миграции рыбца осеннего хода [Троицкий, 1949; Биология..., 1970] позволяют предположить, что в 2011–2014 гг. нижняя граница распространения рыбца в Волге должна была находиться по крайней мере в 150–200 км ниже с. Ступино на участке реки в районе с. Цаган-Аман – с. Енотаевка и более чем в 300 км от плотины. Судя по тому, что до зарегулирования Кубани и Дона нерестилища азовского рыбца в них располагались, соответственно, на расстоянии 200–600 км и 250–900 км от устьев [Марти, 1930; Троицкий, 1949; Короткий, Харитонов, 1958], протяжённость существующей к тому времени нерестовой миграции в нижнем течении Волги была далеко не предельная. В последние годы уже есть данные о выраженном ходе рыбца в осенний период до ледостава в реке в районе с. Ветлянка в 300 км ниже плотины. Крупные размеры производителей весом до 600–800 г исключают возможность того, что это может быть каспийский рыбец. Имеются требующие подтверждения сведения, что в последние годы в Волге у Астрахани участились случаи поимки рыбца, что возможно обусловлено расширением присутствия в реке именно вселенца из Волгоградского водохранилища.

Таким образом, компактность подхода основной массы всего волжского рыбца в нижний бьеф в осенне-зимний период 2011–2013 гг. объясняется относительно коротким миграционным путём и стимулирующей реореакцию постоянной проточностью в местах обитания. С февраля рыбец начинает активно покидать приплотинный участок. Увеличение расхода воды через гидроузел в период весеннего половодья совпадает с преднерестовым и нерестовым периодом, когда реореакция уже сменяется активностью, направленной на поиск мест, подходящих для воспроизводства. Наблюдаемые в последние годы снижение численности и изменение динамики подходов рыбца под плотину обусловлены

расселением его вниз по течению Волги и удлинением путей миграции. Это обуславливает растягивание подхода производителей под плотину и постепенное перераспределение в сторону снижения осенней и увеличения весенней концентрации его на этом участке. Характерная для обыкновенного рыбца в крупных реках двухпиковость хода теоретически должна будет наладиться в Волге только в том случае, если в волго-каспийском районе со временем будет сформировано его полноценное проходное стадо.

Судя по росту численности рыбца в реке, он нашёл в ней подходящие условия для воспроизводства. Имеются сведения о поимках в разные годы с середины мая по первую декаду июня производителей в брачной окраске с текучими половыми продуктами на участке водотока от плотины до с. Каменный Яр. В ходе работ по учёту молоди рыб в нижнем течении Волги в уловах мальковой волокуши изредка отмечаются и ювенальные особи рыбца. В сентябре 2010 г. экземпляр этого вида длиной 9 см был пойман в устье ерика Верблюдов в северной части Волго-Ахтубинской поймы. В апреле 2013 г. рыбец длиной 13.5 см отмечен в ерике Пахотном. В конце сентября 2011 г. немногочисленные сеголетки рыбца длиной 32–40 мм были пойманы на трёх участках Нижней Волги: в границах Волгоградской области на входе в воложку Куропатка у о. Голодный и в Чапурниковском затоне, а в Астраханской – у с. Ушаковка (табл. 3). Ниже молодь рыбца не встречалась.

В середине октября 2012 г. на участке от приверха о. Сарпинский до с. Вязовка единичные сеголетки длиной 31–36 мм, как и 2011 г., были отмечены на входе в Куропатку и в Чапурниковском затоне. Самой высокой точкой, где встречалась молодь рыбца в реке, стал о. Денежный. Здесь в середине сентября 2017 г. были пойманы 2 экземпляра длиной 34 и 41 мм. Наиболее массовые уловы сеголеток рыбца за весь период наблюдений были отмечены в верхней части Сарпинского острова в 2019 г. (рис. 5).

Размерный состав молоди обыкновенного рыбца из нижнего течения Волги и донских притоков в границах Волгоградской области схож. Если средняя длина сеголеток в Волге в

Таблица 3. Характеристика собранного материала по урожайности рыба в нижнем течении Волги

Дата	Протяжённость участка облова вниз от гидроузла, км	Площадь облова, м ²	Всего учтённой молоди, экз.	Сеголетки рыба	
				Количество, экз.	Доля, %
3.09–12.10.2010	60	1795	5496	0	0
23–26.09.2011	360	4275	27064	104	0.4
16–18.10.2012	150	2865	10665	19	0.2
19.09.2017	10	1310	4580	2	0.04
4.09.2018	10	760	1511	0	0
17.07–28.08.2019	80	4480	10958	429	3.9

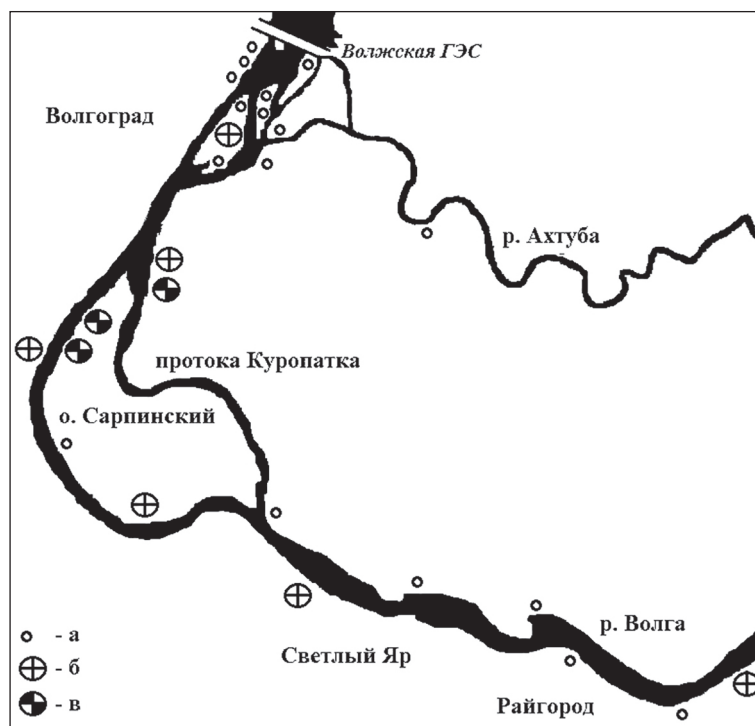


Рис. 5. Встречаемость сеголеток рыба в нижнем течении Волги в 2011–2019 гг. (а) – места учёта молоди; (б) – места немногочисленных (0.01–0.15 экз./м² площади облова) и (в) – массовых (0.5–1.3 экз./м²) уловов.

конце августа 2019 г. составляла 29.1 мм при колебаниях 21–40 мм (429 экз.), то этот показатель в р. Иловля в начале сентября 2009 г. был 35.2 мм (20–58 мм) (459 экз.), а в р. Медведица 25 октября 2011 г. – 31.4 мм (17–55 мм) (471 экз.). Отсутствие массовых скоплений двухлеток на облавливаемом участке реки ниже плотины говорит о том, что скат основной массы сеголеток и годовиков обыкновенного рыба происходит здесь в зимне-весенний период. В отличие от него, у каспийского рыба в дельте Волги, по крайней мере, часть молоди скатывается с нерестилищ, судя по размерам, на втором году жизни. Средняя длина его покотников в начале августа 1914 г.

в ерике Бирюль составляла 50.7 мм (523 экз.) [Чугунов, 1928].

Заклучение

Полученные данные свидетельствуют о том, что за короткий период, составляющий около двух десятилетий, обыкновенный рыба расселился и натурализовался почти на всём 500-километровом нижнем участке реки. Для его естественного воспроизводства особенности Волги и её рукава Ахтубы заключаются в том, что каменистые россыпи, служащие рыба нерестилищами, располагаются здесь не как обычно в притоках, а исключительно в русловой части [Хорошко

и др., 1971]. Важно, что в схожих условиях изменённого гидрорежима крупных черноморских рек, нижнее течение которых на большом протяжении остаётся незарегулированным, эффективность воспроизводства массового до гидростроительства рыба остаётся низкой. Сможет ли у него со временем сформироваться в Волго-Каспийском районе типичная проходная популяция, пойдёт ли и в каком направлении его дальнейшее расселение в бассейне Каспийского моря, а также оценка степени репродуктивной изоляции от аборигенного рыба – предмет дальнейших исследований.

Благодарности

Автор выражает благодарность за содействие в сборе информации сотрудникам Волгоградского филиала ВНИРО Каменеву К.В., Куценко Н.В., Бурханову Е.Г. и Шамаеву С.В.

Финансирование работы

Работа выполнена по личной инициативе автора. Материал частично собирался в рамках государственного задания ГосНИОРХ по теме № 1.1.

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

- Алексеева-Потехина Е.В. Материалы по биологии донского рыба // Тр. АзНИИРХ. 1960. Вып. 3. С. 74–84.
- Белоусов В.В. Состояние популяции азово-донского рыба в современный период // Сб. науч. тр. АзНИИРХ. 1998. С. 213–221.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
- Биология и промысловое значение рыба (Vimba) Европы / Под ред. Р.С. Вольскиса. Вильнюс: Минтис, 1970. 516 с.
- Богущая Н.Г. Подсемейство Leuciscinae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. С. 54–74.
- Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. Определитель рыба и беспозвоночных Каспийского моря. Том 1. Рыба и моллюски. СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 543 с.
- Вехов Д.А. Состояние рыбаных запасов северной части Волго-Ахтубинской поймы в неординарном по гидрологическим и метеорологическим условиям 2006 году // Вестн. Волгогр. гос. ун-та. Сер. 3. Экон. Экол. 2009. №1. С. 248–255.
- Вехов Д.А., Горский К. Состав ихтиофауны водоёмов северной части Волго-Ахтубинской поймы // В сб.: ООПТ Нижней Волги как важнейший механизм сохранения биоразнообразия: итоги, проблемы и перспективы. Мат. научно-практич. конф. Волгоград, 2010. С. 58–64.
- Вещев П.В., Гутенева Г.И., Муханова Р.С. Эффективность естественного воспроизводства осетровых в низовьях Волги в современных условиях // Экология. 2012. № 2. С. 123–128.
- Гольдентрахт И.Н. Промыслово-биологические исследования в Волго-Ахтубинской пойме в 1959 г. // Тр. Каспийского НИИ рыбаного хозяйства. Т. 22 М.: Пищевая промышленность, 1966. С. 6–24.
- Ермолин В.П., Белянин И.А. Вселение рыба в Волгоградское водохранилище: первые результаты и перспективы // Рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 74–77.
- Жуковский Г.М. Нерестовые миграции и места нереста донского рыба Vimba vimba natio carinata // Вопросы ихтиологии. 1957. Вып. 9. С. 78–90.
- Коблицкая А.Ф. Определитель молоди рыба дельты Волги М.: Наука, 1966. 166 с.
- Короткий И.И., Харитоновна Н.Н. Современное состояние рыбаного хозяйства реки Сев. Донец и перспективы его развития // Труды НИИ рыба. хоз., Укр. Академия сельскохоз. наук. 1958. №11. С. 231–250.
- Лошаков А.С. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопросы ихтиологии. 1963. Т. 3. № 2 С. 235–242.
- Марти В.Ю. Материалы по биологии и промыслу азовско-кубанских рыба и шемаи // Тр. Аз.-Чер. научн. рыбохоз. станции. 1930. Вып. 4. С. 83–117.
- Мокряк Г.С. Наблюдения над пропуском рыба в Цимлянском рыбоподъёмнике. // Научно-технич. бюл. ВНИОРХ. 1958. № 6–7. С. 13–18.
- Мухамедова А.Ф., Потапенко В.Н. Биологическая характеристика рыба Цимлянского водохранилища и мероприятия по регулированию его промысла // Труды Волгоградского отделения ГосНИОРХ. 1974. Т. 8. С. 183–194.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыба в зарегулированных реках. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 413 с.
- Рыбец (Комплексные исследования в нескольких точках ареала) / Под ред. Р.С. Вольскиса. Вильнюс: Москлас, 1976. 240 с.
- Троицкий С.К. Влияние шлюзования в системе р. Дона на рыбаное хозяйство Азовского бассейна // Тр. Аз.-Чер. научн. рыбохоз. станции. 1930. Вып. 6. С. 1–28.
- Троицкий С.К. Биология речного периода, запасы и воспроизводство кубанских рыба и шемаи // Тр.

- рыбоводн.-биол. лабор. АзЧеррыбвода. 1949. Вып. 1. С. 51–109.
- Троицкий С.К. Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение нижнего течения Северского Донца // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 3(80). С. 415–423.
- Трусов В.З. Поведение осетра и севрюги в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС // Труды ЦНИОРХ. 1970. Т. 2. С. 167–179.
- Хорошко П.Н., Власенко А.Д., Новикова А.С. Атлас нерестилищ осетровых рыб бассейна Волги. Астрахань, 1971. 90 с.
- Чугунов Н.Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района // Труды Астраханской научной рыбохоз. станции. 1928. Т. 6, вып. 4. 282 с.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol: Publications Kottelat, 2007. 13. 646 p.

THE DISTRIBUTION OF VIMBA BREAM *VIMBA VIMBA VIMBA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) IN THE UNREGULATED SECTION OF THE LOWER VOLGA RIVER

© 2020 Boldyrev V.S.

Volgograd branch of FSBSI «VNIRO», Volgograd, 400001, Russia;
e-mail: neogobius@yahoo.com

This paper presents recent data on the population of the anadromous Vimba bream (*Vimba vimba vimba*), introduced in the Volga basin. Having resettled from the Volgograd reservoir into the downstream section of the Volga River, to date, Vimba bream can be found throughout the entire unregulated stretch downstream of the Volga hydroelectric power station. Observations show that the population size changes naturally during the year due to its spawning migration. At that, a gradual transformation of the species' seasonal dynamics is observed. As populations settle further downstream, the migratory gatherings of producers downstream of the dam are stretching, and the population density decreases. Also a seasonal redistribution takes place, with reduced migration observed in autumn and increased migration during spring. Meanwhile, the growth rate in the downstream section of the Volga River is comparable to the growth rate of populations in the Volgograd and Tsimlyansk reservoirs. Spawning occurs on in-channel spawning grounds. Yearlings are observed over a distance of 100 kilometers below the dam. In addition to Vimba bream, single individuals of Caspian bream (*V. v. persa*) were also observed.

Key words: Vimba bream, introduced species, lower reaches of the Volga River, dam section, resettlement, migration, natural reproduction, juveniles.

TAUTONEURA POLYMITUSA OH & JUNG, 2016 (HEMIPTERA: AUCHENORRHYNCHA: CICADELLIDAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД ЦИКАДОК В ФАУНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2020 Губин А.И.*, Мартынов В.В.**, Никулина Т.В.***

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад», Донецк 83059, Украина;
e-mail: *helmintolog@mail.ru, **martynov.scarab@yandex.ru, ***nikulinatanya@mail.ru

Поступила в редакцию 20.02.2020. После доработки 19.08.2020. Принята к публикации 24.08.2020

Tautoneura polymitusa Oh & Jung, 2016 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae) – новый для фауны Восточной Европы род и вид цикадок обнаружен в 2019 г. на вязе приземистом (*Ulmus pumila* L.) на территории Донецкой и Луганской областей Украины и Ростовской области России. В городских насаждениях цикадки регистрировались в течение всего вегетационного периода с конца марта до начала ноября. В естественных лесах и удалённых от населённых пунктов искусственных насаждениях вид не обнаружен. Количество генераций в течение сезона не установлено, в половой структуре отмечено ярко выраженное численное доминирование самок. Наиболее вероятный вектор инвазии – преднамеренная интродукция с транспортными потоками.

Ключевые слова: Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, *Tautoneura polymitusa*, *Ulmus*, первая находка, Украина, Россия.

Введение

Все представители подотряда цикадовые (Auchenorrhyncha) являются фитофагами, многие из них имеют большое экономическое значение, главным образом, как переносчики опасных фитопатогенных микроорганизмов и вирусов. Только в течение последних двух лет на территории Донбасса было зарегистрировано три чужеродных вида цикадовых, из них два представителя фауны Северной Америки – *Scaphoideus titanus* Ball, 1932, *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) и один Восточной Азии – *Arboridia kakogawana* (Matsumura, 1932) [Мартынов, Никулина, 2018, 2019; Мартынов и др., 2019]. Все выявленные виды относятся к числу опасных вредителей сельского хозяйства. В настоящей работе приведены данные об обнаружении *Tautoneura polymitusa* Oh & Jung, 2016 – первого чужеродного представителя азиатского рода *Tautoneura* Anufriev, 1969 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae) для фауны Восточной Европы.

Род *Tautoneura* насчитывает 60 видов, распространённых в Индо-Малайской области (Индия, южный Китай, Индокитай, Тайвань, Малайский полуостров), Восточной Пале-

арктике (российский Дальний Восток, Корея, Восточный Китай, Япония) и на островах Тихого океана (Фиджи, Самоа) [Dmitriev, 2003–2009; Song, Li, 2012; Tóth et al., 2017]. Большинство видов рода трофически связаны с древесно-кустарниковыми растениями и не имеют экономического значения. Исключение составляет *T. mori* (Matsumura, 1906), способный выступать в качестве вектора фитоплазм, вызывающих карликовость шелковицы (Mulberry dwarf) и желтуху лука (Onion yellows) [Jiang et al., 2005; Maejima et al., 2014].

Tautoneura polymitusa (рис. А–С) описан в 2016 г. с территории Южной Кореи [Oh et al., 2016], однако особи, относящиеся к этому виду, регулярно отмечались (иногда в большом количестве) в различных населённых пунктах европейских стран: с 2010 г. в северной Италии, Испании и Словении, с 2012 г. – в Венгрии [Tóth et al., 2017; Seljak, 2018]. С момента первого обнаружения предполагалось, что *T. polymitusa* является чужеродным для европейской фауны [Tóth et al., 2017]. Несмотря на тот факт, что вид зафиксирован в Европе раньше, чем был описан по сборам из Юж-

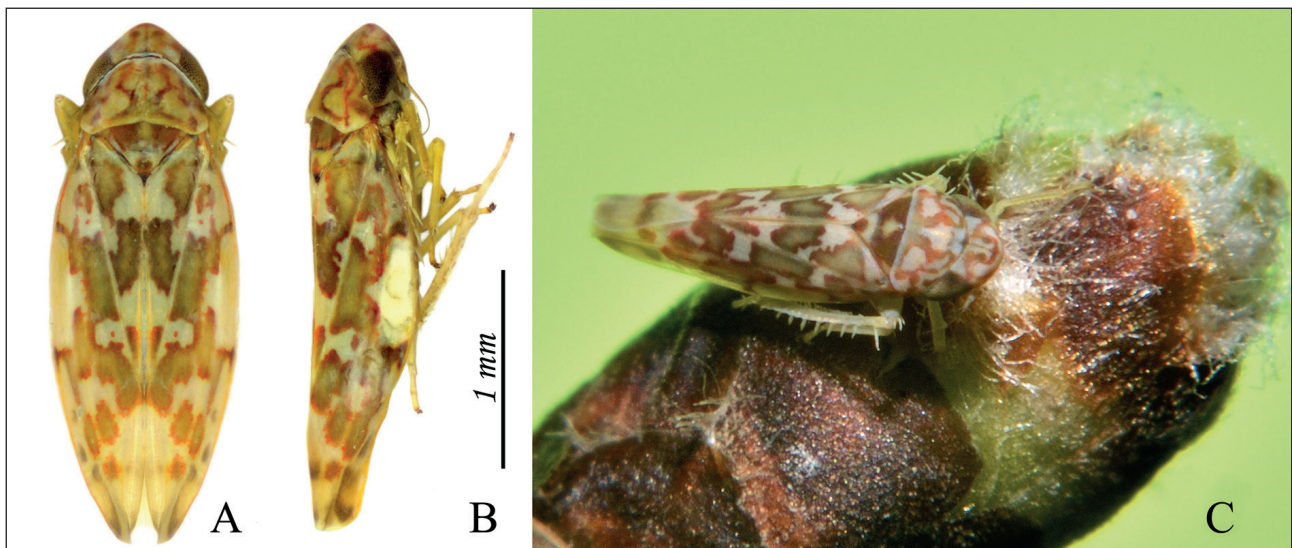


Рис. *Tautoneura polymitusa* Oh & Jung, 2016, имаго: А – самка, вид сверху; В – самка, вид сбоку; С – имаго на почке вяза приземистого (*Ulmus pumila* L.). Ориг.

ной Кореи, его азиатское происхождение не вызывает сомнений, поскольку ни один из 60 видов рода *Tautoneura* не является нативным для фауны Европы [Tóth et al., 2017].

В 2019 г. при обследовании древесно-кустарниковых насаждений на территории Донецкой и Луганской областей Украины и Ростовской обл. России были обнаружены имаго *T. polymitusa*. Это первое указание данного вида для фауны Украины и России.

Материал и методика

Материал: Украина: Донецкая обл., г. Донецк, 47°59'47" с. ш., 37°51'06" в. д., *Ulmus pumila* L., ручной сбор, 31.03.2019 – 2 ♂♂, 13 ♀♀, А.И. Губин leg.; там же, ручной сбор, 28.04.2019 – 8 ♀♀, А.И. Губин leg.; там же, ручной сбор, 05.10.2019 – 2 ♂♂, 15 ♀♀, А.И. Губин leg.; там же, ручной сбор, 07.11.2019 – 3 ♂♂, 11 ♀♀, А.И. Губин leg.; г. Донецк, 48°0'2" с. ш., 37°47'40" в. д., на *Ulmus pumila* L., клеевая ловушка, 07.05.2019 – 1 ♀, Т.В. Никулина leg.; там же, на свет, 22.09.2019 – 1 ♀, Т.В. Никулина leg.; там же, на свет, 25.09.2019 – 1 ♀, Т.В. Никулина leg.; г. Донецк, Донецкий ботанический сад, 48°00'46" с. ш., 37°53'17" в. д., на *Ulmus pumila* L., ручной сбор, 14.06.2019 – 1 ♂, А.И. Губин leg.; Луганская обл., Антрацитовский р-н., окр. г. Антрацит, 48°5'51" с. ш., 39°7'15" в. д., кошение по *Ulmus pumila* L., 14.09.2019 – 7 ♀♀, В.В. Мартынов, Т.В. Ни-

кулина leg.; Россия: Ростовская обл., г. Ростов-на-Дону, 47°13'35" с. ш., 39°43'13" в. д., на *Ulmus pumila* L., ручной сбор, 17.06.2019 – 2 ♀♀, В.В. Мартынов, Т.В. Никулина leg.; г. Ростов-на-Дону, ботанический сад ЮФУ, 47°13'50" с. ш., 39°39'30" в. д. на *Ulmus pumila* L., ручной сбор, 17.06.2019 – 1 ♀, В.В. Мартынов, Т.В. Никулина leg.

Обследование древесно-кустарниковых насаждений проводили маршрутным методом с марта по ноябрь 2019 г. на территории Донецкой, Луганской и Ростовской областей. Сбор цикадок осуществляли вручную, кошением энтомологическим сачком, а также с использованием белых клеевых ловушек. Собранные экземпляры были зафиксированы в 96%-м этиловом спирте. Экземпляры для фотографирования были смонтированы на плашки.

Координаты сбора материала приведены в системе WGS 84. Фотосъемку проводили с помощью камеры Nikon D7200 с объективом Nikon 105mm f/2.8G IF-ED AF-S VR Micro-Nikkor и насадочной линзой +4 диоптрии и микроскопа Carl Zeiss Stemi 2000-C с фотокамерой Zeiss AxioCam Eric 5s. Дополнительную обработку фотоснимков проводили в программах ZEN 2012 1.1.1.0, Adobe Photoshop CS5, Zerene Stacker 1.04 и Nikon Capture NX-D 1.4.7. Идентификацию имаго авторы проводили на основании соответ-

ствующих таксономических работ [Dmitriev, 2003–2009; Oh et al., 2016; Tóth et al., 2017], помимо внешней морфологии, изучали строение генитального аппарата самцов. Собранный материал хранится в личной коллекции авторов.

Результаты и обсуждение

Кормовое растение *T. polymitusa* на территории Южной Кореи не установлено. Вид был описан по нескольким зимующим экземплярам, собранным под корой *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae) [Oh et al., 2016]. В Венгрии популяции *T. polymitusa* связаны с вязами (*Ulmus* sp.) [Tóth et al., 2017], аналогичная информация приводится и для Словении, где в качестве кормового растения указан вяз малый (*Ulmus minor* Mill.) [Seljak, 2018]. На территории Восточной Европы все экземпляры были собраны нами на интродуцированном виде – вязе приземистом (*U. pumila* L.) (рис. С).

Зимовка проходит в фазе имаго. В Венгрии имаго регистрировали с середины апреля до конца ноября [Tóth et al., 2017], в Словении – с конца июня до середины сентября [Seljak, 2018]. На исследуемой территории первые имаго *T. polymitusa* были зарегистрированы 31 марта, что является наиболее ранней датой сбора вида в природе для европейской части его ареала. По наблюдениям авторов, выход имаго после зимовки фенологически совпадает с началом цветения вязов. Имаго были активны на протяжении всего вегетационного сезона до наступления заморозков в середине ноября. Наибольшая численность отмечена в марте и апреле, а также в октябре и ноябре. В связи с практически непрерывным лётom в течение всего сезона количество генераций в году установить не удалось. В литературных источниках имеются сведения как о моновольтинном [Seljak, 2018], так и о поливольтинном [Tóth et al., 2017] жизненном цикле *T. polymitusa*.

Анализ половой структуры показал, что на исследуемой территории в популяциях *T. polymitusa* доминировали самки – из 68 собранных экземпляров только 8 были самцами. По литературным данным, аналогичная

ситуация наблюдалась и в Словении, где на 48 исследованных экземпляров доля самцов составила только 6 [Seljak, 2018].

Пути проникновения *T. polymitusa* на исследуемую территорию, равно как и на территорию Европы в целом, достоверно не установлены. Наиболее вероятный вектор инвазии – непреднамеренная интродукция с транспортными потоками. В пользу этой версии свидетельствует тот факт, что практически все известные популяции вида сосредоточены в городах и в искусственных насаждениях вдоль автомагистралей. Целенаправленные поиски вида, проведённые авторами в естественных насаждениях северо-восточного Причерноморья, не принесли положительных результатов. Вдали от населённых пунктов в полезащитных лесополосах с участием вяза приземистого *T. polymitusa* также нами не зарегистрирован.

Биология и экономическое значение *T. polymitusa* в пределах его природного ареала не изучены, информация о его вредоносности в Европе на сегодняшний день также отсутствует. В ходе наших исследований физиологическое ослабление поражённых деревьев не зарегистрировано. Тем не менее, расширение ареала и увеличение численности *T. polymitusa* потенциально может негативно сказаться на фитосанитарном состоянии насаждений вязов и требует организации мониторинга состояния популяций этого фитофага.

Заключение

В последние десятилетия на территории Донбасса прослеживается тенденция роста количества специализированных фитофагов ильмовых пород, имеющих азиатское происхождение, чему в первую очередь способствует широкое применение вяза приземистого в лесном хозяйстве, а также использование декоративных форм ильмовых в городских насаждениях. *Tautoneura polymitusa* является третьим специализированным фитофагом ильмовых, зарегистрированным в Донбассе за последние пять лет. Так, с 2014 г. продолжается вспышка массового размножения пилильщика-зигзага *Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939) (Hymenoptera: Argidae), сформировав-

шего устойчивые очаги в полевых защитных лесополосах и парковых насаждениях [Martynov, Nikulina, 2017], в 2019 г. впервые отмечен очаг с высокой численностью минирующего долгоносика *Orchestes steppensis* Korotyaev, 2016 (Coleoptera: Curculionidae) [Мартынов и др., 2020]. И хотя случаев гибели деревьев в очагах данных видов-вселенцев не отмечено, формирование многовидового комплекса специализированных вредителей в конечном итоге может оказать негативное воздействие на состояние насаждений ильмовых пород в степной зоне.

Финансирование работы

Исследование проведено в рамках темы НИР «Биологические инвазии как новый фактор в историческом изменении биоразнообразия степной зоны Восточного Причерноморья», утвержденной Приказом Министерства образования и науки Донецкой Народной Республики от 07.12.2016 г. № 1240 сроком выполнения с 01.01.2017 по 31.12.2021, номер государственной регистрации 0117D000190.

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

Мартынов В.В., Никулина Т.В. Первая находка инвазивного вида *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Flatidae) в фауне Донбасса // Промышленная ботаника. 2018. Вып. 18, № 4. С. 54–62.

- Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Scaphoideus titanus* Ball, 1932 (Hemiptera: Cicadellidae) – новый инвазивный вредитель винограда на территории Донбасса // Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2019. № 4 (153). С. 49–57.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Губин А.И., Левченко И.С. *Arboridia kakogawana* (Matsumura, 1932) (Hemiptera: Cicadellidae: Typhlocybinæ) – новый инвазивный вредитель винограда на территории Донбасса // Субтропическое и декоративное садоводство. 2019. Вып. 68. С. 208–215.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Губин А.И., Левченко И.С. Новые и интересные находки насекомых-фитофагов в зеленых насаждениях Донбасса. Сообщение IV // Промышленная ботаника. 2020. Вып. 20, № 2. С. 24–32.
- Dmitriev D. Tribe Erythroneurini Young, 1952. 2003–2009. (web-страница) // (<http://dmitriev.speciesfile.org/taxahelp.asp?key=Erythroneura&keyN=1&lng=En&hc=440>). Проверено: 17.09.2019.
- Jiang H., Saiki T., Watanabe K., Kawakita H., Sato M. Possible vector insect of mulberry dwarf phytoplasma, *Tautoneura mori* Matsumura // Journal of General Plant Pathology. 2005. Vol. 71, Iss. 5. P. 370–372.
- Maejima K., Oshima K., Namba S. Exploring the phytoplasmas, plant pathogenic bacteria // Journal of General Plant Pathology. 2014. Vol. 80, Iss. 3. P. 210–221.
- Martynov V.V., Nikulina T.V. Population surge of zigzag elm sawfly (*Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939): Hymenoptera: Argidae) in the Northern Cis-Azov Region // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8, No 2. P. 135–142.
- Oh S., Pham H.T., Jung S.H. Taxonomic review of the Genus *Tautoneura* Anufriev (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Typhlocybinæ) from Korea, with description of one new species // Zootaxa. 2016. 4169 (1). P. 194–200.
- Seljak G. Notable new findings of Auchenorrhyncha (Hemiptera) in Slovenia // Acta entomologica Slovenica. 2018. Vol. 26, No 2. P. 181–194.
- Song Y., Li Z. Two new species of the genus *Tautoneura* Anufriev 1969 (Hemiptera: Cicadellidae: Typhlocybinæ) from China // The Pan-Pacific Entomologist. 2012. Vol. 89, No 1. P. 32–36.
- Tóth M., Orosz A., Rédei D. Another alien on the horizon? First European record of *Tautoneura polymitusa*, an East Asian leafhopper (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae) // Zootaxa. 2017. 4311 (1). P. 137–144.

***TAUTONEURA POLYMITUSA* OH & JUNG, 2016 (HEMIPTERA: AUCHENORRHYNCHA: CICADELLIDAE): A NEW ALIEN SPECIES OF LEAFHOPPERS IN THE FAUNA OF EASTERN EUROPE**

© 2020 Gubin A.I.*, Martynov V.V.**, Nikulina T.V.***

Public Institution “Donetsk Botanical Garden”, Donetsk 83059, Ukraine.
e-mail: *helmintolog@mail.ru, **martynov.scarab@yandex.ru, ***nikulinatanya@mail.ru

Tautoneura polymitusa Oh & Jung, 2016 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae), a new for Eastern Europe fauna genus and species of leafhoppers, was found on Siberian elm (*Ulmus pumila* L.) in the Donetsk and Lugansk regions of Ukraine and Rostov region of Russia in 2019. In urban plantings the leafhoppers were recorded throughout the whole vegetation period from late March to early November. The species was not found in natural forests and remote from settlements artificial plantations. The number of generations per season was not established. In the sexual structure, a pronounced dominance of females was noted. The most probable invasion vector is an unintentional introduction with transport.

Keywords: Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, *Tautoneura polymitusa*, *Ulmus*, first record, Ukraine, Russia.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПОТЕНЦИАЛЬНОГО ВРЕДИТЕЛЯ КАПУСТЫ *AULACOBARIS CUPRIROSTRIS* (FABRICIUS, 1787) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) В РОССИИ

© 2020 Забалуев И.А.*, Беньковский А.О.** , Орлова-Беньковская М.Я.***

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;
e-mail: *fatsiccor66@mail.ru, **bienkowski@yandex.ru, ***marinaorlben@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.03.2020. После доработки 31.07.2020. Принята к публикации 20.08.2020

В Адлерском районе г. Сочи обнаружен новый для России инвазионный вид жуков-долгоносиков *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricius, 1787). Естественный ареал вида: Северная Африка, Средиземноморье, западная, южная части Центральной и Южная Европа. Наша находка отстоит от ближайших известных ранее более, чем на 1100 км. На газоне, где мы обнаружили трёх жуков этого вида, несколько лет назад были высажены саженцы кустарников. Вектором инвазии могла быть непреднамеренная интродукция с этими саженцами, если они были импортными. *Aulacobaris cuprirostris* питается различными Капустными. В Западной Европе он вредит капусте, поэтому может потенциально представлять опасность для капусты и в Краснодарском крае.

Ключевые слова: Краснодарский край, инвазии жесткокрылых, вредитель, Капустные, капуста.

Введение

В последнее время наблюдается резкий рост числа инвазий жуков-долгоносиков (Curculionidae) в европейскую часть России. С 2000 г. на нашей территории натурализовалось, по меньшей мере, 17 новых чужеродных видов семейства, причём подавляющее большинство из них – вредители деревьев и кустарников. Сведения об этих видах обобщены в главе Curculionidae Справочника по чужеродным жесткокрылым европейской части России [Забалуев и др., 2019].

После публикации Справочника в сборах из г. Сочи был обнаружен новый для России инвазионный вид жуков-долгоносиков. Эта находка и легла в основу настоящего сообщения.

Материал и методика

Экземпляры (1♂ и 2♀) были собраны 4.05.2018 путём энтомологического кошени на газоне у железнодорожной станции Олимпийская деревня, Адлерский район г. Сочи, Краснодарский край (43.4183° с. ш., 39.9414° в. д.) А.О. Беньковским и М.Я. Орловой-Беньковской. Материал хранится в коллекции авторов.

Вид определён по морфологическим признакам с использованием следующих литературных источников: Reitter [1895], Smreczyński [1974]. Кроме того, для сравнения мы использовали материал из Зоологического музея Московского государственного университета.

Ареал вида изучен на основании следующих источников: Hoffmann [1954]; Smreczyński [1974]; Behne [1981]; Wanat [1985]; Heijerman [1993]; Rheinheimer [1994]; Lorenz [1997]; Mazur [2002]; Călin [2003]; Alonso-Zarazaga [2006]; Krátký, Podlussány [2008]; Benedikt et al. [2010]; Caldara et al. [2010]; Germann [2010]; Alonso-Zarazaga et al. [2017]; Delbol [2019]. Также использованы находки, размещённые на Интернет ресурсах: Forum Entomologi Italiani [2020], Galerie du monde des insectes [2020] и Naturaleza y turismo [2020]. Карта ареала составлена при помощи программы DIVA-GIS [Hijmans et al., 2001].

Результаты и обсуждение

Собранные экземпляры относятся к виду *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricius, 1787). Об этом свидетельствуют следующие признаки:

тело ярко-зелёное, металлически-блестящее, сильно вытянутое; длина экземпляров: 3.4–3.5 мм; головотрубка и ноги медные, блестящие; надкрылья голые, удлинённые (в 2 раза длиннее своей ширины), с почти параллельносторонними боками; переднеспинка конической формы, немного шире своей длины, покрыта редкими мелкими точками; головотрубка довольно длинная, крючковидно изогнутая, у самца заметно короче, чем у самки.

Этот вид можно отличить от ряда близких видов, в том числе от широко распространённого на юге России *A. janthina* (Boheman, 1836) по совершенно голым надкрыльям, на которых отсутствуют небольшие короткие белые или серые чешуйки. У *A. gudenusi* (Schultze, 1901) и *A. coerulea* (Scopoli, 1763) надкрылья также голые, но у этих видов переднеспинка гораздо шире своей длины и покрыта заметно более грубыми и густыми точками.

Aulacobaris cuprirostris, согласно современным представлениям [Alonso-Zarazaga et al., 2017], принадлежит к трибе Varidini подсемейства Conoderinae семейства Curculionidae. До 1999 г. этот вид относили к роду *Baris* Germar, 1817 [Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999].

Вид относится к широким олигофагам, питается на различных Капустных: капуста обыкновенная (*Brassica oleracea* L.), двурядка тонколистная (*Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC.), двурядка стенная (*D. muralis* (L.) DC.), горчица (*Sinapis*) [Hoffmann, 1954; Smreczyński, 1974], желтушник (*Erysimum*) [Reitter, 1895]. В Венгрии собран на сердечнице крупковидной (*Cardaria draba* (L.) Desv.) [Krátký, Podlussány, 2008]. Личинка прогрызает ход в сердцевине основания стебля по направлению к корню. В году одна генерация [Scherf, 1964]. В Западной Европе *A. cuprirostris* вредит капусте [Dieckmann, Fritzsche, 1971]. Вид включён в действующие требования Республики Корея, как карантинный объект [Официальные требования..., 2019]. В России этот вид пока экономического значения не имеет, но потенциально может стать новым вредителем капусты.

Нативный ареал *A. cuprirostris*: Северная Африка, Средиземноморье, Западная и Южная Европа, а также южная часть Централь-

ной Европы [Reitter, 1895; Hoffmann, 1954; Smreczyński, 1974; Alonso-Zarazaga et al., 2017] (рис. 1, нативный ареал обозначен зелёным цветом). Это преимущественно западноевропейско-средиземноморский вид, очень обычный, например, в Италии [Colonnelli et al., 2019], но редкий в Центральной и Восточной Европе, где он известен преимущественно по старым литературным указаниям и немногим современным находкам [Benedikt et al., 2010]. В Венгрии он обнаружен только лишь в 2008 г. [Krátký, Podlussány, 2008]. Находки на северо-востоке Румынии (Research Station Vasău) [Călin, 2003] и в Западной Украине (Закарпатье и юго-запад Предкарпатья) [Mazur, 2002] являются самыми восточными, так как вид не найден ни в фауне относительно неплохо изученной Республики Молдова [Poiras, 1998], ни в Крыму и на востоке Украины [Yunakov et al., 2018], не указан он также и для Беларуси [Александрович и др., 1996]. Наша находка в Адлерском районе отстоит от ближайших более чем на 1100 км. В коллекции Зоологического музея МГУ нет экземпляров данного вида, собранных в России и прилегающих странах.

Вектором инвазии могла быть непреднамеренная интродукция с импортными саженцами во время строительства объектов в Олимпийской деревне перед Олимпийскими играми в Сочи 2014 г. На панорамных снимках Яндекс карт [2020] видно, что в 2013 г. на обследованном нами газоне было семь кустарников, которые отсутствовали на снимках 2012 г. Основным поставщиком посадочного материала для Олимпийского парка была Италия (Л.Ю. Иванова, личное сообщение).

Ранее ни один из представителей подсемейства Conoderinae не был зарегистрирован в качестве инвазионного вида ни в России [Забалуев и др., 2019], ни в Европе [Sauvard et al., 2010]. Единственный известный нам случай связан с видом *Aulacobaris lepidii* (Germar, 1823), который был в 1977 г. завезён из Западной Европы в США и натурализовался в штате Иллинойс [Bouseman et al., 1978].

Дополнительным аргументом, подтверждающим, что *A. cuprirostris* является чужеродным видом, служит то, что одновременно вместе с ним были обнаружены и другие

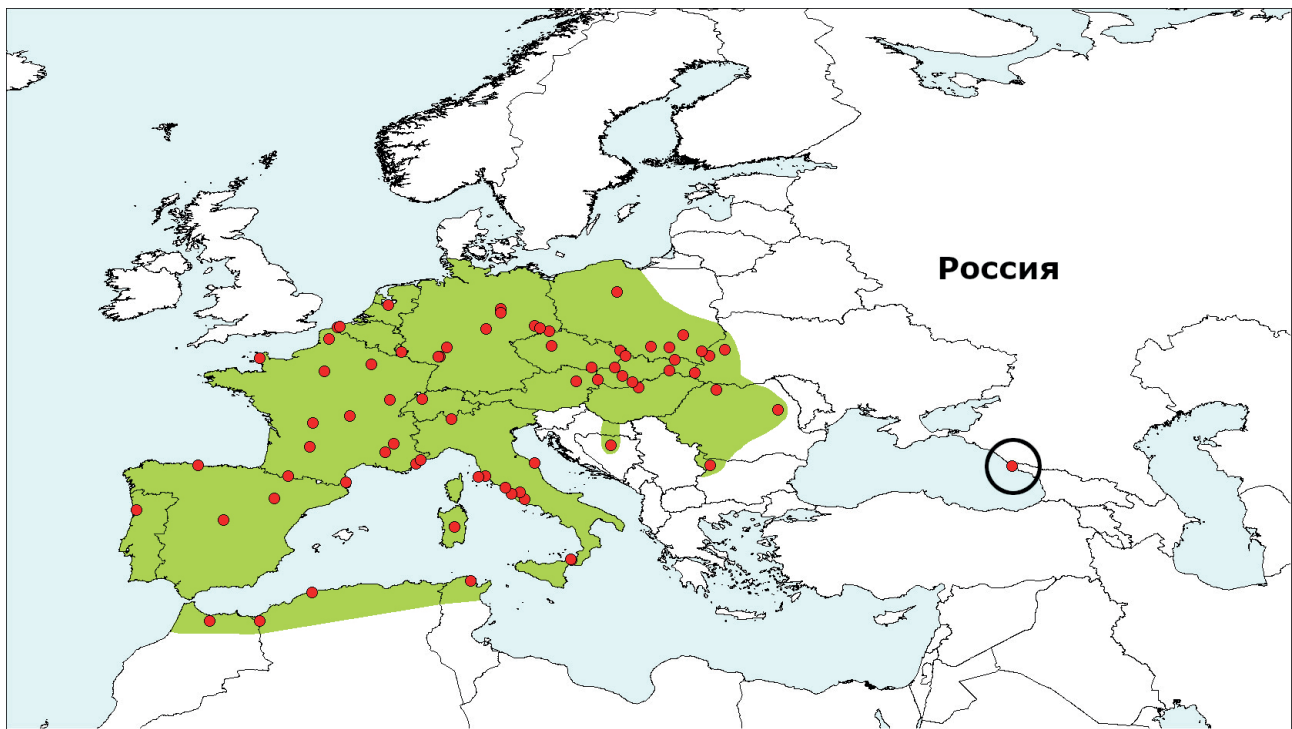


Рис. 1. Распространение долгоносика *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricius, 1787) в Европе и Северной Африке. Красными кружками обозначены пункты находок вида. Чёрным кольцом обведён пункт нашей находки в России. Зелёным цветом закрашен нативный ареал.

долгоносики, прежде известные только из Западной Европы: *Otiorhynchus armadillo* (Rossi, 1792), *O. armatus* Boheman, 1842, *O. aurifer* Boheman, 1842 и *Pachyrhinus lethierryi* (Desbrochers, 1875) [Забалуев и др., 2019].

Необходимо проводить мониторинг посадок капусты в Краснодарском крае, чтобы определить, натурализовался ли там *A. cuprirostris* и наносит ли он ущерб.

Благодарности

Мы признательны А.А. Гусакову (Зоологический музей МГУ, Москва) и В.Ю. Савицкому (МГУ, Москва) за возможность ознакомиться с коллекцией долгоносиков Зоологического музея МГУ, а также Л.Ю. Ивановой (руководитель садово-парковой службы ООО «Имеретинский сервис») за информацию об источниках импортного посадочного материала, использованного при озеленении олимпийских объектов Сочи.

Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 16-14-10031.

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

- Александрович О.Р., Лопатин И.К., Писаненко А.Д., Цинкевич В.А., Снитко С.М. Каталог жесткокрылых (Coleoptera) Беларуси. Минск: ФФИ РБ, 1996. 103 с.
- Забалуев И.А., Беньковский А.О., Карпун Н.Н. Curculionidae Долгоносики // В кн.: Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Сост. М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. С. 219–274.
- Официальные требования Республики Корея к зерну (Электронный документ) // Федеральный центр оценки безопасности и качества зерна и продуктов его переработки. 2019 // (<http://www.fczerma.ru/Downloader.aspx?file=/Files/Memorandums/Корея/Корея.pdf>). Проверено 19.03.2020.
- Яндекс карты, 2020 // (<https://yandex.ru/maps/239/sochi/search/43.418377%2C%2039.941583/?l=stv%2Csta&ll=39.942127%2C43.418286&panorama%5Bdirection%5D=212.126560%2C0.195218&panorama%5Bfull%5D>)

- =true&panorama%5Bid%5D=1312001682_787239096_23_1385305249&panorama%5Bpoint%5D=39.941421%2C43.418664&panorama%5Bspan%5D=120.000000%2C63.958903&ssl=37.214382%2C55.991893&sspn=0.087032%2C0.031318&z=19. Проверено 19.03.2020.
- Alonso-Zarazaga M.A. Preliminary checklist of the Curculionoidea (Coleoptera) of Comunidad de Madrid (Spain) // *Graellsia*. 2006. Vol. 62. P. 43–52.
- Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlavác P., Korotyaev B., Lyal C.H.C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trizna M., Velázquez de Castro A.J., Yunakov N.N. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea // *Monografías electrónicas S.E.A.* 2017. Vol. 8. 729 p.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C. A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis, 1999. 315 p.
- Behne L. Zur Verbreitung und Biologie bemerkenswerter Rüsselkäferarten im Bezirk Magdeburg // *Entomologische Nachrichten und Berichte*. 1981. Vol. 25. P. 113–120.
- Benedikt S., Borovec R., Fremuth J., Krátký J., Schön K., Skuhrovec J., Trizna M. Annotated checklist of weevils (Coleoptera: Curculionoidea excepting Scolytinae and Platypodinae) of the Czech Republic and Slovakia // *Klapalekiana*. 2010. Vol. 46. P. 1–363.
- Bouseman J.K., Sherrod D., Eastman C., Luckmann W.H., Randell R., White C. Note on the Establishment in Illinois of *Baris lepidii*, a Destructive European Weevil // *Bulletin of the ESA*. 1978. Vol. 24. P. 407–408.
- Caldara R., Pesarini C., Colonnelli E., Baviera C.V. Contributo alla revisione della collezione coleotterologica Francesco Vitale: Coleoptera Curculionoidea (Prima parte) // *Memorie della Società Entomologica Italiana*. 2010. Vol. 89. P. 229–257.
- Călin M. Researches of the diversity fauna in cabbage culture // *Studii si Comunicari*. 2003. Vol. 18. P. 133–137.
- Colonnelli E., Forbicioni L., Ruzzier E. Taxonomic notes on some Curculionidae from the Tuscan Archipelago, Italy (Coleoptera) // *Memoirs on Biodiversity*. 2019. Vol. 4. P. 63–67.
- Delbol M. Catalogue des Curculionoidea de Belgique. 2019 (Электронный документ) // (<http://www.curculionidae.be/catalogue.php>). Проверено 19.03.2020.
- Dieckmann L., Fritzsche R. Pflanzenschädlinge. Band 7. Käfer. Radebeul: Neumann-Verlag, 1971. 265 p.
- Forum Entomologi Italiani (Электронный ресурс) // (<https://www.entomologiitaliani.net/>). Проверено 19.03.2020.
- Galerie du monde des insectes (Электронный ресурс) // (<https://www.galerie-insecte.org/>). Проверено 19.03.2020.
- Germann Ch. Die Rüsselkäfer (Coleoptera, Curculionoidea) der Schweiz – Checkliste mit Verbreitungsangaben nach biogeografischen Regionen // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*. 2010. Vol. 83. P. 41–118.
- Heijerman T. Naamlijst van de snuitkevers van Nederland en het omliggende gebied (Curculionoidea: Curculionidae, Apionidae, Attelabidae, Urodontidae, Anthribidae en Nemonychidae) // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*, 1993. Vol. 5. P. 19–46.
- Hijmans R.J., Guarino L., Cruz M., Rojas E. Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. *Plant Gen Res Newsl*. 2001. P. 15–19.
- Hoffmann A. Coléoptères Curculionides (Deuxième Partie). Faune de France, Volume 59. Paris: Lechevalier, 1954. P. 487–1208.
- Krátký J., Podluszány A. New weevil species in the fauna of Hungary (Coleoptera: Curculionoidea) // *Folia Entomologica Hungarica*. 2008. Vol. 69. P. 185–188.
- Lorenz J. Die phytophage Käferfauna von Ruderal- und Brachflächen in der Stadt Dresden // *Entomologische Nachrichten und Berichte*. 1997. Vol. 41 (3). P. 157–165.
- Mazur M. The distribution and ecology of weevils (Coleoptera: Nemonychidae, Attelabidae, Apionidae, Curculionidae) in western Ukraine // *Acta zoologica cracoviensia*. 2002. Vol. 45 (3). P. 213–244.
- Naturaleza y turismo (Электронный ресурс) // (<https://www.asturnatura.com/>). Проверено 19.03.2020.
- Poiras A.A. Catalogue of the weevils (Coleoptera, Curculionoidea) and their host plants in the Republic of Moldova. Sofia; Moscow: Pensoft Publishers, 1998. 156 p.
- Reitter E. Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren: Curculionidae. 3 Theil. (Stierlin's 20. Gruppe Coryssomerini und 28. Baridiini). XXXIII. Heft. Paskau: H. Büsing, 1895. 31 p.
- Rheinheimer J. Bemerkenswerte Käferfunde aus Südwestdeutschland // *Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart*. 1994. Vol. 29. P. 78–80.
- Sauvard D., Branco M., Lakatos F., Faccoli M., Kirkendall L.R. Weevils and Bark Beetles (Curculionoidea) Chapter 8.2 / Eds. Roques A. et al. Alien terrestrial arthropods of Europe // *BioRisk*, 2010. Vol. 4(1). P. 219–266.
- Scherf H. Die Entwicklungsstadien der Mitteleuropäischen Curculioniden (Morphologie, Bionomie, Ökologie) // *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. 1964. Vol. 506. P. 1–335.
- Smreczyński S. Ryjkowce – Curculionidae. Podrodzina – Curculioninae. Plemiona: Barini, Coryssomerini, Ceutorhynchini. Klucze do oznaczania owadów Polski. XIX (98e). Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1974. 180 p.
- Wanat M. Nowe i rzadkie gatunki ryjkowców (Coleoptera, Curculionidae) z Polski [New and rare species of weevils from Poland] // *Polskie pismo entomologiczne*. 1985. Vol. 55 (1). P. 65–71.
- Yunakov N., Nazarenko V., Filimonov R., Volovnik S. A survey of the weevils of Ukraine (Coleoptera: Curculionoidea) // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4404 (1). 494 p.

FIRST RECORD OF POTENTIAL CABBAGE peSt *AULACOBARIS CUPRIROSTRIS* (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) IN RUSSIA

© 2020 Zabaluev I.A.*, Bienkowski A.O.***, Orlova-Bienkowskaja M.J.***

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia;
e-mail: *fatsiccor66@mail.ru, **bienkowski@yandex.ru, ***marinaorlben@yandex.ru

The invasive weevil *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricius, 1787) is firstly detected in Russia, namely in Adler district of the city of Sochi. Native range of this species is in Northern Africa, Mediterranean region, Western Europe, Southern Europe and southern part of Central Europe. We have found three specimens of this species more than 1100 km apart from his previously known range on the lawn, where the seedlings of shrubs were planed several years ago. The weevils could be unintentionally introduced with these imported seedlings. *Aulacobaris cuprirostris* feeds on different species of Brassicaceae and is a pest of cabbage in Western Europe. Therefore, it could potentially become a pest in Krasnodar Territory.

Keywords: Krasnodar Territory, invasion of beetles, pest, Brassicaceae, cabbage.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЯН БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN.) В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

© 2020 Кривошеина М.Г.^{а,*}, Озерова Н.А.^{б,**}, Петросян В.Г.^{а,***}

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

^б Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва 109012, Россия;

e-mail: *kriv2260@rambler.ru, **ozerova-nad@yandex.ru, ***vgpetrosyan@gmail.com.

Поступила в редакцию 19.08.2019. После доработки 30.06.2020. Принята к публикации 11.08.2020.

Представлены результаты экспериментальных работ по возможности естественного распространения семян борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в зимний период. Было установлено, что на зонтиках этого чужеродного растения зимой сохраняются жизнеспособные семена. Опадание одиночных семян в течение зимнего периода мало чем отличается от опадания в летне-осенний период. Показано, семена под действием разных факторов, в частности, под воздействием сильных порывов ветра, могут перемещаться на расстояния до 5 м от материнского растения. Выявлено, что семена способны также перемещаться вместе с отломившимися зонтиками на расстояния, многократно превышающие дистанции естественного разлёта одиночных семян. Экспериментальные наблюдения по перемещению зонтиков на расстояние 40±9 м в течение 15 минут позволяют утверждать, что дальность перемещения зонтиков может составлять сотни метров по ровной поверхности заледенелых дорог. Высокая всхожесть семян, оставшихся на зонтиках, позволила сделать вывод о том, что меры борьбы с борщевиком Сосновского должны включать уничтожение сухостойных растений с семенами до образования устойчивого снежного покрова.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, инвазия, анемохория, векторы распространения, зимний период.

Введение

Борщевик Сосновского – опасное инвазионное растение, захватившее огромные пространства на территории России [Распространение..., 2020]. Распространение его на территории некоторых регионов приобрело масштабы экологической катастрофы и потребовало вмешательства правительственных органов. Так, на территории Московской обл. было принято постановление Правительства Московской области от 5 октября 2018 г. N 705/35 и выделено 300 млн рублей для истребления этого сорняка [Очистим Подмоскowie..., 2019]. После составления интерактивной карты распространения борщевика Сосновского стартовала массовая кампания по его уничтожению, и в конце 2018–2019 г. на территории области предприняты масштабные мероприятия по борьбе с сорняком. Основными способами борьбы стали многократное кошение и применение гербицидов. Значительная часть площадей была очищена, но проблему пока не удалось решить полнос-

тью [Далькэ и др., 2018; Самые опасные..., 2018]. Одиночные растения борщевика Сосновского стали появляться в новых местах, удалённых от ближайших популяций. Встал вопрос, каким образом семена могли оказаться вдали от рек (не принесены водой), автомобильных трасс и железнодорожных путей или заражённых борщевиком сельскохозяйственный угодий. Достоверных сведений о том, что семена поедаются и разносятся птицами, пока не имеется.

Борщевик Сосновского – растение-монокарпик. Он размножается при помощи семян, причём одно растение в зависимости от его размеров продуцирует, по данным разных авторов, от 15 000 до 20 000 семян [Прохоров и др., 2016]. Из-за своего сравнительно большого веса (12–14 мг) [Соколов и др., 1955] семена обычно опадают и прорастают вблизи материнской особи [Виноградова и др., 2010]. Отдельные молодые растения зарегистрированы на расстоянии до 6 м от материнской группировки [Панасенко, 2017].

Существует мнение, что в зимний период семена борщевика могут разноситься на значительные расстояния по снегу [Nielsen et al., 2005]. Однако в литературных источниках, где была высказана такая точка зрения, не приводятся результаты конкретных исследований. Семена, вовремя опавшие с растения в конце лета – начале осени, в зимний период скрыты под снегом и не могут перемещаться. Но часть семян может оставаться на сухих зонтиках. Вопрос, насколько жизнеспособны семена описываемого чужеродного растения, остающиеся на зонтиках в зимний период в условиях Московской обл., – остаётся открытым. Возможно, на сухих цветоносах остаются неполноценные семена. Если хотя бы часть этих семян жизнеспособна, то могут ли они давать начало новым ценопопуляциям? Все мероприятия по борьбе с *H. sosnowskyi* заканчиваются осенью, и зимой мы часто наблюдаем пространства, покрытые сухостоями борщевиков с зонтиками. Таким образом, исследование особенностей распространения данного растения в зимний период и всхожести его семян, сохраняющихся на зонтиках, имеет большое значение для планирования мероприятий по борьбе с этим опасным инвазионным видом.

Изученность всхожести семян

H. sosnowskyi

Качество семян борщевика и особенности их прорастания были изучены в СССР ещё в 1940-е гг. [Krivoshchina, Ozerova, 2019]. В силу того, что результаты этих работ или не были опубликованы вовсе или увидели свет в малоизвестных изданиях, они мало знакомы современным исследователям, которые вынуждены в настоящее время возвращаться к детальному изучению этого актуального вопроса [Dalke et al., 2015].

Биология и агротехника борщевика Сосновского стали объектами пристального исследования советских учёных с первых лет его изучения в качестве новой силосной культуры. Уже в 1948 г., опираясь на результаты первых опытных посевов, сотрудники Полярно-альпийского ботанического сада разработали рекомендации, согласно кото-

рым в условиях Мурманской обл. посев следует производить свежееубранными семенами с конца августа до 10 сентября. Если посев решено было отложить до весны, то после уборки семена рекомендовалось стратифицировать во влажном песке. Запрещалось хранить их в сухом месте [Отчёт ... за 1948 г., Архив РАН].

Исследования учёных Коми филиала Академии наук СССР, проводившиеся в 1953–1957 гг., выявили, что по своему качеству семена борщевика Сосновского неоднородны. Лучшие семена образуются на центральных зонтиках растения, и их всхожесть может достигать 40–70%; семена на боковых зонтиках чаще не дозревают, и всхожесть их ниже [Отчёт ... за 1957 г., Архив РАН].

Было также установлено, что наиболее дружные всходы давали семена, посеянные осенью. Семена, высеваемые весной, в условиях Коми АССР требовали обязательной стратификации длительностью 60–90 дней. В ходе более длительной стратификации (120–130 дней) образовывались переросшие росточки, которые легко обламывались и пересыхали [Отчёт ... за 1956 г., Архив РАН]. В климатических условиях Ленинградской обл. около 50–60% семян прорастали после 60–70-дневной стратификации, до 12% – на второй и третий год после их посева и лишь незначительная часть – после 20–30-дневной стратификации [Соколов и др., 1955].

Семена для размножения борщевика Сосновского выращивали в питомниках и полностью собирали [Отчёт ... за 1968 г., Архив РАН]. Использование *H. sosnowskyi* в качестве сельскохозяйственной культуры на силос предполагало кошение растений несколько раз в сезон, поэтому они не образовывали сохраняющихся в поле на зиму сухих цветоносов. Вопрос о качестве семян, оставшихся на зиму на зонтиках, не возникал и остаётся не изученным до настоящего времени.

Таким образом, можно сделать вывод, что наиболее жизнеспособные семена борщевика образуются на центральных зонтиках и сразу после созревания опадают на поверхность почвы в конце лета – осенью. Эти семена оказываются под снегом, который при мощности более 40 см хорошо изолирует холод и

защищает их от воздействия низких температур [Чадин и др., 2018]. Следовательно, в этом случае они находят наилучшие условия для стратификации, обязательной для их прорастания. Очевидно, что семена, оставшиеся на зонтиках, оказываются в худших условиях, так как они могут погибнуть от воздействия низких температур или пересыхания.

Цель настоящего исследования – выявить наличие жизнеспособных семян борщевика Сосновского, остающихся на сухих цветоносах в зимний период, и оценить дальность перемещения семян ветром (анемохория) и по снежному покрову.

Материалы и методы

Наблюдения проводились в период с января по март 2018 г., с ноября 2018 г. по март 2019 г. и в январе 2020 г. на пустыре у линии электропередач в окрестностях микрорайона им. Первого Мая (Горенский лесопарк, Балашихинский р-н Московской обл.; N55.798704°; E37.849620°) и на пустыре у линии электропередач в Измайловском лесопарке (г. Москва; N55.787972°; E37.837927°) (рис. 1)

Объектом наблюдения стали сухостойные растения борщевика Сосновского, на зонти-

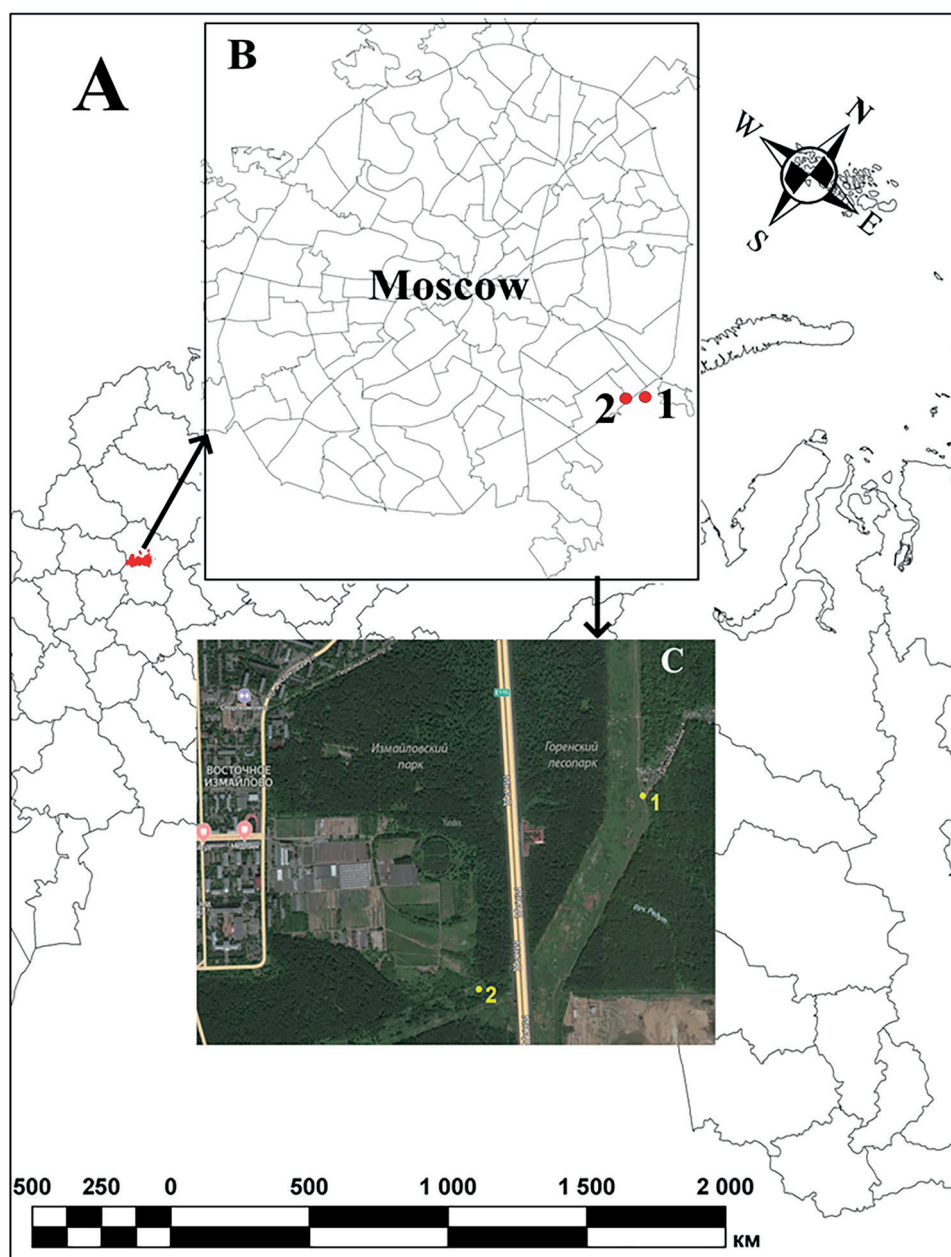


Рис. 1. Район исследования борщевика Сосновского: А – карта европейской части России, В – карта большой кольцевой дороги в Москве, С – места сбора семян в Горенском (1) и Измайловском (2) парках.

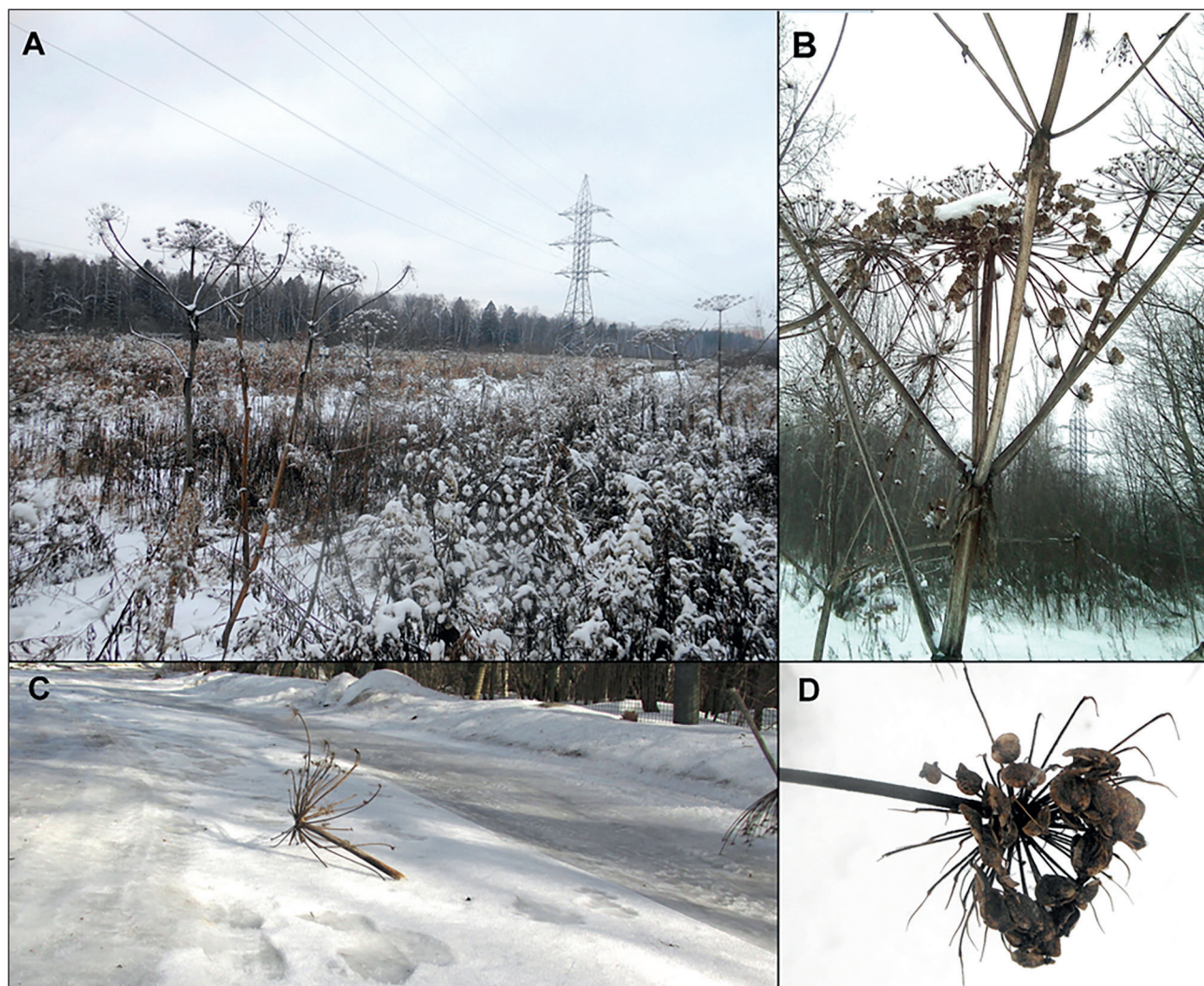


Рис. 2. Характерное местообитание борщевика Sosnovского на окраине города Москвы, где А – местообитание, в котором проводились сборы семян с сухостойных борщевиков (Горенский лесопарк, дата съёмки 5.01.2018); В – растение с необлетевшими семенами (дата съёмки 2.02.2019 г., Измайловский парк); С – отломившийся зонтик на просёлочной дороге (09.03.2019, Горенский лесопарк), D — семена растения крупным планом.

ках которых к моменту наблюдения сохранялись семена (рис. 2). Сбор семян проводился раз в месяц преимущественно с одних и тех же растений, которым для их идентификации присваивались номера, а сами цветоносы помечались в поле ленточками. Сбор осуществлялся как с центральных, так и с боковых зонтиков.

В 2018 г. все семена были собраны с сухих борщевиков, растущих в Горенском лесопарке. В феврале-марте 2018 г. сборы семян с растений № 1, 2 и 3 не проводились ввиду того, что к этому времени все зонтики оказались пустыми, и поэтому семена были дополнительно собраны с растений № 5 и 6. В 2019 г. в ходе эксперимента в феврале и марте были дополнительно собраны семена с растений №

1а (в Горенском лесопарке, рис. 1), № 5 и 6 (в Измайловском лесопарке, рис. 1). К концу марта 2019 г. все зонтики стояли практически пустыми, поэтому 31 марта сбор семян был осуществлен с поверхности таявшего снега.

Семена, собранные с каждого растения в количестве 17–40 шт., помещались в чашки Петри для проращивания на период примерно трёх недель – одного месяца, затем производился подсчёт количества проростков.

В феврале-марте 2019 г. в Горенском лесопарке и в январе 2020 г. в Измайловском лесопарке в штилевую и ветреную погоду с устойчивым по скорости и направлению ветром были проведены наблюдения за дальностью перемещения одиночных семян. Для этого заранее было собрано 800 семян. Чтобы они

при разлёте не мешали друг другу, их сбрасывали партиями по 20 штук в 10 повторностях при скоростях ветра, которые господствуют в районе исследования (от 0 до 15 м/с). Семена запускали с высоты 2.5 м, которая соответствовала высоте растений ближайшей ценопопуляции. Измерение скорости ветра проводилось при помощи анемометра «Мегеон 11002» на высоте 2.5 м. Направление ветра во время эксперимента не менялось.

В Горенском лесопарке в марте 2019 г. в ветреный день при порывистом ветре от 0.5 до 7 м/с был поставлен эксперимент по перемещению ветром по снегу отломившихся естественным путём 10 зонтиков с семенами. При постановке эксперимента по изучению движения отломившихся зонтиков скорость ветра была измерена на высоте 0.5 м над уровнем снежного покрова. Дальность перемещения была измерена при помощи рулетки. Время эксперимента составило 15 мин, так как в течение данного промежутка времени мы могли наблюдать ветер, устойчивый по скорости и направлению. Во время эксперимента велась фото- и видеосъемка фотоаппаратом «Canon Powershot SX170 IS».

Статистический анализ экспериментальных данных

Для оценки влияния скорости ветра на дальность перемещения одиночных семян был проведён однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с помощью модели типа I, то есть при заданной скорости ветра от 0 м/с до 15 м/с мы сравнивали средние значения долей семян, которые расселились на расстояние 0–0.5 м, 0.5–1, ... 4.5–5 м от материнского растения. Если ANOVA анализ показал, что существуют статистически значимые различия, тогда использовали Post Hoc множественный тест Тьюки HSD для того, чтобы определить, какие интервалы различаются друг от друга. Для того, чтобы выявить влияния типа и характера перемещения зонтиков на их расстояние в зимний период, мы использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Причём первый фактор имеет три уровня (1 – движение прямо; 2 – по ломаной, 3 – возвратное (по окружности)), а вто-

рой фактор – два уровня (1 – с остановками, 2 – продолжение движение, в том числе в обратном направлении).

Для сравнения потенциальной возможности прорастания семян борщевика Сосновского, посеянных в разные месяцы зимы, мы использовали критерий хи-квадрат (χ^2) для сравнения пропорции проросших семян [Zag, 2010].

Статистический анализ экспериментальных данных выполнен с помощью интегрированного пакета Biosystem office [Петросян, 2014].

Результаты и их обсуждение

В ходе полевых наблюдений было выявлено, что в течение зимнего периода оставшиеся на зонтиках семена постепенно опадают и разлетаются на разные расстояния в зависимости от скорости ветра. Результаты анализа разлёта семян от материнского растения при различной скорости ветра представлены на рис. 3. Экспериментальные данные показывают, что дальность разлёта одиночных семян от материнского растения в зимний период варьирует от 0 до 5 м. При скорости ветра 0 м/с, то есть при отсутствии ветра, семена, разлетаются неравномерно ($F=79.02$; $P<<0.001$), и 67% семян падают на расстояние не более 0–0.5 м, 30% – в пределах до 1 м, и не более 3% – в интервале от 1 до 1.5 м (рис. 3А). При скорости ветра 5 м/с наибольшее количество семян было выявлено на расстоянии от 0.5 до 1 м (50%) и на расстоянии от 1 до 1.5 м – до 34% (рис. 3В). Эта же закономерность сохраняется при скорости ветра 10 м/с, то есть при этой скорости доля семян, разлетевшихся на расстояние от 0.5 до 1 м и 1 до 1.5 м, составляет 31 и 22%, соответственно (рис. 3С). Однако эта закономерность нарушается при скорости ветра 15 м/с. Для этой скорости наибольшее количество семян выявлено на расстоянии от 2.5 до 3 (25%) и от 3 до 3.5 м (29%) (рис. 3D). Поскольку в зимний период скорость ветра меняется случайным образом, то наиболее корректный характер распределения семян от материнского растения представлен на рис. 3Е.

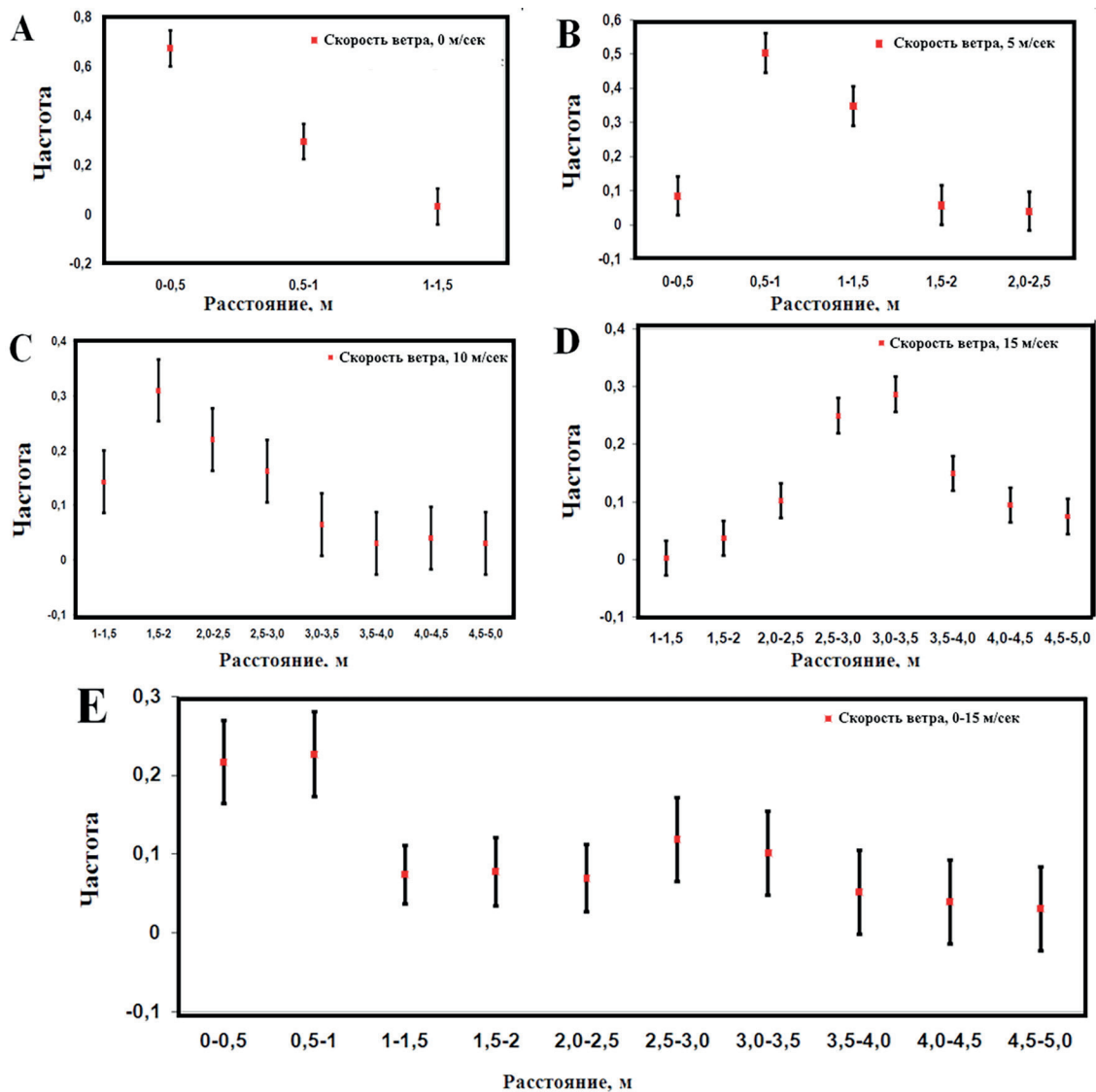


Рис. 3. Характер распределения и дальность разлёта одиночных семян борщевика Сосновского (*H. sosnowskyi*) от материнского растения в зависимости от скорости ветра в зимний период. Неравномерный характер разлёта семян от материнского растения подтверждается для всех скоростей ветра с помощью однофакторного дисперсионного анализа – А–F=79.02; $P < 0.001$; В–F=50.4; $P < 0.001$; С–F=12.3; $P < 0.001$; D–F=35.1; $P < 0.001$.

На рис. 3Е представлен случай, который в наибольшей степени близок к реальному распределению семян. Из этого рисунка следует, что наибольшее количество семян ожидается на расстоянии от 0 до 1 м (до 45%) и на расстоянии от 2.5 до 3.5 м (22%). Из нашего анализа также следует, что доля семян, улетевших на расстояние от 3.5 до 5 м, составляет 3%.

Для того, чтобы проверить, насколько далеко семена могут распространяться по снегу в ветреную погоду зимой вместе с зонтиками, мы оценивали их перемещения в зависимости от типа и характера движения. Нами было отмечено три типа перемещения

зонтиков. Дальность перемещения зонтиков в течение 15 мин по поверхности снежного покрова в зимний период в зависимости от типа представлена на рис. 4. Некоторые зонтики двигались по прямой с периодически остановками (рис. 4А). После остановок происходило раскачивание зонтиков ветром и дальнейшее движение в ту же сторону. Если такие зонтики не встречали препятствий, то они продолжали двигаться по дороге в среднем на 40 ± 9 м. Второй способ передвижения зонтиков представлял собой ломаную линию. Такие зонтики вращались в процессе движения, передвигались на меньшие расстояния и в результате останавливались в 15 ± 14 м от

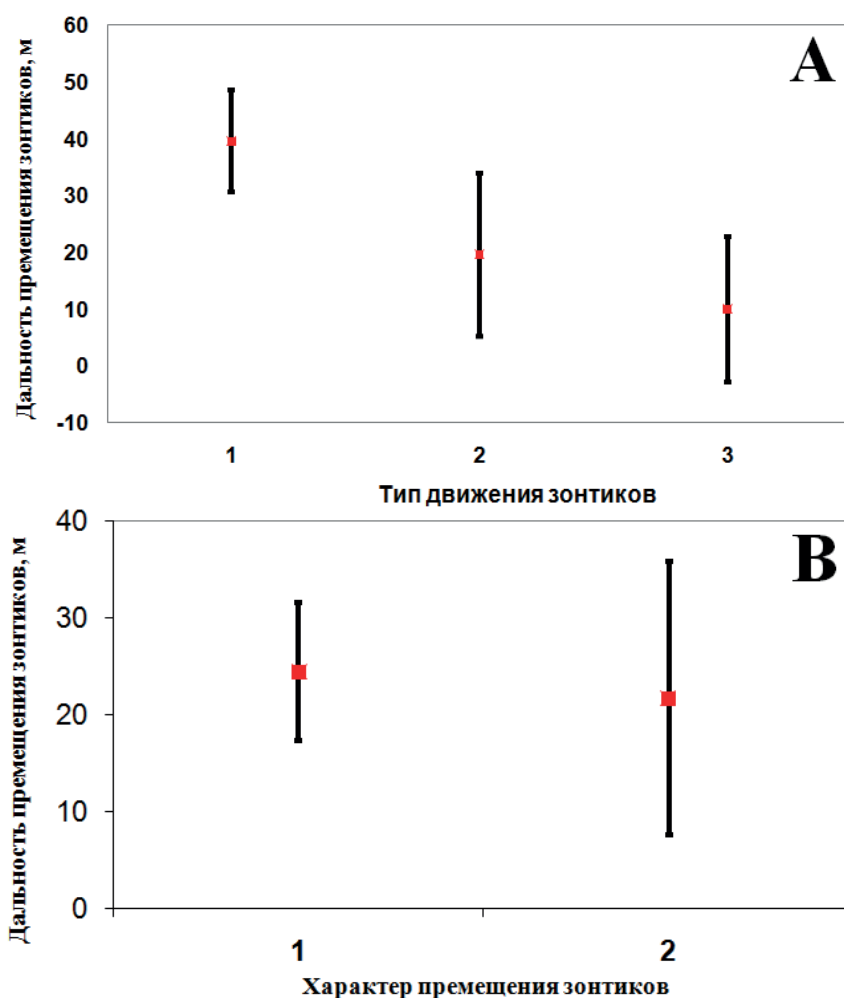


Рис. 4. Дальность перемещения зонтиков по поверхности снежного покрова в зимний период (ноябрь – март): А – в зависимости от типа движения (1 – прямо; 2 – по ломаной, 3 – возвратное (по окружности) и В – в зависимости от характера перемещения (1 – с остановками, 2 – продолжение движения в том числе в обратном направлении).

материнского растения. Перемещение таких зонтиков вскоре прекращалось около какого-либо препятствия.

Третий способ передвижения мы наблюдали для зонтиков, постоянно поворачивающихся под действием ветра. Такие зонтики периодически возвращались почти на исходную позицию, и дальность их перемещения была наименьшей, 9 ± 12 м ($F=11.6$; $P=0.001$). В результате они обычно застревали в кустарнике, в придорожных ямах или сетке забора, и их дальнейшее движение было невозможно (рис. 4).

Таким образом, результаты экспериментов показывают, что семена борщевика Сосновского, сохраняющиеся в зимний период на сухостойных растениях, могут распространяться на значительные расстояния. Однако для успеха образования новых ценопопуляций имеет решающее значение жизнеспособность

переместившихся семян, которая была проверена нами в ходе второй серии экспериментов.

Исследование прорастания семян *H. sosnowskyi*, посеянных в период с ноября по март, представлено на рис. 5. Анализ показал, что доля семян, посеянных в осенне-зимний период ноябрь – январь, существенно меньше, чем в феврале или в марте (Хи-квадрат=10.2; $DF=2$; $P=0.006$). Наибольшие значения доли проростков (ДП) (Ноябрь-Январь-ДП= 0.01, $n=199$; Февраль-ДП= 0.065, $n=200$; Март-ДП= 0.073, $n=246$) выявлены для марта (рис. 5).

По данным Н.Н. Панасенко [2017], в летне-осенний период основная масса семян от материнского растения самостоятельно распространяется в основном на 1–4 м и на расстоянии более 6 м молодые растения не обнаруживаются. Результаты наших экспериментов, проведённых в зимний период,

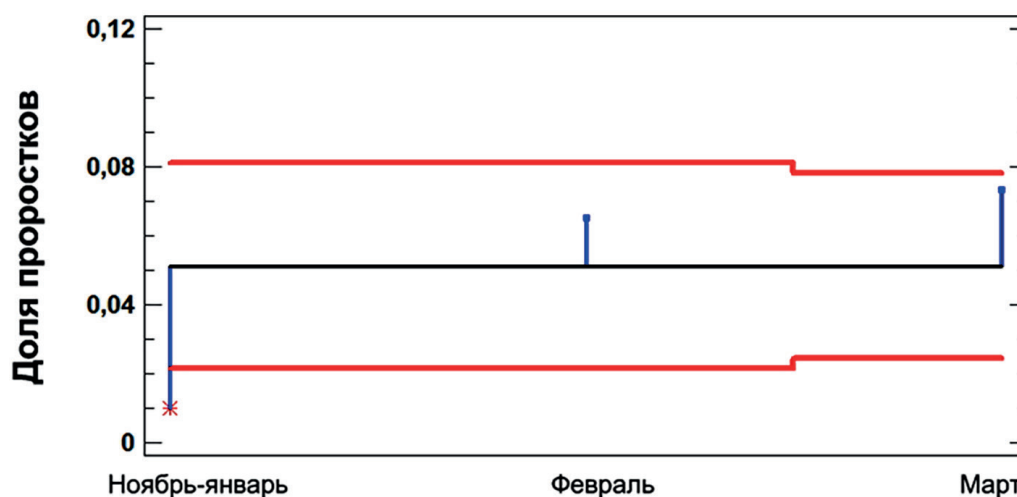


Рис. 5. Доля проростков от числа семян, посеянных в период с ноября по март. Красные линии показывают 95%-й доверительный интервал, который указывает, какие пропорции различаются статистически значимо.

показывают, что расстояние, на которое улетают семена, опадающие поодиночке, остаётся практически таким же. По нашим наблюдениям, после падения на снег плоские семена борщевика могут продвинуться на 0–10 см, после чего попадают в микроуглубления снежного покрова или прилипают к снегу вблизи растения, как это происходит с семенами других видов растений в природе [Евстигнеев и др., 2017]. В ясную солнечную погоду они нагреваются солнцем и растапливают снежный наст или лёд, погружаясь в их толщу. Таким образом, опадение одиночных семян в зимний период не способствует существенному расширению ценопопуляции.

Нами было впервые установлено, что в зимний период существует ещё один способ распространения семян борщевика Сосновского естественным путём. Некоторые зонтики с семенами под действием разных факторов (налипания мокрого снега, сильных порывов ветра, под тяжестью птиц и др.) могут отламываться и впоследствии самостоятельно перемещаться. Результаты проведённых экспериментов показали, что под действием ветра в течение 15 мин зонтик может преодолевать расстояние (40 ± 9 м), которое значительно превышает дальность разлёта одиночных семян. С учётом того, что семена, оставшиеся на сухих цветоносах, успешно проходят стратификацию, такой способ распространения может служить источником образования новых ценопопуляций вдали от материнской.

Выводы

1. На зонтиках борщевика Сосновского в зимний период сохраняются жизнеспособные семена.
2. В зимний период одиночные семена разлетаются примерно на такое же расстояние, как и в летне-осенний период.
3. Семена способны перемещаться вместе с отломившимися зонтиками на расстояния, которые многократно превышают дистанции естественного разлёта одиночных семян. Экспериментальные наблюдения по перемещению зонтиков на расстояние 40 ± 9 м в течение 15 мин позволяют утверждать, что дальность перемещения зонтиков может составлять сотни метров по ровной поверхности заледенелых дорог.
4. Небезопасно оставлять без внимания нескошенное растение с зонтиками на зиму. Меры борьбы с борщевиком Сосновского должны включать уничтожение зонтиков с семенами до образования устойчивого снежного покрова.

Финансирование работы

Исследование проведено при поддержке проекта РФФ (№ 16-14-10323).

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

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- 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. Т. 11. № 3. С. 44–61.
- Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. 2017. № 1. С. 45–52.
- Отчёт о научно-исследовательской деятельности Института биологии Коми филиала АН СССР за 1968 год [на 63 листах] // Архив Российской академии наук (РАН). Ф. 1677. Оп. 2. Д. 6. Л. 3.
- Отчёт о научной деятельности Кольской научно-исследовательской базы Академии наук СССР за 1948 г. [на 538 листах] // Архив Российской академии наук (РАН). Ф. 188. Оп. 2 (41–50). Д. 20. Л. 535.
- Отчёт о работе биологических отделов (почвоведения, биологии, животноводства и зоологии и леса) Коми филиала Академии наук СССР за 1956 год [на 192 листах] // Архив Российской академии наук (РАН). Ф. 534. Оп. 11. Д. 61 (375). Л. 90.
- Отчёт о работе биологических отделов Коми филиала Академии наук СССР за 1957 год [на 273 листах] // Архив Российской академии наук (РАН). Ф. 534. Оп. 11. Д. 82 (396). Л. 106.
- Очистим Подмосковье от борщевика вместе! (Электронный документ) // (<https://dobrodel.mosreg.ru/borshevik>). Проверено 12.08.2019.
- Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 2. С. 95–106.
- Петросян В.Г. Интегрированная система управления базами данных и статистического анализа биологических данных – Biosystem office. Федеральная служба по интеллектуальной собственности. Номер свидетельства – 2014663194, Дата регистрации – 18 декабря 2014 г. // (http://www1.fips.ru/fips_serv1/fips_serv1let?DB=EVM&DocNumber=2014663194&TypeFile=html). Проверено 05.06.2017.
- Прохоров В.Н., Мишина М.Ю., Ламан Н.А., Росоленко С.И., Тимофеева И.В. Способ определения жизнеспособности семян борщевика Сосновского. Патент на изобретение ВУ 20369 С1 2016.08.30.
- Распространение инвазивных видов растений (на примере борщевика Сосновского) (Электронный ресурс) // (<https://ib.komisc.ru/add/rivr>). Проверено 30.06.2020.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: КМК, 2018. 688 с.
- Соколов В.С., Медведев П.Ф., Марченко А.А. Силосные растения и их культура в нечернозёмной полосе. М.; Л.: АН СССР, 1955. 196 с.
- Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В. Оценка морозостойкости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) после удаления снежного покрова в ранневесенний период // РЖБИ. 2018. № 4. С. 105–116.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy 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. 10(11): e0142833. doi:10.1371/journal.pone.0142833.
- Krivosheina M.G., Ozerova N.A. Introduction of *Sosnowsky's* hogweed as a cause of landscape transformation // IOP: Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 350. 012013.
- Nielsen C., Ravn H.P., Nentwig W. and Wade M. (eds.). The Giant Hogweed Best Practice Manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe // Forest & Landscape Denmark, Hoersholm, 2005. 44 pp.
- Zar J.H. Biostatistical Analysis. New Jersey: Prentice Hall, 2010. 944 p.

DISTRIBUTION OF SEEDS OF THE GIANT HOGWEED (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN.) IN THE WINTER PERIOD

© 2020 Krivosheina M.G.^{a, *}, Ozerova N.A.^{b, **}, Petrosyan V.G.^{a, ***}

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, 119071 Russia;

^b S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology, the Russian Academy of Sciences, Moscow, 109012 Russia.

e-mail: *kriv2260@rambler.ru, **ozeroва-nad@yandex.ru, ***vgpetrosyan@gmail.com.

The results of experiments on natural distribution of seeds of the giant hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) in winter period are presented. It was found that viable seeds are preserved on the umbrellas of this alien plant in winter. Falling of single seeds during the winter period is not much different from falling in the summer-autumn period. It was shown that seeds under the influence of various factors, in particular, under the influence of strong gusts of wind, can move up to 5 m from the mother plant. It was revealed that the seeds are also able to move together with broken umbrellas over distances many times greater than the distances of the natural scattering of single seeds. Experimental observations on the movement of umbrellas at a distance of 40±9 m for 15 minutes suggest that the range of movement of umbrellas can be hundreds of meters on a flat surface of icy roads. The high germination of seeds left on the umbrellas allowed us to conclude that measures to control Sosnovsky's cow parsnip should include the destruction of dead plants with seeds until a stable snow cover is formed.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi*, invasion, anemochoria, vectors of dispersal, winter period.

ДИНАМИКА РАССЕЛЕНИЯ *MICRUROPUS POSSOLSKII* SOWINSKY, 1915 (AMPHIRODA, CRUSTACEA) В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2020 Курашов Е.А.^{a, b, *}, Трифонова М.С.^a, Барбашова М.А.^a

^a Институт озераведения Российской академии наук, Санкт-Петербург, 196105, Россия;

^b Санкт-Петербургский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, 199053, Россия;
e-mail: *evgeny_kurashov@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2019. После доработки 03.04.2020. Принята к публикации 11.08.2020.

Среди чужеродных видов Ладожского озера ведущую роль играют амфиподы, в составе которых всё большее значение приобретает байкальский вид *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915. Цель публикации – представить уточнённые данные о появлении *M. possolskii* в Ладожском озере, а также о временной и пространственной динамике его развития и расселения в водоёме. Первоначально вид зарегистрирован в Щучьем заливе Ладожского озера в 2003 г. Прослежено его распространение на юг вплоть до бухты Петрокрепость, где вид был обнаружен в 2017 г. Предполагается дальнейшее расселение вида в пределах Ладожского озера, его высокое количественное развитие в колонизированных биотопах и возможное распространение в Онежское озеро и Невскую губу Финского залива.

Ключевые слова: *Micruropus possolskii*, Ладожское озеро, непреднамеренная интродукция, динамика расселения, биологические инвазии.

Введение

Биологические инвазии чужеродных видов (как водных, так и наземных) – одна из наиболее значимых не только экологических, но и социально-экономических проблем во многих странах мира, включая Российскую Федерацию [Самые опасные..., 2018].

Многие из крупных озёр мира (Великие Лаврентьевские озёра, Великие африканские озёра, большие канадские озёра Виннипег и Манитоба, оз. Титикака, оз. Байкал, оз. Ладога, оз. Гатун и оз. Бива) подверглись вселению чужеродных видов [Panov, 1996; Hall, Mills, 2000; Atkinson, Domske, 2015; Havel et al., 2015]. При этом те виды, которые создали успешные натурализовавшиеся популяции, во многих случаях оказали серьёзное воздействие на экосистемы этих озёр посредством различных процессов, включая хищничество, сокращение численности местных видов, изменение среды обитания и конкуренцию [Hall, Mills, 2000; Natton et al., 2019].

Для крупнейшего европейского озера – Ладожского чужеродные виды в настоящее

время являются одним из важнейших факторов трансформации его экосистемы, особенно литоральной зоны, причём значение этого фактора будет возрастать по мере вселения новых и увеличения численности уже вселившихся видов [Курашов и др., 2018].

Среди чужеродных видов Ладожского оз. ведущую роль, по-видимому, играют амфиподы [Berezina, 2007; Литоральная зона..., 2011; Kurashov et al., 2012; Курашов и др., 2018; Трифонова и др., 2018], в составе которых всё большее значение приобретает впервые обнаруженный в 2012 г. *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 [Barbashova и др., 2013].

M. possolskii относится к Байкальскому комплексу чужеродных видов [Takhteev et al., 2015], и к настоящему времени известно о его натурализации кроме Ладожского оз. также в водоёмах бассейна Верхней Оби, Ириклинском вдхр. и р. Урал [Визер, 2010; Филинова, 2012, 2018]. Возможно, небольшое число водоёмов, для которых доказана натурализация этого вида, связано с недостаточно интенсивными исследованиями последствий интродук-

ции *M. possolskii*, которая осуществлялась (часто непреднамеренно) совместно с *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) не менее чем в 44 водоёме России, Казахстана и Средней Азии [Задоевко и др., 1985; Задоевко, 1995].

После обнаружения в 2012 г. *M. possolskii* в Ладожском оз. неизбежно возник вопрос о времени его проникновения в озеро и его распространении в нём. Появиться в водоёмах бассейна Ладоги вид мог только совместно с *G. fasciatus* в результате интродукционных мероприятий 1970-х гг. *G. fasciatus* активно интродуцировался в озёра Карельского перешейка (первое вселение – в оз. Отрадное в 1971 г.) [Мицкевич, 1984, 1988].

Поскольку в Ладожское оз. *G. fasciatus* проник самостоятельно по системе р. Вуокса в районе г. Приозерска приблизительно в начале 1980-х гг., а обнаружен в 1988–1990 гг. во многих точках вдоль северного и западного берегов до губы Петрокрепость [Панов, 1994], то можно было бы ожидать проникновения в озеро совместно с ним и *M. possolskii*. Следует отметить, что опубликованной информации о существовании этого вида в озёрах Карельского перешейка не имеется.

Для уточнения периода вселения *M. possolskii* в Ладожское оз. были пересмотрены имеющиеся в нашем распоряжении архивные пробы из местообитаний вдоль западного берега озера с целью возможного обнаружения в них *M. possolskii*. Поскольку данные пробы изначально обрабатывались в зафиксированном состоянии, то в данном случае могло иметь место ошибочное отнесение *M. possolskii* к *G. fasciatus* из-за их достаточно большого сходства в фиксированном виде, тем более, что тот и другой вид могли встречаться одновременно в одной пробе.

При анализе современного распространения видов-вселенцев – представителей высших ракообразных Malacostraca – в Финском заливе (восточной части Балтийского моря) был сделан вывод, что наряду с продолжающимся расширением ареалов видов, возрастает и их значение в реципиентных местообитаниях [Berezina, Petryashev, 2012]. Данный процесс также актуален и для Ладожского оз., где продолжается расселение *M. possolskii* по озёрным биотопам.

В этой связи цель настоящей публикации – представить уточнённые данные о появлении *M. possolskii* в Ладожском оз., а также о временной и пространственной динамике его развития и расселения в водоёме.

Материалы и методы

Поскольку *M. possolskii* был обнаружен в Щучьем заливе, то основной упор в исследовании был сделан на ревизии проб, отобранных в пределах этой акватории на трёх станциях: у дамбы, в центре залива и на литорали (рис. 1). Были пересмотрены пробы из Щучьего залива начиная с 1992 г. Кроме этого, были просмотрены: пробы из бухты Петрокрепость (начиная с 1999 г.), пробы литоральных рейсов 2006 и 2014 гг. вдоль всего побережья Ладоги (30 станций), пробы литорального рейса 2010 г. вдоль южного побережья озера (15 станций) и пробы вдоль западного побережья Ладожского озера с 1996 г.

Пробы макробентоса отбирали в зарослях макрофитов на глубинах от 0.2 до 1 м при помощи пробоотборника Панова-Павлова [Панов, Павлов, 1986] и дночерпателя Петерсена, в более глубоких биотопах использовали дночерпатель Экмана-Берджа (по 2 выемки в каждой точке). Отобранные пробы промывали через капроновый газ с диаметром ячеек 0.125 мм и фиксировали формалином до конечной концентрации 4%. В лаборатории пробы разбирали, выбранные организмы сортировали, подсчитывали, взвешивали на торсионных весах и фиксировали 70%-м этиловым спиртом. Использованные методы отбора проб и ревизии архивных проб не предполагали статистической обработки, которая была не обязательна для решения поставленных задач.

Результаты

Данные по первичному обнаружению *M. possolskii* в различных районах озера суммированы в Таблице и представлены на рисунке 1. Были получены следующие результаты повторной инспекции проб зообентоса из различных местообитаний Ладожского оз., осуществлённой с целью обнаружения *M. possolskii*.

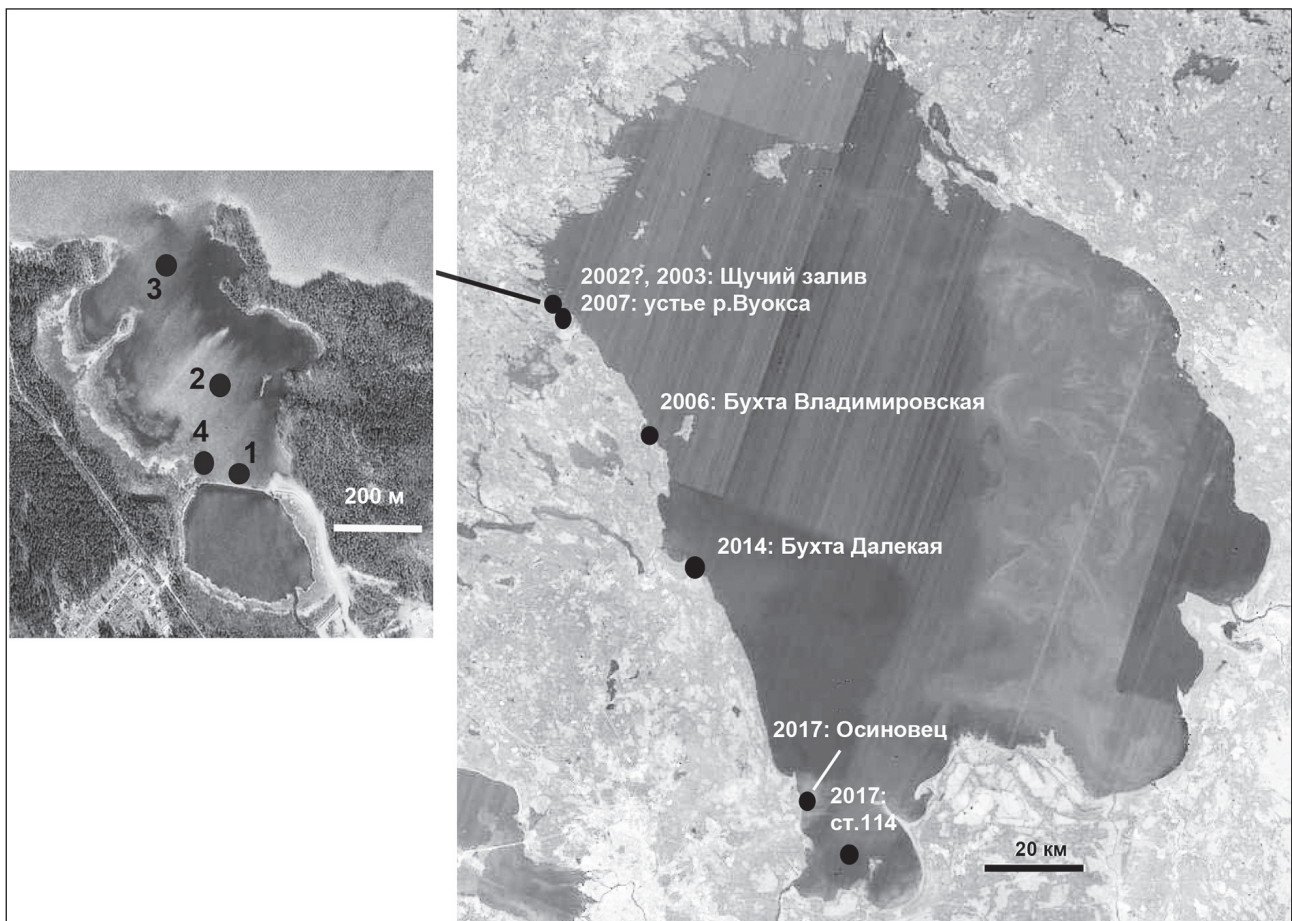


Рис. 1. Схема расположения станций в Щучьем заливе (1 – у дамбы, 2 – центр залива, 3 – выход из залива, 4 – литораль) и динамика расселения *M. possolskii* в Ладожском оз. (с использованием картографических материалов сайта Яндекс.Карты [2020]).

В Щучьем заливе Ладожского оз. *M. possolskii* не был обнаружен с 1992 по 2001 г. Он был обнаружен в пробах 2003 г. Пробы из залива за 2002 г., к сожалению, отсутствуют (исследования не проводились). Если принять во внимание, что в 2003 г. вид был обнаружен и в центре, и на выходе из залива (то есть по всему заливу), и при этом его численность и биомасса в центре залива были весь-

ма значительны (рис. 2), то с большой долей уверенности можно утверждать, что его популяция начала развиваться в заливе в 2002 г., достигнув высоких количественных показателей в 2003 г.

В пробах, собранных вдоль западного побережья Ладожского оз. с 1996 г., вид не был обнаружен вплоть до 2006 г., когда он был найден во Владимировской бухте. В 2007 г.

Таблица. Годы обнаружения *Micruropus possolski* в различных местах Ладожского озера.

Год обнаружения	Место	Координаты
2003	Щучий залив	61°04.9'N; 30°05.51' E
2006	Бухта Владимировская	60°50.093'N; 30°27.931'E
2007	Устье р. Вуокса. Ст. Pr-16	61° 02.641'N; 30°10.817'E
2014	Бухта Далёкая	60°34.32'N; 30°40.552'E
2017	Мыс Осиновец	60°06.662'N; 31°05.306'E
2017	3.5 км южнее м. Осиновец	60°05.298'N; 31°04.35'E
2017	Бухта Петрокрепость. Ст. 114	60°01.052'N; 31°15.811'E

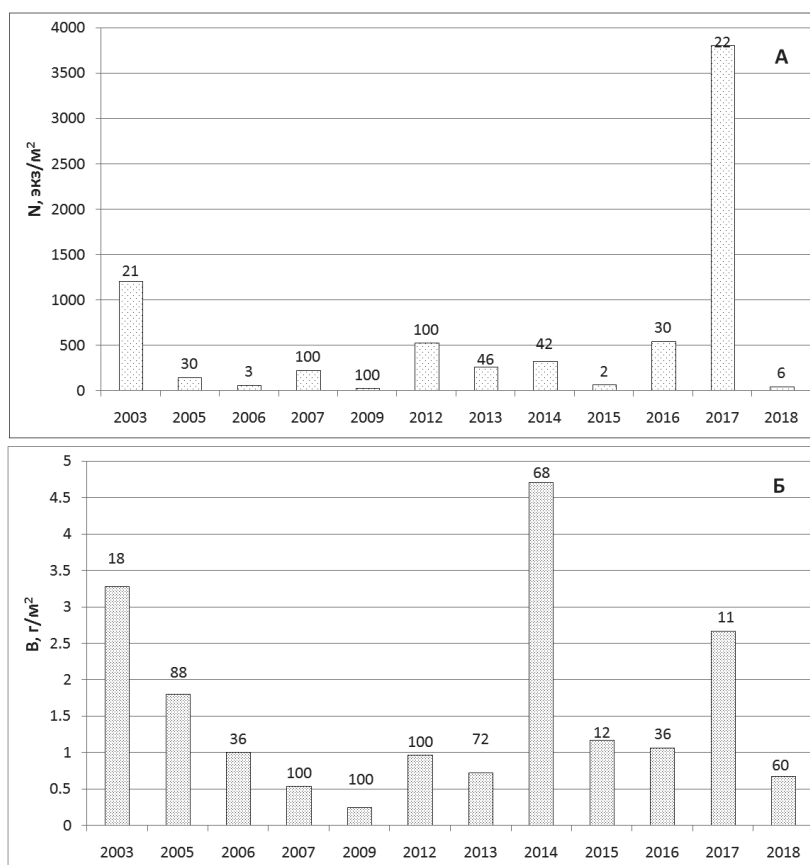


Рис. 2. А – численность (N), Б – биомасса (B) *M. possolskii* в Щучьем заливе по годам (август, центр залива). Цифрами над столбиками обозначена доля *M. possolskii* среди амфипод.

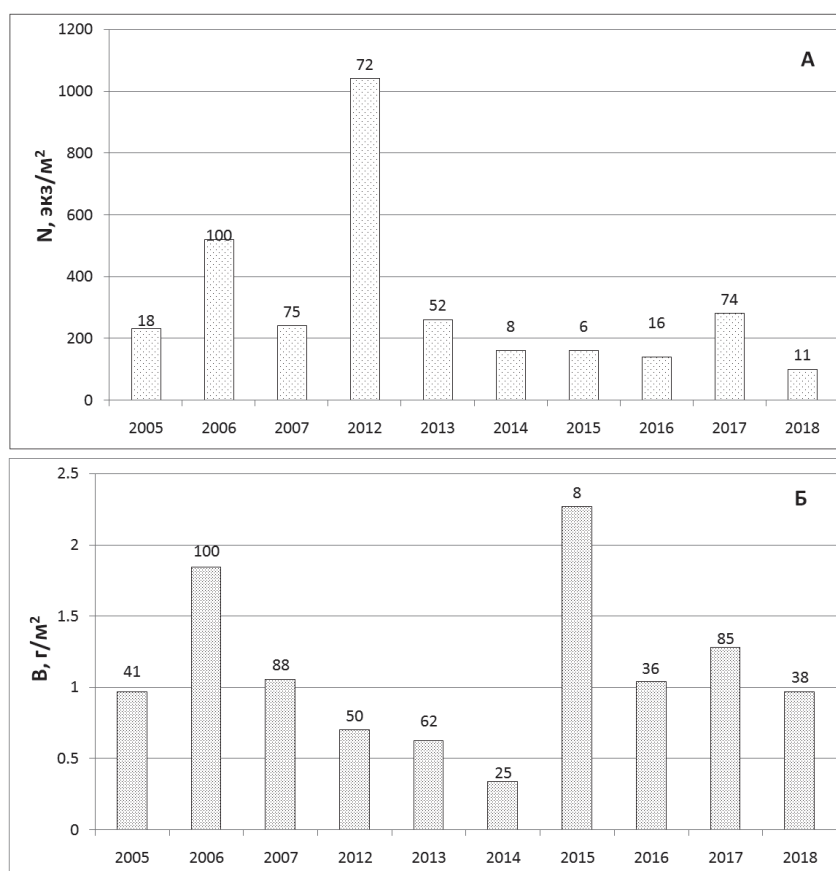


Рис. 3. А – Численность (N), Б – биомасса (B) *M. possolskii* в Щучьем заливе по годам (август, у дамбы). Цифрами над столбиками обозначена доля вида среди амфипод.

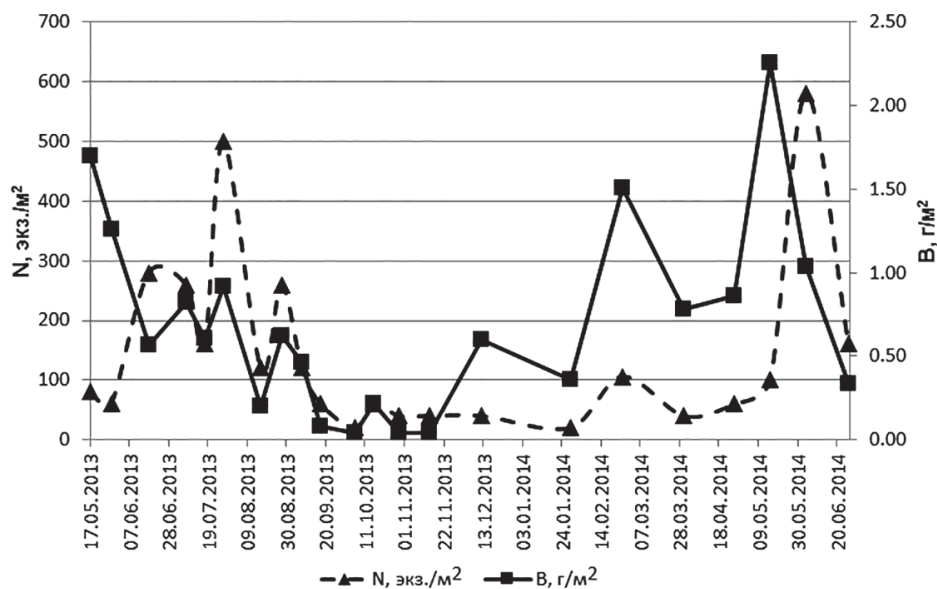


Рис. 4. Сезонная динамика численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²) *M. possolskii* в Щучьем заливе (у дамбы).

M. possolskii обнаружен и в устье р. Вуокса южнее Щучьего залива, куда он проник, конечно же, раньше, так как в 2006 г. он обитал уже во Владимировской бухте.

Литоральные рейсы 2010 и 2014 гг. не выявили микропухляка в южной части Ладоги, но он был обнаружен в 2014 г. в бухте Далёкой (рис. 1).

В пробах из бухты Петрокрепость (начиная с 1999 г.) вид не обнаруживался до 2017 г., когда он был найден у мыса Осиновец и на ст. 114 (рис. 1).

К сожалению, не ясен вопрос о распространении *M. possolskii* к северу от Щучьего залива. Так, например, в 2017 г. при целенаправленном поиске вид не был найден в 4 обследованных разнотипных литоральных местообитаниях на о. Путсаари (61°30.42'N; 30°33,83'E).

Распространяясь в Ладожском оз., новый вид неизбежно меняет устоявшиеся взаимосвязи в гидробиоценозах, поскольку уровень его развития может быть достаточно высок. Так, максимальная биомасса *M. possolskii* на литоральной ст. 4 в Щучьем заливе в 2013 г. составила 25.84 г/м², а в бухте Петрокрепость у посёлка им. Морозова в 2018 г. – 15.19 г/м². Также высокие значения биомассы зафиксированы в бухтах Владимировская (24.42 и 6.8 г/м² в 2006 и 2014 гг., соответственно) и

Далёкая (5.16 и 5.12 г/м² в 2014 и 2017 гг.). Такой высокий уровень развития вида делает его одним из доминирующих в литоральных гидробиоценозах озера, серьёзно влияющим на трансформацию вещества и энергии и на трофические связи.

Рассмотрение временной динамики развития *M. possolskii* в каком-либо биотопе, например, в Щучьем заливе (рис. 2, 3), демонстрирует достаточно сильную межгодовую вариабельность. Так, численность и биомасса вида, а также его доля в таксоценозе амфипод (*M. possolskii* обитает совместно с *G. fasciatus*), могут быть в один год высоки (вплоть до полного доминирования), а в другой год – значительно ниже.

Анализ сезонной динамики развития вида в Щучьем заливе показал, что наибольший уровень количественных показателей развития *M. possolskii*, по-видимому, характерен для мая-июня (рис. 4).

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что *M. possolskii* преодолел 160 км по побережью Ладоги от Щучьего залива до губы Петрокрепость за 15 лет, то есть примерно со скоростью распространения 10 км/год. Эта скорость расселения сопоставима, например, со скоростью расселения *G. fasciatus* в Горь-

ковском вдхр., где в первый год после интродукции вида она составила также 10 км/год [Иоффе, 1965].

Ранее в работе [Barbashova et al., 2013] было высказано предположение, что появление *M. possolskii* в Щучьем заливе могло произойти в конце 1990-х или начале 2000-х гг. только после улучшения природной обстановки в заливе, экосистема которого была сильно нарушена в результате деятельности Приозерского ЦБК и постепенно восстанавливалась после закрытия комбината в 1986 г. [Распопов и др., 1998]. Данное предположение полностью подтвердилось, и временем появления в заливе *M. possolskii* можно считать 2002 г.

Другое высказанное предположение [Barbashova et al., 2013] о маловероятности широкого распространения *M. possolskii* и способности образовывать массовые скопления в Ладожском оз., по-видимому, не оправдывается, так как вид уже достиг губы Петрокрепость, а показатели его количественного развития весьма высоки. Дальнейшее распространение вида вдоль южного побережья приведёт к его вселению в местообитания двух понто-каспийских амфипод-вселенцев, *Pontogammarus robustoides* (Sars) и *Chelicorophium curvispinum* (Sars) в пределах Волховской губы [Курашов и др., 2018], что повлечёт за собой дальнейшие перестройки в литоральных биоценозах.

Риск новых инвазий и развитие инвазионного процесса в озёрах связаны как с различными антропогенными воздействиями, так и с климатическими изменениями [Havel et al., 2015]. Это обстоятельство необходимо учитывать при мониторинге инвазионного процесса в Ладожском озере.

Заключение

Предпринятая попытка выяснения точных обстоятельств проникновения в Ладогу *M. possolskii* позволила лишь частично пролить свет на эту проблему. По-прежнему остаётся неясным, как он оказался в Щучьем заливе в 2002 г., уже на следующий год дав значительную вспышку в своём развитии.

Наблюдающееся в настоящее время активное распространение *M. possolskii* в Ладож-

ском оз. неизбежно приведёт к значительным перестройкам в литоральных гидробиоценозах озера в тех местах, где данный вид сможет адаптироваться.

Необходим дальнейший мониторинг данного инвазионного процесса распространения вида по Ладожскому оз. По аналогии с судьбой *G. fasciatus* может быть высказано предположение, что и *M. possolskii* имеет вероятность проникнуть в Невскую губу и Восточную часть Финского залива, а также в близкое по генезису с Ладогой оз. Онежское.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2019-0001.

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

- Визер А.М. Роль байкальского бокоплава *Micruropus possolskii* Sow. в экосистеме Верхней Оби // В сб.: Экология водных беспозвоночных. Материалы международной конференции. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 65–66.
- Задоев И.Н. Результаты и перспективы акклиматизации беспозвоночных в водоёмах бывшего СССР // В кн.: Результаты работ по акклиматизации водных организмов / Под ред. Л.А. Кудерского. СПб., 1995. С. 146–154.
- Задоев И.Н., Лейс О.А., Григорьев В.Ф. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоёмах СССР // Сб. науч. трудов ГОСНИОРХ. 1985. Вып. 232. С. 30–34.
- Иоффе Ц.И. К вопросу об обогащении кормовой базы Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Т. 59. С. 168–179.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Капустина Л.Л., Митрукова Г.Г., Русанов А.Г., Алёшина Д.Г., Иофина И.В., Протопопова Е.В., Родионова Н.В., Трифонова М.С. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции её изменения в конце XX – начале XXI в. // Биосфера. 2018. Т. 10. № 2. С. 66–121.

- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Мицкевич О.И. Оценка результатов акклиматизации байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в водоёмах Европейской части СССР // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 223. С. 73–78.
- Мицкевич О.И. Экологическая эффективность акклиматизации кормовых беспозвоночных *Gmelinoides fasciatus* (на примере озера Отрадное Ленинградской области) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Т. 283. С. 89–98.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Доклады Академии наук. 1994. Т. 336 (2). С. 279–282.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учёта водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.
- Распопов И.М., Андроникова И.Н., Слепухина Т.Д., Расплетина Г.Ф., Рычкова М.А., Барбашова М.А., Доценко О.Н., Протопопова Е.В. Прибрежно-водные экотоны больших озёр. СПб., 1998. 54 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Трифонова М.С., Курашов Е.А., Барбашова М.А. Биологическое загрязнение донных сообществ литоральной зоны Ладожского озера // Российский журнал прикладной экологии. 2018. № 4 (16). С. 37–41.
- Филинова Е.И. Байкальские гаммариды в Ириклинском водохранилище // В сб.: Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных водоёмов. Мат. лекций и докладов межд. школы-конференции. Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. С. 301–303.
- Филинова Е.И. Байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) и *Micruropus possolskii* (Sowinsky, 1915) в Ириклинском водохранилище и р. Урал // В кн.: Актуальные проблемы изучения ракообразных. Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвящённой 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова. Ярославль: Издательское бюро «Филигрань», 2018. С. 49.
- Яндекс.Карты // (<http://maps.yandex.ru>). Проверено 14.01.2020.
- Atkinson J.F., Domske H.M. Great Lakes under stress: invasive species as agents of ecosystem change // Lessons in Conservation. 2015. Vol. 5. P. 17–31.
- Barbashova M.A., Malyavin S.A., Kurashov E.A. First finding of baikalian amphipod *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 4. P. 219–224.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 15–29.
- Berezina N.A., Petryashev V.V. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in waters of the gulf of Finland (Baltic Sea) // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3. No. 2. P. 81–91.
- Hall S.R., Mills E.L. Exotic species in large lakes of the world // Aquatic Ecosystem Health and Management. 2000. Vol. 3. P. 105–135.
- Hatton E.C., Buckley J.D., Fera S.A., Henry S., Hunt L.M., Drake D.A.R., Johnson T.B. Current and potential aquatic invasive species in Ontario and the Great Lakes region: A compilation of ecological information / Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Science and Research Branch, Peterborough, ON. // Science and Research Information Report IR-16. 2019. 158 pp.
- Havel J.E., Kovalenko K.E., Thomaz S.M., Amalfitano S., Kats L.B. Aquatic invasive species: challenges for the future // Hydrobiologia. 2015. Vol. 750. P. 147–170.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V., Rusanov A.G., Lavrova M.S. Invasive amphipods as a factor of transformation of Lake Ladoga ecosystems // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3. No. 3. P. 202–212.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 187–192.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. 2015. 24(3). P. 335–370.

EXPANSION DYNAMICS OF *MICRUROPUS POSSOLSKII* SOWINSKY, 1915 (AMPHIPODA, CRUSTACEA) IN LAKE LADOGA

© 2020 Kurashov E.A.^{a, b, *}, Trifonova M.S.^a, Barbashova M.A.^a

^aInstitute of Limnology, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 196105, Russia;
^bSaint-Petersburg Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution
«All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography» («GosNiorch» by L.S. Berg),
Saint Petersburg, 199053, Russia;
e-mail: *evgeny_kurashov@mail.ru

Among the alien species of Lake Ladoga, amphipods play a leading role. As part of the group, the Baikal species *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 is becoming increasingly important. The purpose of the publication is to provide updated data on the appearance of *M. possolskii* in Lake Ladoga, as well as on the temporal and spatial dynamics of its development and settlement in the water body. It was revealed that initially, the species appeared in the Schuchiy Bay of Lake Ladoga in 2003. Its southward distribution up to Petrokrepost Bay, where it was discovered in 2017, was traced. Further settlement of the species within Lake Ladoga, its high quantitative development in the colonized biotopes and possible expansion to Lake Onega and the Neva Bay of the Gulf of Finland are assumed.

Keywords: *Micruropus possolskii*, Lake Ladoga, unintentional introduction, settlement dynamics, biological invasions.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ: КЛИМАТИЧЕСКИЙ ТРЕНД КАК ФАКТОР ФЛОРОГЕНЕЗА

© 2020 Макаревич П.Р., Олейник А.А.

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск 183038, Россия;
e-mail: makarevich@mmbi.info

Поступила в редакцию 01.11.2019. После доработки 28.05.2020. Принята к публикации 11.08.2020

Представлены результаты флористических исследований планктона Баренцева моря, выполненные в период с 2007 по 2018 г. Задокументированы находки 16 новых для местной флоры видов, проанализировано их распределение в Баренцевом море и на сопредельных акваториях. Рассчитаны статистические показатели (индексы), характеризующие регулярность и количественную выраженность их присутствия на отдельных участках моря. Полученные данные демонстрируют интенсивность и направленность инвазии атлантической альгофлоры. Основное направление инвазии ориентировано от юго-западных границ на восток, в центральные районы Баренцева моря. Не менее стабильное направление, но меньшее по интенсивности влияния атлантической флоры отмечено на северо-западе моря, обращённое на юг, в центральные районы Баренцева моря, и на восток. В историческом аспекте текущие процессы характеризуются как активизация флорогенеза, вызванная, по всей вероятности, текущей климатической ситуацией в регионе, главным образом – усилением адвекции атлантических вод. Отмечено, что, по крайней мере, один адвентивный вид к настоящему времени встроен в сукцессионную систему баренцевоморского фитопланктона на позиции сезонного доминанта.

Ключевые слова: флора, микроводоросли, фитопланктон, инвазия, климат, Баренцево море, Атлантика.

Введение

Ключевым направлением последних десятилетий в биоокеанологии стало изучение современных климатических изменений и их последствий для морских экосистем. Главным образом это касается изменения температурного режима. В Арктике потепление последних десятилетий выражено в гораздо большей степени, чем в целом в Северном полушарии или глобальное; этот феномен принято называть арктическим, или полярным, усилением [Алексеев и др., 2015; Семёнов, 2015]. При этом именно в высоких широтах вариабельность средней годовой температуры воздуха гораздо более высокая, нежели в бореальных или тропических областях [Малинин, 2012]. Кроме того, отличается и «структура» потепления. В отличие от глобального климата или климата низких широт, где в динамике роста температуры определяющим является многолетний линейный тренд (именуемый обычно глобальным потеплением), в северной полярной области (севернее 70° N) над линейным трендом абсолютно преобладает

циклическая долгопериодная («60-летняя» или «полувековая») компонента [Гудкович и др., 2009].

Аналогичным образом изменяются в Арктике и океанологические параметры: отмечаются однонаправленные тренды – рост температуры, уменьшение доли многолетних льдов в структуре ледового покрова, снижение общей ледовитости [Matishov et al., 2009]; как и в случае с температурой воздуха, в межгодовой динамике отчётливо прослеживаются и доминируют долгопериодные колебания [Фролов и др., 2007]. В целом текущая трансформация в атлантическом секторе Северного Ледовитого океана (СЛО) и в Баренцевом море характеризуется как «атлантификация» [Årthun et al., 2012; Аксёнов, Иванов, 2018] и проявляется особенно сильно в последнее десятилетие – после 2007 г., на фоне устойчивого роста адвекции атлантических вод в высокие широты [Трофимов и др., 2018].

Все эти изменения не могли не отразиться на состоянии морских биоценозов. С

современной температурной аномалией, вероятно, связано проникновение в Баренцево море новых видов из состава тропического и тропическо-бореального комплексов фитопланктона [Олейник, 2014], расширение в северном и восточном направлении ареалов баренцевоморских популяций крабов, снежного *Chionoecetes opilio* и королевского *Paralithodes camtschaticus* [Стариков и др., 2015; Spiridonov, Zalota, 2017; Zalota et al., 2018]. Как обусловленные климатической динамикой рассматриваются изменения в составе и структуре комплекса бокоплавов-амфипод [Любина и др., 2012], смещение на север и восток моря границы, разделяющей тепловодные и холодноводные комплексы Decapoda [Zimina et al., 2015]. С начала XXI в. существенно сдвинулась на север граница, разделяющая сообщества бореальных и арктических видов рыб в Баренцевом море, а изменения в структуре арктической ихтиофауны в целом определяются как её «бореа-

лизация» [Fossheim et al., 2015; Bagøien et al., 2018]. В нашем исследовании показаны изменения в составе фитопланктона, отмеченные в Баренцевом море в период максимума адвекции атлантических вод в высокие широты (2007–2018 гг.): представлены данные о новых видах микроводорослей, особенностях их распространения по акватории, степени и масштабе натурализации.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили планктонные сборы, выполненные в ходе экспедиционных исследований 2007–2018 гг. (рис. 1).

Планктонные пробы отбирались 10-литровым батометром «Hydrobios» (Киль, Германия). Дополнительно делались сетные ловы сетью с фильтрующим конусом из газа с ячейей 29 мкм. Материал фиксировался нейтральным формалином до конечной концен-

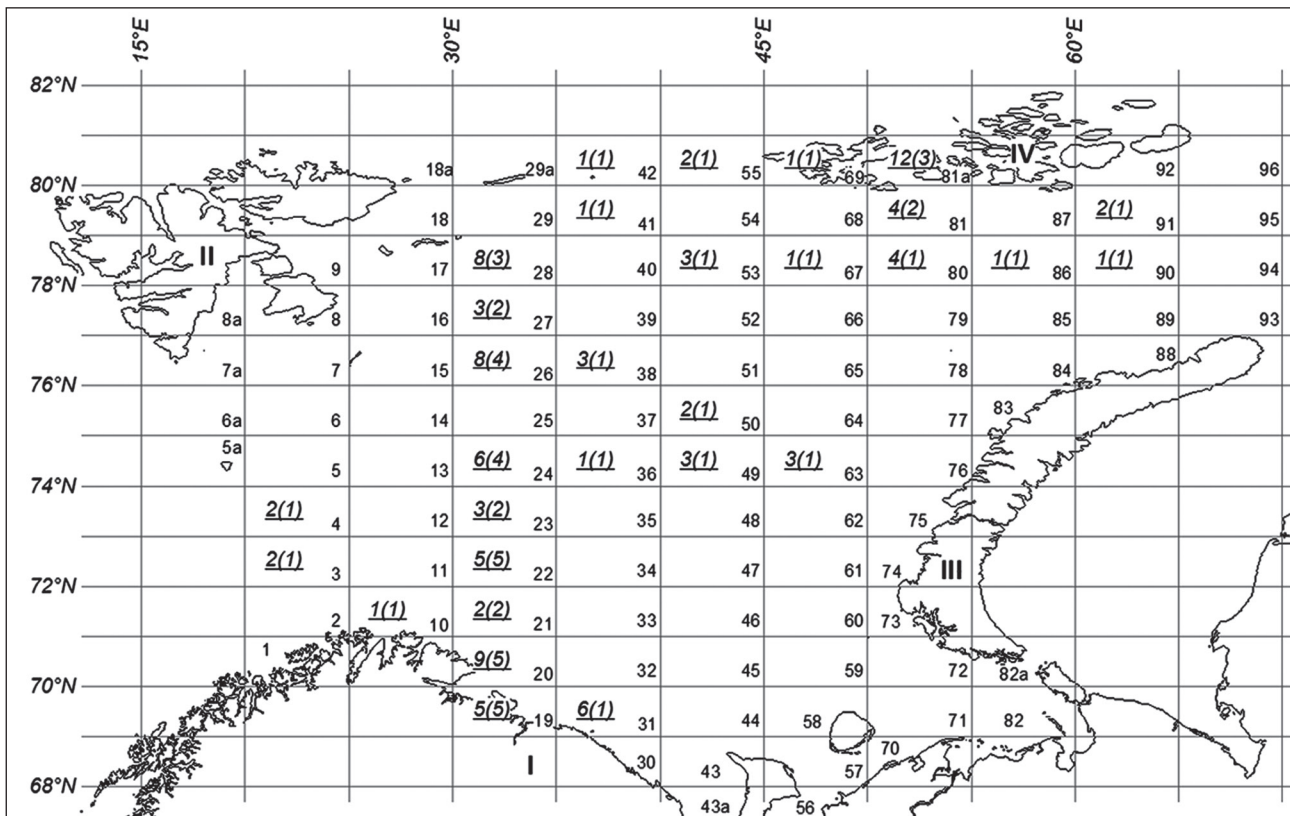


Рис. 1. Карта-схема района исследований в Баренцевом море. Разделение акватории на квадраты и их нумерация – цифры в нижнем правом углу квадрата – по: [Гидрометеорология..., 1992]. Для квадратов, исследованных в период 2007–2018 гг., указан объём работ (подчёркнуто в центре квадрата): число станций (число посещений). Римскими цифрами помечены Кольский п-ов (I), архипелаги Шпицберген (Свальбард) (II), Новая Земля (III) и Земля Франца Иосифа (IV).

трации 1%. Батометрические пробы объёмом 1 л концентрировали способом обратной фильтрации [Dodson, Thomas, 1964] через «ядерные» лавсановые фильтры с пораами 0.95 мкм. Сетные пробы, после отстаивания в течение 3 суток, концентрировались с помощью сифона с тонко оттянутым наконечником до объёма 20–30 мл и дофиксировались нейтральным формалином. Микроскопирование производилось в счётных камерах различного объёма под световым микроскопом Axio Imager D1 («Carl Zeiss», Германия) при увеличении ×400. Для просветления объектов применялся раствор гипохлорита с последующим нагреванием. Для идентификации видов использовались определители [Киселёв, 1950; Dodge, 1982; Tomas, 1997; Коновалова, 1998; Коновалова, Селина, 2010]. Фитогеографические характеристики видов микроводорослей даны по литературным источникам [Коновалова, 1998; Околотков, 2000; Олейник, 2014; AlgaeBase..., 2019].

Полученные результаты

В период с 2007 по 2018 г. в Баренцевом море найдены микроводоросли, ранее на этой акватории не отмечавшиеся или находки которых считались сомнительными. Ниже дан перечень видов, приведены данные о месте и времени находок. В перечне 15 видов – динофлагелляты, один – диатомея *Proboscia indica*.

Proboscia indica Hernández-Becerril
(= *Proboscia alata* f. *indica* Licea & Moreno)

Вид отмечен в апреле 2016 г. в юго-западной части моря (кв. 20).

Ближайшие к Баренцеву морю находки: Норвежское море [Barnard et al., 2004, как *P. alata* f. *indica*]. Зарегистрирован также в прибрежных водах Британии [Hendey, 1964, как *P. alata* f. *indica*], в Северном море впервые отмечен в 1989 г. [Nehring, 1998]. Характеризуется как теплолюбивый вид [Nehring, 1998], субтропический и бореальный [Hendey, 1964].

Azadinium caudatum (Halldal)
Nézan & Chomérat

Вид найден в юго-западной части моря: в ноябре 2012 г. (кв. 21), в ноябре 2013 г. (кв. 20, 21) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: Норвежское море [Околотков, 2000], прибрежные воды Норвегии [Dodge, 1982]. Бореальный вид [Околотков, 2000].

Tripos strictus (Okamura & Nishikawa)
F. Gómez (= *Ceratium extensum* f. *strictum*
Nielsen)

Найден в юго-западной части моря: в июне 2014 г. (кв. 3, 19), в июле 2015 г. (кв. 19, Мотовский залив); в ноябре 2015 г. отмечен на юго- и северо-западе моря (кв. 20, 28).

Ближайшие находки: Средиземное море [Gómez, 2003], Мексиканский залив [Steidinger et al., 2009]. Тропический вид [Коновалова, 1998].

Corythodinium diploconus (Stein) Taylor
(= *Oxytoxum diploconus* Stein)

Вид найден в юго-западной части моря: в ноябре 2012 г. (кв. 21), в ноябре 2013 г. (кв. 20, 21, 22).

Существует значительная неопределённость в идентификации этой формы. Вид был неверно идентифицирован как *O. milneri* [Олейник, 2014], что стало очевидным по ознакомлению с данными Gómez [2018], где представлены изображения из первоописаний *O. milneri* и сходных видов, проанализированы их идентификации в различных источниках. Материал из Баренцева моря [Олейник, 2014, рис. 8] соответствует описанию *Oxytoxum diploconus* Stein (базионим для *Corythodinium diploconus* Taylor); обычный вид Северной Атлантики, характеризуется как тепловодный тропический/субтропический, обаянный своим распространением на север течению Гольфстрим [Paulsen, 1908; Lebour, 1925; Schiller, 1937]. Ближайшие находки: Северное море – прибрежные воды Британии и южной Норвегии [Киселев, 1950; Dodge, 1982;].

Dinophysis hastata Stein

Отмечен в ноябре 2013 г. в юго-западной части моря (кв. 20) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: прибрежные воды Норвегии [Dodge, 1981, 1982], Норвежское и Балтийское моря [Окологков, 2000], Северный Ледовитый океан [Киселёв, 1950]. Тропическо-бореальный вид [Коновалова, 1998; Окологков, 2000; Коновалова, Селина, 2010].

Dinophysis nasuta Parke & Dixon

Вид отмечен в ноябре 2013 г. в юго-западной части моря (кв. 20) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: побережье Британии, Северное море [Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1981, 1982].

Dinophysis ovata Claparède & Lachmann (= *Phalacroma ovatum* Jørgensen)

Найден в юго-западной части моря: в ноябре 2013 г. (кв. 20, 21, 22, 24) [Олейник, 2014], ноябре 2015 г. (кв. 20), в июне 2014 г. (кв. 10); в юго-западной, западной и восточной части моря (кв. 20, 26, 53) – в апреле 2016 г.

Ближайшие находки: Чёрное, Средиземное моря [Киселёв, 1950, как *Ph. ovatum* Jørgensen], Чёрное море [Крахмальский, 2011]. Предположительно тропическо-бореальный вид [Коновалова, 1998; Коновалова, Селина, 2010].

Gotoius mutsuensis Matsuoka

Найден в июне 2014 г. в юго-западной части моря (кв. 10).

Ближайшие находки: Средиземное море [El Madani et al., 2011].

Gonyaulax milneri (Murray & Whitting) Kofoid

Найден в ноябре 2013 г. в юго-западной части моря (кв. 20) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: побережье Британии [Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1982]. Тропический вид [Окологков, 2000].

Exuviaella perforata Gran

Найден в ноябре 2013 г. в юго-западной и западной частях моря (кв. 21, 22, 24, 26) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: Норвежское море [Окологков, 2000]. Отмечен также в Северном и Балтийском морях [Киселёв, 1950; Dodge, 1981, 1982; Hällfos, 2004; Hoppenrath, 2004].

Таблица 1. Даты и места находок *Oxytoxum caudatum*

Месяц, год	Квадрат (№ по рис. 1)
8.2007*	36, 41, 42, 55, 69 и 81a
9.2007	19 (Кольский залив)
9–10.2010	31 (Териберская губа)
11.2012	20, 21, 22, 26
11.2013	20, 21, 22, 24, 26
6.2014	20
11.2015	19, 20, 22, 24, 27
4.2016	26, 53, 67, 80
12.2017	22, 24

Примечание: * – по [Олейник, 2015]. Формально часть находок 8.2007 г. (кв. 42, 69, 55) находится несколько севернее границы Баренцева моря, то есть локализована на акватории Арктического бассейна.

Тропическо-бореальный [Окологков, 2000] или бореальный вид [Коновалова, 1998].

Oxytoxum caudatum Schiller (= *Oxytoxum nanum* Halldal)

Даты и места находок вида в Баренцевом море приведены в табл. 1.

С идентификацией этой формы имеются известные сложности [Gómez, 2018], поэтому при анализе распространения мы учитываем только те публикации, которые сопровождаются изображением. Наибольшее сходство наших экземпляров имеется с изображениями Hasle [1960, fig. 33, a–c, материал из тропической Пацифики] и Halldal [1953, fig. 20, как *O. nanum* Halldal, Норвежское море]. Таким образом, ближайшие находки *O. caudatum* приурочены к Норвежскому морю. Тропическо-бореальный вид [Окологков, 2000].

Podolampas palmipes Stein

Отмечен в юго-западной части моря: в ноябре 2013 г. (кв. 20) [Олейник, 2014], в апреле 2016 г. (кв. 20), в декабре 2017 г. (кв. 22, 24), в январе 2018 г. (кв. 19 – Кольский залив).

Ближайшие находки: Норвежское море [Окологков, 2000].

Отмечен также в прибрежных водах Британии [Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1982]. Предположительно тропическо-бореальный [Окологков, 2000], тропический [Коновалова, 1998] или проникающий на север Атлантики

с Гольфстримом субтропический вид [Киселёв, 1950].

Protoperidinium brochii Balech

Отмечен в юго-западной части моря в ноябре 2013 г. (кв. 21) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: приводится для побережья Британии [Parke, Dixon, 1976], но в более поздних источниках не упоминается; достоверно известен из Средиземного и Чёрного морей [Киселёв, 1950; Gómez, 2003; Крахмальный, 2011]. В прибрежье Дании (Каттегат) и Балтийском море отмечен как *Prot. cf. brochii* [Hansen, Larsen, 1992; Hällfos, 2004]. Вид «...вероятно, тропическо-бореальный и нотальный» [Коновалова, Селина, 2010].

Protoperidinium laticeps Balech

Отмечен в юго-западной части моря в июне 2014 г. (кв. 3, 20, 23, 24).

Описан из вод Западной Гренландии [Grøntved, Seidenfaden, 1938, как *Peridinium laticeps*]. Ближайшие находки: моря Норвежское и Баффина, Девисов пролив, умеренные и субтропические воды северо-восточной Атлантики [Околодков, 2000]; единственный экземпляр найден в прибрежных водах Дании (Каттегат) [Hansen, Larsen, 1992], по этой находке включён в список фитопланктона Балтики [Hällfos, 2004].

Pyrophacus horologium Stein

Отмечен в ноябре 2013 г. в западной и юго-западной частях моря (кв. 22, 24, 26) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: моря Норвежское, Белое [Околодков, 2000] и Балтийское [Hällfos, 2004]. Вид тропическо-бореальный [Околодков, 2000] или «...по-видимому, тропическо-бореально-нотальный...» [Коновалова, Селина, 2010].

Spatulodinium pseudonociluca Cachon & Cachon (= *Gymnodinium pseudonociluca* Pouchet)

Клетка на стадии споронта отмечена в юго-западной части моря в июле 2015 г. (кв. 19, Мотовский залив).

Вид имеет сложный жизненный цикл, разные стадии которого значительно различаются размером и морфологией [Коновалова, Селина, 2002; Gómez, Souissi, 2007]. На стадии споронта идентификация не вызывает затруднений, тогда как «мелкоразмерные» стадии (трофонты), описанные как *Gymnodinium lebouriae*, *G. fulgens*, *G. conicum*, *G. viridis*, приводятся в ряде списков наряду с *S. pseudonociluca* в качестве отдельных видов.

Ближайшие находки: Северный Ледовитый океан [Киселёв, 1950, как *G. pseudonociluca*], Карское море [Макаревич, Дружков, 1994; Макаревич, 1997; Druzhkov, Makarevich, 1999, как *G. pseudonociluca*], прибрежные воды Британии, моря Северное (на север до Фарер) [Paulsen, 1908, как *G. pseudonociluca*; Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1981, 1982] и Балтийское (Кильская бухта) [Wasmund et al., 2015]. Находки в Арктике иногда считаются сомнительными [Околодков, 2000; Коновалова, Селина, 2002]. Бореальный [Druzhkov, Makarevich, 1999] или тропическо-бореальный [Околодков, 2000].

Анализ результатов

Распределение числа новых таксонов по отдельным участкам акватории представлено на рис. 2.

В целом картина распределения флористических находок предсказуемая: наибольшим разнообразием характеризуется юго-западная часть Баренцева моря, примыкающая к северо-восточной части Северной Атлантики – Норвежскому морю; отсюда в направлении на север и восток число видов снижается.

Однако число видов, «накопленное» за 2007–2018 гг., может сильно зависеть от посещаемости акватории: участки на юго-западе исследовались в эти годы систематически (в частности, стандартный океанологический разрез «Кольский», где ведётся регулярный мониторинг), а северные и восточные районы – эпизодически. Получить картину распределения, свободную от указанной неравномерности, можно, рассчитав нормированную величину, обозначенную нами N.

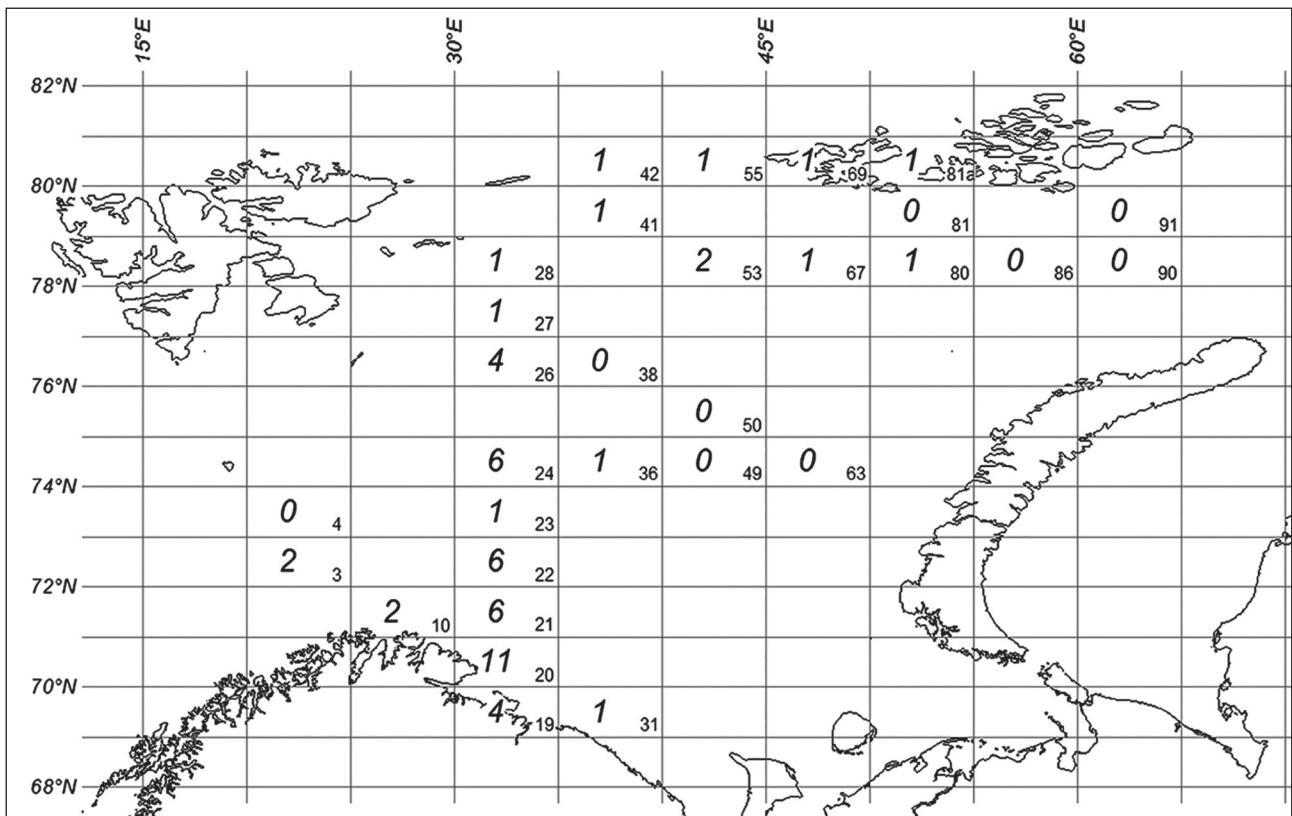


Рис. 2. Распределение числа видов, впервые отмеченных в 2007–2018 гг., по участкам (квадратам) акватории Баренцева моря. В нижнем правом углу – номер квадрата.

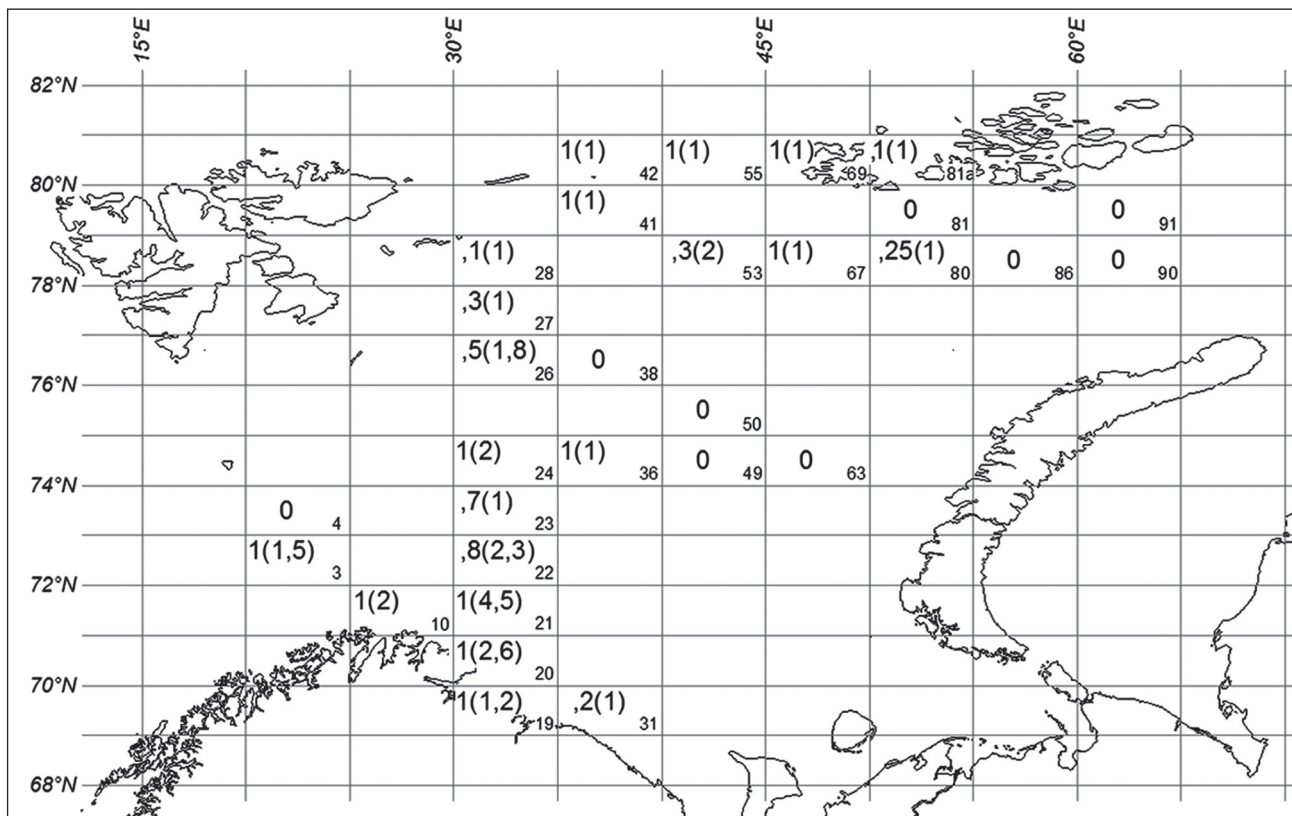


Рис. 3. Распределение значений P и (в скобках) N. Дробные значения округлены до десятых, разделитель – запятая. В нижнем правом углу – номер квадрата.

Индекс **N** равен частному от деления суммы чисел видов-индикаторов ($\sum n_i$) на число измерений, в которых эти виды отмечены (^+x), понимая под измерением океанографическую станцию:

$$N = (n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_x) / ^+x,$$

где n_i – число новых видов в каждом из x измерений в квадрате, $i \in \{1, x\}$. Исходя из естественного допущения, что числом видов определяется степень влияния соответствующего флористического элемента на местную флору, **N** можно считать мерой интенсивности влияния атлантической флоры на данный участок моря.

Кроме того, важным параметром является регулярность (частота) влияния. Мерой регулярности влияния может служить индекс **P** – частное от деления числа измерений с наличием новых видов (^+x) на число всех измерений в квадрате (x):

$$P = ^+x/x.$$

Между двумя индексами имеется простое соотношение:

$$N \times P = n = \sum n_i / x,$$

где n – среднее арифметическое числа видов-индикаторов.

Данные для расчёта индексов **N** и **P** представлены в табл. 2, распределение – на рис. 3.

Распределения значений **N** (нормированное число новых видов) в целом по акватории соответствует таковому рис. 2, где отражено распределение интегральных величин: наблюдается снижение в направлении с запада на север и восток.

Отметим основные закономерности распределения значений **N** и **P** в отдельных районах моря.

В юго-западном секторе Баренцева моря величина интенсивности **N** в направлении с запада (кв. 4, 3 и 10) на восток (кв. 20–22), вопреки общей тенденции по Баренцеву морю, растёт, а не снижается.

Вдоль разреза «Кольский» интенсивность и регулярность влияния изменяются немонотонно. От района максимальной интенсивно-

Таблица 2. Статистика регистрации новых видов и значения индексов **P** и **N** на участках акватории Баренцева моря по данным 2007–2018 гг.

№ кв.	Число посещений	Число видов	x	^+x	P	n	N
3	1	2	2	2	1.0	1.50	1.5
4	1	0	2	0	0	0	0
10	1	2	1	1	1.0	2.00	2.0
19	5	4	5	5	1.0	1.20	1.2
20	5	11	9	9	1.0	2.56	2.6
21	2	6	2	2	1.0	4.50	4.5
22	5	6	5	4	0.8	1.80	2.3
23	2	1	3	2	0.7	0.67	1.0
24	4	6	6	6	1.0	2.00	2.0
26	4	4	8	4	0.5	0.88	1.8
27	2	1	3	1	0.3	0.33	1.0
28	3	1	8	1	0.1	0.13	1.0
31	1	1	6	1	0.2	0.17	1.0
36	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
38	1	0	3	0	0	0	0
41	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
42	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
49	1	0	3	0	0	0	0
50	1	0	2	0	0	0	0
53	1	2	3	1	0.3	0.67	2.0
55	1	1	2	2	1.0	1.0	1.0
63	1	0	3	0	0	0	0
67	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
69	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
80	1	1	4	1	0.25	0.25	1.0
81	2	0	4	0	0	0	0
86	1	0	1	0	0	0	0
90	1	0	1	0	0	0	0
91	1	0	2	0	0	0	0
81a	3	1	12	1	0.1	0.08	1.0

Условные обозначения: x – общее число измерений в квадрате; ^+x – число измерений с новыми видами; **P** – регулярность влияния; n – среднее число новых видов; **N** – интенсивность влияния. Ненулевые значения **P** и **N** округлены до десятых.

сти (кв. 21, **N** = 4.5) отмечается снижение значений и к югу и к северу. Регулярность при этом не снижается на южных участках (кв. 19 и 20, **P** = 1), но снижается на северных (кв. 22 и 23). Далее на север, в кв. 24, значения индексов возрастают (**N** = 2, **P** = 1), затем последовательно снижаются в кв. 26–27–28.

На севере Баренцева моря также отмечается влияние Атлантики, хотя и в значительно меньшей степени, нежели на юго-западе. Регулярность влияния в северо-западных квадратах (кв. 41, 42, 55, 69) сохраняется высокой ($P = 1$), уровень интенсивности минимален – в абсолютном большинстве случаев в одном измерении (=на одной станции) регистрируется один вид из числа новых. По мере продвижения на восток в первую очередь снижается регулярность; на восточных границах Баренцева моря влияние атлантической флоры не отмечено ($N = P = 0$). Сходная пространственная тенденция – снижение в восточном направлении параметров N и P до нулевых значений – наблюдается и в центральном районе моря, от самых «западных» (кв. 24 и 26) и далее на восток (кв. 36 и 38, затем кв. 49, 50, 63).

Обсуждение и выводы

Большинство видов из приведённого перечня встречается по всей бореальной зоне Северной Атлантики, самые северные места их регистрации – Норвежское или Северное моря. Отмеченное изменение ареала этих видов не кажется неожиданным, поскольку по составу планктонной флоры Баренцево море в той или иной своей части входит в единую Аркто-Бореальную область [Беклемишев и др., 1977; Беклемишев, Семина, 1986; Околотков, 2000]. Однако некоторые виды до сих пор регистрировались только на юге бореальной зоны, в широтной области от линии Ортманна до Британских островов (*G. milneri*) или в краевых бассейнах – Средиземном и Чёрном морях (*T. strictum*, *D. ovata*, *G. mutsuensis*). Расширение ареала до высоких широт у этих видов – очевидный признак значительных изменений в экосистеме Арктики, тем более что два из них (*T. strictum*, *D. ovata*) отмечены в Баренцевом море довольно далеко на севере (на $78^\circ N$). Следует также обратить внимание на многолетний режим присутствия новых видов в баренцевоморской пелагиали: треть из них отмечалась в течение 2 лет и более, например, *D. ovata* и *P. palmipes* – 4 года, *O. caudatum* – 8 лет.

Географическая направленность влияния атлантической флоры выявляется при ана-

лизе распределения значений индексов N и P по выделенным участкам акватории (квадратам): от границ на юго- и северо-западе в направлении центральной части моря и ее северо-восточной границы. На участках на юго-западе и северо-западе Баренцева моря новые виды регистрировались при каждом обследовании (в каждый год наблюдений) и в каждом измерении (на каждой океанографической станции). Регулярность появления этих видов снижается вплоть до полного отсутствия в центре и на северо-востоке (рис. 3). На отдельных участках в районе океанографического разреза «Кольский» в среднем на одно измерение обнаруживалось до 4.5 новых таксонов и до 11 новых таксонов за все годы исследований (рис. 2 и 3).

В совокупности приведённые данные следует рассматривать как активизацию флорогенеза в арктической области путём естественной инвазии, инициированную, вероятно, устойчивым ростом адвекции атлантических вод.

Отметим, что за этот период выявились и биоценологические изменения – натурализация видов на определённой акватории, «закрепление» в сукцессионной системе. Эти процессы изучались в юго-западной части Баренцева моря, и на материале 2012, 2013 и 2015 гг. было показано, что в предзимний период широко распространена по акватории и доминирует в составе фитопланктона динофлагеллята *O. caudatum* [Макаревич, Олейник, 2017], пока, видимо, единственный вполне натурализовавшийся адвентивный вид. При условии развития современной температурной аномалии высока вероятность натурализации и других видов, однако такой результат возможен и при инверсии современной климатической тенденции, учитывая высокий потенциал акклимации гидробионтов к изменению термического и инсоляционного режимов.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Особенности организации арктических планктонных сообществ в условиях современных климатических изменений (Баренцево,

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

- Аксёнов П.В., Иванов В.В. «Атлантификация» как вероятная причина сокращения площади морского льда в бассейне Нансена в зимний сезон // Проблемы Арктики и Антарктики. 2018. Т. 64. № 1(115). С. 42–54.
- Алексеев Г.В., Радионов В.Ф., Александров Е.И. и др. Изменения климата Арктики при глобальном потеплении // Проблемы Арктики и Антарктики. 2015. № 1(103). С. 32–41.
- Беклемишев К.В., Парин Н.В., Сёмина Г.И. Биогеография океана. Пелагиаль // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана / Отв. ред. М.Е. Виноградов. М., 1977. С. 219–261.
- Беклемишев К.В., Сёмина Г.И. География планктонных диатомей высоких и умеренных широт Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов / Отв. ред. П.А.Моисеев. М., 1986. С. 7–23.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1. Баренцево море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности / Отв. ред. Ф.С. Терзиев. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 182 с.
- Гудкович З.М., Карклин В.П., Смоляницкий В.М., Фролов И.Е. О характере и причинах изменений климата Земли // Проблемы Арктики и Антарктики. 2009. № 1(81). С. 15–23.
- Киселёв И.А. Панцирные жгутиконосцы. М.; Л., 1950. 280 с.
- Коновалова Г.В. Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 1998. 300 с.
- Коновалова Г.В., Селина М.С. Цикл развития *Spatulodinium pseudonostocum* (Dinophyta) из Японского моря // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 9. С. 38–42.
- Коновалова Г.В., Селина М.С. Динофитовые водоросли (Dinophyta) // Биота российских вод Японского моря / Ред. А.В. Адрианов. Владивосток: Дальнаука, 2010. 352 с.
- Крахмальский А.Ф. Динофитовые водоросли Украины: Иллюстрированный определитель. Киев: Альтер-прес, 2011. 444 с.
- Любина О.С., Зимина О.Л., Анисимова Н.А. Распределение и изменчивость фауны амфипод (Crustacea, Amphipoda) на Кольском разрезе (Баренцево море) // ДАН. 2012. Т. 442. № 3. С. 426–429.
- Макаревич П.Р. Фитопланктон Карского моря // Планктон морей Западной Арктики / Отв. ред. Е.Г. Матишов. Апатиты, 1997. С. 51–65.
- Макаревич П.Р., Дружков Н.В. Сравнительная характеристика фитопланктона юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей // Альгология. 1994. Т. 4. № 1. С. 78–88.
- Макаревич П.Р., Олейник А.А. Микропланктон Баренцева моря: современный состав и структура в предзимний период // Вестник МГТУ. 2017. Т. 20. № 2. С. 316–325.
- Малинин В.Н. Уровень океана: настоящее и будущее. СПб.: РГГМУ, 2012. 260 с.
- Околовцов Ю.Б. Динофлагелляты (Dinophyceae) морей евразийской Арктики: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 363 с.
- Олейник А.А. Новые динофлагелляты (Dinophyceae) планктона Баренцева моря // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 7. С. 756–765.
- Олейник А.А. Таксономический список фитопланктона побережья архипелага Земля Франца-Иосифа // Вестник Кольского научного центра РАН. 2015. № 2. С. 25–32.
- Семёнов В.А. Колебания современного климата, вызванные обратными связями в системе атмосфера – арктические льды – океан // Фундаментальная и прикладная климатология. 2015. Т. 1. С. 232–248.
- Стариков Ю.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д., Зуев Ю.А. Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Crustacea Decapoda Lithodidae) в Белом море // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 1. С. 79–95.
- Трофимов А.Г., Карсаков А.Л., Ившин В.А. Изменения климата в Баренцевом море на протяжении последнего полувека // Труды ВНИРО. 2018. Т. 173. С. 79–91.
- Фролов И.Е., Гудкович З.М., Карклин В.П. и др. Климатические изменения ледовых условий в арктических морях евразийского шельфа // Проблемы Арктики и Антарктики. 2007. № 1(75). С. 149–160.
- AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway (Электронный ресурс) // (<http://www.algaebase.org>). Проверено 20.07.2019.
- Årthun M.A., Eldevik T., Smedsdrud L.H. et al. Quantifying the influence of Atlantic heat on the Barents Sea ice variability and retreat // Journ. Clim. 2012. No. 25. P. 4736–4743.
- Bagøien E., Benzik A., Bogstad B. et al. The state and trends of the Barents Sea in 2017 (Электронный ресурс) // Interim Report of the Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). 2018. Ann. 5. P. 69–210. // (<http://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/IEASG/2018/WGIBAR/Annex%205.pdf>). Проверено: 29.07.2019.

- Barnard R., Batten S.D., Beaugrand G. et al. Continuous plankton records: plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958–1999). II. Biogeographical charts. Mar. Ecol. Prog. Ser. (Suppl.), 2004. P. 11–75.
- Dodge J.D. Provisional Atlas of the marine Dinoflagellates of the British Isles. Huntingdon: Biological Records Centre, 1981.
- Dodge J.D. Marine dinoflagellates of the British Isles. London: Her Majesty's Stationary Office, 1982. 303 p.
- Dodson A.N., Thomas W.H. Concentrating plankton in a gentle fashion // Limnol. Oceanogr. 1964. Vol. 9. P. 455–456.
- Druzhkov N.V., Makarevich P.R. Comparison of the phytoplankton assemblages of the south-eastern Barents Sea and south-western Kara Sea: phytogeographical status // Bot. Mar. 1999. Vol. 42. P. 103–115.
- El Madani F., Chiaar A., Abdelhafid C. Phytoplankton Composition and Abundance Assessment in the Nador Lagoon (Mediterranean Coast of Morocco) // Acta Botanica Croatica. 2011. Vol. 70(2). P. 269–288.
- Fosshem M., Primicerio R., Johannesen E. et al. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic // Nature Climate Change. 2015. Vol. 5. P. 673–677.
- Gómez F. Checklist of Mediterranean Free-living Dinoflagellates // Bot. Mar. 2003. Vol. 46. P. 215–242.
- Gómez F. A review on the synonymy of the dinoflagellate genera *Oxytoxum* and *Corythodinium* (Oxytoxaceae, Dinophyceae) // Nova Hedwigia. 2018. Vol. 107. Issue 1–2. P. 141–165.
- Gómez F., Souissi S. The distribution and life cycle of the dinoflagellate *Spatulodinium pseudonoctiluca* (Dinophyceae, Noctilucales) in the northeastern English Channel // Comptes Rendus Biologies. 2007. Vol. 330. Iss. 3. P. 231–236.
- Grøntved J., Seidenfaden G. The phytoplankton of the waters west of Greenland. The Godthab Exp., 1928 // Meddelelser om Grønland (Monographs on Greenland). København: Kommissionen for Videnskabelige undersøgelser i Grønland (Commission for Scientific Investigations in Greenland). 1938. B. 82. No. 5. P. 1–380.
- Halldal P. Phytoplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea, 1948–49. (Including observations during the «Armaer Hansen» cruise, July 1949) // Norske Vidensk.-Akad. Hvalradets Skr. 1953. Vol. 38. P. 1–91.
- Hällfors G. Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species // Baltic Sea Environment Proceedings. 2004. No. 95. 1–208 p.
- Hansen G., Larsen J. Dinoflagellater i danske farvande // Plankton i de indre danske farvande. Analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat / Ed. H.A. Thomsen. København: Havforskning fra Miljøstyrelsen. 1992. No. 11. S. 45–155.
- Hasle G.R. Phytoplankton and ciliate species from the Tropical Pacific // Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse. 1960. No. 2. P. 1–50.
- Hendey N.I. An introductory account of the smaller algae of the British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms) // London: Her Majesty's Stationary Office, 1964. 317 p.
- Hoppenrath M. A revised checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from Helgoland (North Sea, German bight) // Helgol. Mar. Res. 2004. No. 58. P. 243–251.
- Lebour M.V. The dinoflagellates of northern seas. Plymouth, 1925. 250 p.
- Matishov G.G., Matishov D.G., Moiseev D.V. Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs. // Oceanologia. 2009. 51(3). P. 321–340.
- Nehring S. Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea: biological indicators of climate changes? // ICES J. Mar. Sci. 1998. 55. P. 818–823.
- Paulsen O. Peridinales. Nordisches Plankton. Botanischer Teil. Kiel-Leipzig, 1908. 124 s.
- Parke M., Dixon P.S. Check-list of British marine algae – third revision // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1976. Vol. 56. Iss. 3. P. 527–594.
- Schiller J. Dinoflagellatae (Peridineae). Teil 2. Leipzig, 1937. 590 p.
- Spiridonov V.A., Zalota A.K. Understanding and forecasting dispersal of non-indigenous marine decapods (Crustacea: Decapoda) in East European and North Asian waters // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2017. Vol. 97. No. 3. P. 591–611.
- Steidinger K.A., Faust M.A., Hernández-Becerril D.U. Dinoflagellates (Dinoflagellata) of the Gulf of Mexico // Gulf of Mexico – Origins, Waters, and Biota. V. 1. Biodiversity / Felder D.L., D.K. Camp (eds.). Texas A&M University Press, 2009. P. 131–154.
- Tomas C.R. (ed.). Identifying marine phytoplankton. San Diego, CA. Academic Press. Harcourt Brace Company. 1997. 821 p.
- Wasmund N., Dutz J., Pollehne F. et al. Biologische Zustandseinschätzung der Ostsee im Jahr 2014 (Biological assessment of the Baltic Sea 2014) // Meereswiss. Ber. (Mar. Sc. Rep.) 2015. No. 98. P. 3–90.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Vedenin A.A. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea // Polar Biology. 2018. Vol. 41. P. 1983–1994.
- Zimina O.L., Lyubin P.A., Jørgensen L.L. et al. Decapod crustaceans of the Barents Sea and adjacent waters: species composition and peculiarities of distribution // Arthropoda Selecta (Русский Артроподологический Журнал). 2015. Vol. 24. No. 3. P. 417–428.

FLORISTIC FINDINGS IN THE BARENTS SEA: CLIMATIC TREND AS A FLOROGENESIS FACTOR

© 2020 Makarevich, P.R., Oleinik, A.A.

Murmansk Marine Biological Institute KSC of the RAS, Murmansk 183038, Russia;
e-mail: makarevich@mmbi.info

This paper discusses results of floristic studies on plankton in the Barents Sea performed from 2007 to 2018. We documented findings of 16 species new to the indigenous flora and analyzed their distribution in the Barents Sea and adjacent waters. We also calculated statistical indicators (indices) that characterize the regularity and quantitative expression of their presence in certain sectors of the sea. The data obtained demonstrate the intensity and direction of invasion of Atlantic algal flora. The most intense and regular invasion vector is directed eastwards from the southwestern border of the Barents Sea to its central part. Not less stable, but less intensive vector of influence of Atlantic flora was found in the northwestern Barents Sea directed southwards to the central and eastern parts of the sea. In the historical aspect, these processes are characterized as the activation of florogenesis coincided in time and, most likely, caused by the current climatic situation in the region, mainly by the increased advection of Atlantic water. At least one adventive species has been discovered to be currently integrated into the succession system of the Barents Sea phytoplankton in the position of seasonal dominant.

Keywords: flora, microalgae, phytoplankton, invasion, climate, Barents Sea, Atlantic water.

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПАРАЗИТАХ БЫЧКА-ПЕСОЧНИКА *NEOGOBIUS FLUVIATILIS* (PERCIFORMES, GOBIIDAE) В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2020 Минеева О.В.*, Минеев А.К.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003, Россия;
e-mail: *ksukala@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.2019. После доработки 21.08.2020. Принята к публикации 24.08.2020

Исследована паразитофауна бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* из нижнего участка Саратовского водохранилища. Обнаружено 6 видов паразитов, для одного из которых (специфичный бычковым плероцеркоид *Triaenophorus crassus*) песочник впервые отмечен в качестве дополнительного хозяина. 100%-я инвазия бычка чужеродной трематодой *Nicola skrjabini* позволяет отнести его к основным дефинитивным хозяевам паразита в водоёме.

Ключевые слова: бычок-песочник, паразиты, заражённость, Саратовское водохранилище.

Введение

Наряду с другими представителями сем. Gobiidae, бычок-песочник (далее – песочник) *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) входит в число наиболее успешных вселенцев в пресноводные экосистемы континентальных водоёмов Европы [Богущая и др., 2004; Roche et al., 2013; Ризевский и др., 2015; Ramlер, Kеckeis, 2019].

Естественный ареал вида охватывает прибрежные районы Чёрного, Азовского и Каспийского морей [Москалькова, 2003]. С начала 2000-х гг. песочник активно расселяется по водоёмам Восточной и Центральной Европы, где зачастую составляет значительную конкуренцию местным видам [Grabowska et al., 2009; Konečná, Jurajda, 2012; Jakovlić et al., 2015; Rakauskas et al., 2018]. Однако область распространения и скорость натурализации *N. fluviatilis* в приобретённом ареале значительно уступают таковым бычков головача (*Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1996), кругляка (*N. melanostomus* Pallas, 1814) и цуцка (*Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814) (последние два известны и в Северной Америке) [Богущая и др., 2004; Hayden, Miner, 2009].

Темпы продвижения песочника вверх по каскаду волжских водохранилищ заметно от-

стают от скорости распространения и успеха колонизации новых местообитаний другими представителями сем. Gobiidae. После зарегулирования Волги *N. fluviatilis* впервые отмечен в Волгоградском водохранилище (вдхр.) только в 1975 г. [Богущая и др., 2004], с 1982 г. регистрируется в Саратовском [Козловская, 1997]. И лишь относительно недавно, в 2003 г., песочник проник в Куйбышевское вдхр.; в настоящий момент это северная граница распространения вселенца в Волге. Сведения о дальнейшем продвижении вида в водохранилища Волжско-Камского каскада отрывочны и недостаточны из-за его малочисленности [Шакирова и др., 2015].

Вместе с тем, цуцик натурализовался в Рыбинском вдхр. [Слынько, 2008], а кругляк и головач сформировали большие по численности постоянные популяции в северной части Чебоксарского вдхр. [Слынько, Терещенко, 2014].

В случае очевидно отрицательного воздействия (с точки зрения человека) видов-вселенцев на экосистему или хозяйственную деятельность можно говорить о так называемом «биологическом загрязнении» экосистем, под которым понимается вселение и развитие популяций чужеродных видов организмов, преднамеренно или непреднамеренно занесённых

человеком в природные экосистемы [Колонин и др., 1992; Алимов и др., 2004]. Среди возможных негативных последствий вселения чужеродных видов рыб в водоёмы-реципиенты (конкуренция с аборигенными видами за пищу, хищничество по отношению к ним, изменение среды обитания путём изменения структуры и функции экосистемы) [Самые опасные..., 2018] следует особо выделить паразитологические последствия, которые зачастую приводят к ухудшению эпизоотической обстановки в водоёмах [Тютин, Кияшко, 2005; Бисерова, 2010; Kvach et al., 2017].

До настоящего времени песочник остаётся одним из наименее изученных в паразитологическом плане рыб-вселенцев волжских водохранилищ [Жохов и др., 2014]. В литературе имеются единичные сведения о паразитах *N. fluviatilis* дельты Волги [Иванов, 2002; Судариков и др., 2006] и Волгоградского вдхр. [Kvach et al., 2015], не позволяющие дать полноценную качественную и количественную оценку состава паразитофауны этого чужеродного вида.

Целью настоящей работы является изучение паразитофауны бычка-песочника в Саратовском вдхр.

Материал и методика

В основу исследования положен ихтиологический материал из фондовой коллекции лаборатории популяционной экологии ИЭВБ РАН, собранный в августе 2006 г. в районе судового рейда вблизи Балаковской АЭС (52°05' с. ш., 47°57' в. д., нижний участок Саратовского вдхр.). С помощью гидробиологического сачка и набора крючковых снастей отловлено 47 экз. *N. fluviatilis* с длиной тела (SL, стандартная длина) от 32.9 до 71.3 мм (среднее значение 50.6±1.5 мм); возраст животных, установленный по отолитам, составлял 1–3 года.

Отлов рыб проводили на одной станции, представляющей собой участок литорали глубиной до 1 м с песчаным грунтом. Пойманных песочников фиксировали 4%-м раствором формальдегида.

Перед вскрытием рыб отмачивали в течение нескольких дней в воде с ежедневной её

сменой. Сбор и обработку паразитологического материала проводили по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985]. Видовая диагностика макропаразитов осуществлялась по соответствующим определителям [Определитель..., 1987; Судариков и др., 2006].

Для количественной характеристики заражённости животных использовались традиционные показатели: экстенсивность инвазии (процентная доля заражённых особей в общем числе исследованных рыб), интенсивность инвазии (минимальное и максимальное число паразитов на одной особи рыб) и индекс обилия (средняя численность паразита у всех исследованных рыб, включая незаражённых). Математическая обработка данных выполнена с использованием программы Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение

У песочника из обследованной части Саратовского вдхр. зарегистрировано 6 видов паразитов разных систематических групп (таблица).

Особый интерес представляет регистрация цестоды *Triaenophorus crassus*, плероцеркоиды которой единично обнаружены в мускулатуре исследованных рыб (таблица).

Несмотря на то, что *T. crassus* входит в число специфических паразитов бычков сем. Gobiidae [Определитель..., 1987], личинки лентеца ранее не отмечались у песочника ни в нативном, ни в приобретённом ареале [Найдёнова, 1974; Квач, 2002; Kvach, 2002, 2004, 2005; Ondračkova et al., 2005; Molnar, 2006; Семёнова и др., 2007; Гаевская, 2012; Krasnovyd et al., 2012; Kvach et al., 2014, 2015; Mierzejewska et al., 2014].

В волжских водохранилищах *T. crassus* является чужеродным видом. До зарегулирования Волги в бассейне реки существовали две изолированные популяции цестоды. «Северная» форма лентеца обитала только в оз. Белом, дополнительным хозяином гельминта являлась европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758). В дельте Волги была известна «южная» форма *T. crassus*, в реализации жизненного цикла которой принимали участие понто-каспийские бычки. Таким образом, между популяциями паразита суще-

Таблица. Паразиты бычка-песочника в Саратовском водохранилище

Паразит / локализация	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Cestoda			
<i>Triaenophorus crassus</i> Forel, 1868, pl. мускулатура	4.26±2.98	1	0.04±0.03
Trematoda			
<i>Nicolla skrjabini</i> Iwanitzky, 1928 кишечник	100.00	4–150	39.89±4.36
<i>Vucephalus polymorphus</i> Baer, 1827, met. плавники, мышцы ротовой полости	17.02±5.54	1–5	0.30±0.13
<i>Diplostomum sp.</i> хрусталик глаза	2.13±2.13	5	0.11±0.11
Acanthocephala			
<i>Acanthocephala sp.</i> кишечник	2.13±2.13	1	0.02±0.02
Bivalvia			
<i>Unionidae gen. sp.</i> плавники	2.13±2.13	3	0.06±0.06

Примечание: ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

ствовал заметный разрыв [Жохов и др., 2019]. В связи с этим предпринималась попытка выделить «южную» форму цестоды в отдельный вид – *T. meridionalis* Куперман, 1968 [Куперман, 1973], валидность которого в настоящее время не подтверждена.

Масштабное гидростроительство (создание каскада водохранилищ и каналов, соединивших Волгу с крупными озёрами Европейского Севера) способствовало активному расселению ряпушки и бычков в бассейне реки. Это, в свою очередь, привело к распространению *T. crassus* за пределы нативного ареала (вектором инвазии цестоды является саморасселение с рыбами-хозяевами).

В настоящее время цестода *T. crassus* известна во всех волжских водохранилищах, за исключением Куйбышевского. В водоёмах Верхней и Средней Волги регистрируется «северная» форма лентеца, использующая ряпушку в качестве дополнительного (второго промежуточного) хозяина [Жохов и др., 2019]. В бассейне Нижней Волги (дельта, Саратовское вдхр.) известна «южная» форма гельминта, в реализации жизненного цикла которой принимают участие бычки сем. Gobiidae [Kvach et al., 2015; Минеева, Минеев, 2019]. Различия между популяциями *T. crassus* проявляются не только в составе рыб – промежуточных хозяев, но и в размерах некоторых морфологических признаков (крючков сколекса).

В Саратовском вдхр. чужеродная цестода регистрируется с 2009 г.; основным дополнительным хозяином является бычок-головач, в меньшей степени заражены кругляк и цуцик. Взрослые черви обнаружены в кишечнике налима [Минеева, 2019] и щуки [Минеева, Минеев, 2019], но формирование половой системы и созревание лентеца возможны только в организме последней [Куперман, 1973]. Высокая степень инвазии щуки в средней части Саратовского вдхр. (встречаемость паразита 55.10% при средней численности 6.43 экз.) [Минеева, Минеев, 2019], сопоставимая и даже превышающая аналогичные показатели в нативном ареале паразита, свидетельствует об активном питании хищника понто-каспийскими бычками. Инвазия чужеродных видов рыб вызвала трансформацию ранее существующих пищевых цепей, что привело не только к полноценной натурализации цестоды-вселенца, но и к возникновению в водоёме качественно нового очага триенофороза [Минеева, Минеев, 2019].

Группа трематод в составе паразитофауны песочника Саратовского вдхр. представлена тремя видами (таблица), два из которых (метацеркарии *Vucephalus polymorphus* и *Diplostomum sp.*) заражают хозяина активным путём.

V. polymorphus – широкоспецифичный паразит (в Саратовском вдхр. известен не менее чем у 16 видов рыб) [Бурякина, 1995], жиз-

ненный цикл которого связан с беззубками р. *Anodonta* и перловицами р. *Unio* (промежуточные хозяева) и хищными рыбами (щука, окунёвые), в кишечнике которых достигает половой зрелости [Определитель..., 1987; Судариков и др., 2006]. Метацеркария трематоды известна у песочника и в нативном (Каспийское море) [Семёнова и др., 2007], и в приобретённом ареале (реки и водохранилища Польши) [Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014]. Уровень инвазии бычка личинками *B. polymorphus* в водоёмах и водотоках этой восточно-европейской страны (экстенсивность инвазии 12.5–19.0%, индекс обилия от 0.6 до 1.3 экз.) [Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014] сопоставим с нашими данными (таблица). Необходимо отметить, что в условиях Саратовского вдхр. данный вид паразита у других рыб сем. Gobiidae не обнаружен [Mineeva, 2019].

Видовая принадлежность единично зарегистрированной метацеркарии р. *Diplostomum* не установлена. В нативном ареале для песочника известно 5 видов диплостомид, в том числе узкоспецифичный *Diplostomum gobiorum* (Schigin, 1965) [Судариков и др., 2006; Гаевская, 2012; Krasnovyd et al., 2012]. В приобретённом ареале у *N. fluviatilis* зарегистрировано не менее 3 видов личинок р. *Diplostomum* (водоёмы Польши, Украины, Словакии, России), однако продвижения *D. gobiorum* вслед за своим хозяином не произошло [Ondračkova et al., 2005; Kvach et al., 2014, 2015; Mierzejewska et al., 2014]. В настоящее время в бассейне Волги метацеркарии *Diplostomum sp.* входят в число доминантных видов в составе паразитофауны инвазивных бычков – кругляка, головача, цуцика (Саратовское вдхр.) [Mineeva, 2019] и песочника (вблизи г. Волгограда) [Kvach et al., 2015]. Работа по видовой диагностике личинок диплостомид, обнаруженных у рыб-вселенцев, крайне необходима, поскольку позволит установить, относятся ли данные черви к аборигенной фауне Саратовского вдхр. или принесены животными из водоёмов-доноров. Последнее представляется весьма вероятным, учитывая широкое распространение в прибрежье водоёма бычков и брюхоногого моллюска *Lymnaea auricularia* (L., 1758) [Ми-

хайлов, 2014], промежуточного хозяина гельминта.

Высокая степень инвазии *N. fluviatilis* чужеродной кишечной трематодой *Nicolla skrjabini* позволяет отнести песочника к основным дефинитивным хозяевам паразита в водоёме (таблица). Первая регистрация сосальщика в Саратовском вдхр. приурочена к началу 1990-х гг. [Бурякина, 1995]; в настоящее время отмечается значительное расширение круга окончательных хозяев гельминта [Рубанова, 2015; Mineeva, 2019].

Полноценная натурализация паразита-вселенца стала возможна благодаря инвазионному успеху других чужеродных видов (позвоночных и беспозвоночных), играющих роль хозяев разных категорий в жизненном цикле трематоды. Первым промежуточным хозяином *N. skrjabini* служит брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), естественным ареалом которого является Понто-Азовский бассейн. Моллюск, относящийся к видам с высокой степенью влияния и включённый в «чёрный список» чужеродных животных в европейских внутренних водоёмах, в настоящее время на фоне установления многолетней устойчивой тенденции повышения среднегодовых температур значительно расширил свой ареал в бассейне Волги и является обычным видом в большинстве её водохранилищ [Самые опасные..., 2018]. В Саратовском вдхр. литоглиф в массе освоил прибрежные зоны водоёма, пик численности и биомассы вида приходится на начало – конец августа [Курина, 2016].

Вторым промежуточным (дополнительным) хозяином в цикле развития *N. skrjabini* являются разные виды бокоплавов, в том числе и чужеродные. В Саратовском вдхр. известно не менее 13 видов амфипод-вселенцев, некоторые из них (*Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Pontogammarus obesus* (Sars, 1896), *P. robustoides* (Sars, 1894)) характеризуются высокими количественными показателями (численность и биомасса) в прибрежной части водоёма [Курина, 2017].

Формирование половой системы и созревание трематоды происходит в организме многих видов рыб. В Саратовском вдхр. роль основных дефинитивных хозяев *N. skrjabini*

выполняют чужеродные бычки сем. Gobiidae – кругляк, головач и песочник, активные потребители бентоса в прибрежной литорали.

Эта тенденция является общей для водоёмов приобретённого бычками ареала. В настоящее время трематода известна в бассейне Волги, Днепра, Днестра, Дуная; в этих реках наибольшие показатели инвазии сосальщиком отмечаются именно у бычковых рыб [Ondračkova et al., 2006; Molnar, 2006; Kvach et al., 2014, 2015; Mineeva, 2019].

В нативном ареале *N. skrjabini* является редким паразитом песочника: встречаемость трематоды у черноморских бычков не превышает 0.5% [Kvach, 2004, 2005].

Единично зарегистрированный кишечный скребень (таблица) имел инвагинированный хоботок, что затруднило его видовую идентификацию. В приобретённом ареале (реки и водохранилища Польши, Венгрии, Словакии) для песочника известен *Pomphorhynchus laevis* (Müller, 1776) (личинки и взрослые особи) [Ondračkova et al., 2005; Molnar, 2006; Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014]. Уровень инвазии паразитом в отдельных водоёмах сильно колеблется – от 1.7% в р. Буг (Польша) [Kvach et al., 2014] до 98.0% в венгерском секторе Дуная [Molnar, 2006]. В Саратовском вдхр. для чужеродных понто-каспийских бычков (кругляка, головача) известно 4 вида скребней: *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780), *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901), *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776) и *P. laevis*, заражённость которыми единична [Минеева, 2013; наши неопубликованные данные]. Ниже по течению Волги (вблизи г. Волгограда) в составе паразитов песочника скребней не обнаружено [Kvach et al., 2015].

В естественном ареале для песочника известно 4 вида акантоцефал, в том числе пресноводный *A. lucii*, заражённость хозяина которым не превышает нескольких процентов [Квач, 2002].

Не определённые до вида глохидии моллюсков являются редкими паразитами *N. fluviatilis* (таблица). В приобретённом ареале у песочника обычны личинки pp. *Anodonta*, *Pseudoanodonta* и *Unio* [Ondračkova et al., 2005; Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014].

Зарегистрированных у песочника Саратовского вдхр. паразитов можно разделить на 2 равные по числу видов группы. Первая группа, включающая личинок трематод и моллюсков, инвазирует хозяина топическим путём; заражённость рыб тесным образом связана с их приуроченностью к хорошо прогреваемым мелководьям, местам обитания моллюсков pp. *Anodonta*, *Unio*, *Lymnaea*.

Другие 3 вида циркулируют по пищевым сетям, в которые вовлечены исследованные рыбы. *N. fluviatilis* – типичный эврифаг с весьма широким и изменчивым спектром питания. В Чёрном и Каспийском морях питается в основном ракообразными (бокоплавами, мизидами, кумовыми), отчасти червями, личинками хирономид, моллюсками и рыбой. В Азовском море поедает преимущественно моллюсков и полихет [Москалькова, 2003].

В приобретённом ареале пищевой спектр рыб определяется условиями конкретного водоёма. Так, в реках и водохранилищах Польши основными объектами питания песочника являются личинки хирономид (частота встречаемости 66.6–89.9%), остальные группы (амфиподы, копеподы, олигохеты, моллюски, пиявки, рыбы и др.) в пищевом комке бычка регистрируются редко. По массе преобладают личинки хирономид, а также бокоплавы (*Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895) и моллюски (*Physa sp.* и *Bithynia tentaculata* L., 1758) [Grabowska et al., 2009].

В настоящем исследовании основу питания песочника Саратовского вдхр. составляли ракообразные-вселенцы – мизиды *Paramysis ullskyi* (Czerniavskyi, 1882) и амфиподы *D. haemobaphes* и *P. robustoides*. Эти массовые чужеродные виды по характеристикам (эврибионтность, эврифагия, время развития генерации, высокая плодовитость, быстрый рост и раннее созревание, преобладание самок в период размножения) близки к r-стратегам, то есть способны значительно увеличивать свою численность за короткий промежуток времени, становясь доминирующими в водоёмах-реципиентах (водохранилищах) [Куркина, 2017]. Анализ паразитофауны свидетельствует, что пищевой рацион песочника в исследованном водоёме включает не только

бентосные организмы (именно с их потреблением связана заражённость трематодой *N. skrjabini* и скребнем *Acanthocephala sp.*), но и представителей зоопланктона (копепод рр. *Cyclops*, *Microcyclops*, *Eudiaptomus*), промежуточных хозяев цестоды *T. crassus*.

Необходимо отметить низкое разнообразие зарегистрированных макропаразитов песочника по сравнению с другими бычками сем. Gobiidae, успешно натурализовавшимися в Саратовском вдхр. (для кругляка известны 21 вид многоклеточных паразитов, для головача – 28, для цуцика – 12) [Минеева, 2013, 2018; Mineeva, 2019; наши неопубликованные данные]. На наш взгляд, этому есть следующее объяснение.

Во-первых, список паразитов песочника не может претендовать на полноту. Любая фиксация рыб после отлова (замораживание, применение 4%-го формальдегида или 70%-го этанола), безусловно, снижает информативность вскрытия и, как следствие, приводит к неполным качественным и количественным данным о составе паразитов. В первую очередь это касается моногеней и тканевых метацеркарий [Kvach et al., 2018].

Во-вторых, из перечисленных бычков именно *N. fluviatilis* характеризуется наиболее выраженной стенотопностью. Кругляк, головач и цуцик в массе освоили обширные акватории прибрежной части Саратовского вдхр. с каменистыми, галечными, илистыми грунтами. Песочник же придерживается в основном песчаных и песчано-илистых грунтов, характеризующихся особым составом донной фауны.

Следует отметить, что и ниже по течению Волги (окрестности г. Волгограда) фауны паразитов кругляка, головача и цуцика значительно разнообразнее, чем у песочника [Kvach et al., 2015]. Вместе с тем в водоёмах Польши и Украины наблюдается противоположная картина [Kvach et al., 2014].

Учитывая, что понто-каспийские бычки легко приобретают новых паразитов в водоёмах-реципиентах [Ondračkova et al., 2005, 2006; Molnar, 2006; Kvach et al., 2014, 2015; Mierzejewska et al., 2014; Mineeva, 2019], следует ожидать значительное расширение со-

става паразитов песочника в этой части инвазивного ареала.

В целом можно отметить, что формирование паразитофауны *N. fluviatilis* в условиях Саратовского вдхр. происходило согласно правилам, сформулированным ещё в 1930-х гг. для рыб-вселенцев [Догель, 1939].

В реципиентных водоёмах по сравнению с материнскими наблюдается значительное обеднение паразитофауны вселенца. Для песочника Чёрного, Азовского и Каспийского морей известно не менее 67 видов многоклеточных паразитов разных систематических групп (Monogenea – 1, Cestoda – 7, Aspidogastrea – 1, Trematoda – 34, Chromadorea (Nematoda) – 19, Acanthocephala – 4, Crustacea – 1) [Квач, 2002; Kvach, 2002, 2004, 2005; Семёнова и др., 2007; Гаевская, 2012; Krasnovyd et al., 2012; Güven, Öztürk, 2018]. В составе паразитов этого наиболее эвригалинного среди всех бычков (может обитать в водоёмах с солёностью от 0 до 46‰) [Богуцкая и др., 2004] регистрируются и исключительно морские, и эвригалинные, и пресноводные виды (последних большинство).

Основу паразитофауны вселенца в приобретённом ареале составляют виды с широкой гостальной специфичностью, способные использовать рыб разных семейств и отрядов в качестве промежуточных, резервуарных и дефинитивных хозяев. Песочник, наряду с другими бычками сем. Gobiidae, характеризуется высоким потенциалом к заражению местными паразитами в водоёмах-реципиентах. Всего в инвазивном ареале для *N. fluviatilis* известно не менее трёх десятков макропаразитов разных систематических групп [Ondračkova et al., 2005; Molnar, 2006; Kvach et al., 2014, 2015; Mierzejewska et al., 2014], большинство из которых являются широкоспецифичными аборигенными видами.

Одним из возможных последствий расширения ареала свободноживущими видами является проникновение чужеродных паразитов в новые экосистемы, что может стать причиной эпизоотий местной ихтиофауны [Бисерова, 2010]. В составе паразитов песочника зарегистрирована специфичная бычковым цестода *T. crassus*, появление которой в

Саратовском вдхр. связано с активным расселением понто-каспийских бычков вверх по каскаду волжских водохранилищ.

Заключение

Чужеродный бычок-песочник в Саратовском вдхр. инвазирован, по крайней мере, 6 видами макропаразитов, для одного из которых (цестода *T. crassus*) он отмечен в качестве нового хозяина. Регистрация этого специфичного бычковым лентеца, ранее не отмечаемого у песочника ни в нативном, ни в приобретённом ареале, свидетельствует, на наш взгляд, о том, что формирование паразитофауны *N. fluviatilis* бассейна Нижней Волги шло на основе фаун паразитов близкородственных кругляка, головача и цуцика, получивших более широкое распространение в регионе. В исследуемом водоёме песочник входит в число основных дефинитивных хозяев чужеродной трематоды *N. skrjabini*.

Полученные первые данные о заражённости бычка-песочника нижней части Саратовского вдхр. свидетельствуют о крайней необходимости дальнейших подобных исследований в разных участках водоёма и соседних водохранилищах.

Благодарности

Авторы благодарны к. б. н. Л.В. Головатюк (ИЭВБ РАН, Тольятти) за помощь в определении ракообразных.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала ФГБУН Самарского федерального исследовательского центра РАН, тема (проект) № АААА-А17-117112040039-7 «Экологические закономерности структурно-функциональной организации, ресурсного потенциала и устойчивого функционирования экосистем Волжского бассейна» (направление 51 «Экология организмов и сообществ»).

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

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат // В кн.: Биологические инвазии в водные и наземные экосистемы / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 16–43.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Богуцкая Н.Г., Болдырев В.С., Насека А.М. Бычки Neogobiinae (Teleostei, Gobiidae) в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озёр // В кн.: Биологические инвазии в водные и наземные экосистемы / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 297–320.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Гаевская А.В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: В 2 т. Т. 1. Морские, солоноватоводные и проходные рыбы. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. 380 с.
- Догель В.А. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий // Известия ВНИОРХ. 1939. Т. 21. С. 51–64.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Молодожникова Н.М., Беречикидзе И.А. Чужеродные виды паразитов рыб в бассейне Волги: обзор данных по числу видов и распространению // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 38–55.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Шершнева А.В., Молодожникова Н.М., Ларина С.Н. Разнообразие паразитов рыб бассейна Волги: проблемы изучения и оценки // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 2. С. 84–91.
- Иванов В.М. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение): Дис. ... докт. биол. наук. М.: ИНПА РАН, 2002. 323 с.
- Квач Ю.В. Скребни (Acanthocephala) отдельных видов бычковых рыб (Gobiidae) Одесского залива и лиманов северо-западной части Чёрного моря // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 21–24.
- Козловская С.И. Бычки в Саратовском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 3. С. 420.

- Колонин Г.В., Герасимов С.М., Морозов В.Н. Биологическое загрязнение // Экология. 1992. № 2. С. 89–94.
- Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Trienophorus* – паразиты рыб (экспериментальная систематика, экология). Л.: Наука, 1973. 208 с.
- Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 69–84.
- Курина Е.М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 69–80.
- Минеева О.В. Паразиты некоторых видов рыб-вселенцев Саратовского водохранилища // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2013. Т. 18. № 3. С. 886–890.
- Минеева О.В. Нематоды бычковых рыб (Perciformes, Gobiidae) в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 2. С. 67–72.
- Минеева О.В. Чужеродные виды в паразитофауне налима Саратовского водохранилища // В сб.: Экологический сборник 7: Труды молодых учёных. Материалы VII Всероссийской (с международным участием) молодёжной научной конференции / Под ред. С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой, С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, «Анна», 2019. С. 319–321.
- Минеева О.В., Минеев А.К. Чужеродная цестода *Trienophorus crassus* Forel, 1868 (Cestoda, Pseudophyllidea) у рыб Саратовского водохранилища // Учёные записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2019. Т. 161. Кн. 2. С. 325–338.
- Михайлов Р.А. Видовой состав пресноводных моллюсков водоёмов Среднего и Нижнего Поволжья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16. № 5(5). С. 1765–1772.
- Москалькова К.И. *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) – бычок-песочник // В кн.: Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. Т. 2. С. 114–116.
- Найдёнова Н.Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1974. 183 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (вторая часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Ризевский В.К., Ермолаева И.А., Лещенко А.В., Кудрицкая А.П. Бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* – понто-каспийский чужеродный вид рыб в бассейне р. Неман // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2015. Т. 59. № 4. С. 83–87.
- Рубанова М.В. Фауна гельминтов уклей *Alburnus alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4(5). С. 947–950.
- Самые опасные инвазионные виды России (топ-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяна, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 558 с.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 45–50.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. 328 с.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Атаев А.М., Семёнова Н.Н. Метациркулярии трематод – паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги // Метациркулярии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 2. М.: Наука, 2006. 183 с.
- Тютин А.В., Кияшко В.И. Встречаемость цестод семейства Ligulidae у карповых рыб верхневолжских водохранилищ после вселения черноморско-каспийской тюльки // В кн.: Проблемы цестодологии. 2005. Вып. 3. С. 267–276.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 3. С. 77–98.
- Grabowska J., Grabowski M., Kostecka A. Diet and feeding habits of monkey goby (*Neogobius fluviatilis*) in a newly invaded area // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. No. 9. P. 2161–2170.
- Güven A., Öztürk T. Metazoan parasite faunas of three gobiid species (Actinopterygii: Gobiidae) inhabiting the Lower Kızılırmak delta in Samsun: a comparative study // Türkiye Parazitoloji Derneği. 2018. Vol. 42. P. 33–38.
- Hayden T.A., Miner J.G. Rapid dispersal and establishment of a benthic Ponto-Caspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. No. 8. P. 1767–1776.
- Jakovlić I., Piria M., Čprem N., Tomljanović T., Matulić D., Treer T. Distribution, abundance and condition of invasive Ponto-Caspian gobies *Ponticola kessleri* (Günther, 1861), *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814), and *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Sava River basin, Croatia // Journal of Applied Ichthyology. 2015. Vol. 31. No. 5. P. 1–7.
- Konečná M., Jurajda P. Population structure, condition, and reproduction characteristics of native monkey goby, *Neogobius fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), in the Bulgarian Danube // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2012. Vol. 42. No. 4. P. 321–327.
- Krasnovydv V., Kvach Yu., Drobinia O. The parasite fauna of the gobiid fish (Actinopterygii, Gobiidae) in the Sukhyi lyman, Black Sea // Vestnik zoologii. 2012. Vol. 46. No. 6. P. 483–490.

- Kvach Yu. Helminthes of goby fish of the Hryhoryivsky estuary (Black Sea, Ukraine) // Vestnik zoologii. 2002. Vol. 36. No. 3. P. 71–76.
- Kvach Yu. The Metazoa parasites of gobiids in the Dniester estuary (Black Sea) depending on water salinity // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2004. Vol. 33. No. 3. P. 47–56.
- Kvach Yu. A comparative analysis of helminth faunas and infection parameters of ten species of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the north-western Black Sea // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2005. Vol. 35. No. 2. P. 103–110.
- Kvach Yu., Boldyrev V., Lohner R., Stepien C.A. The parasite community of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River region // Biologia. 2015. Vol. 70. No. 7. P. 948–957.
- Kvach Yu., Janáč M., Nehring S., Ondračková M., Jurajda P. Parasite communities and infection levels of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) from the Naab river basin, Germany // Journal of Helminthology. 2017. Vol. 91. P. 703–710.
- Kvach Yu., Kornychuk Yu., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts // Parasitological Researcher. 2014. Vol. 113. P. 1605–1624.
- Kvach Yu., Ondračková M., Janáč M., Jurajda P. Methodological issues affecting the study of fish parasites. III. Effect of fish preservation method // Diseases of aquatic organisms. 2018. Vol. 127. P. 213–224.
- Mierzejewska K., Kvach Y., Stańczak K., Grabowska J., Woźniak M., Dziekońska-Rynko J., Ovcharenko M. Parasites of non-native gobies in the Włocławek Reservoir on the lower Vistula River, first comprehensive study in Poland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 414. P. 1–14.
- Mineeva O.V. The trematoda fauna of Ponto-Caspian gobies (Pisces, Gobiidae) in the Saratov reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 22–29.
- Molnar K. Some remarks on parasitic infections of the invasive *Neogobius spp.* (Pisces) in the Hungarian reaches of the Danube River, with a description of *Goussia szekelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae) // Journal of Applied Ichthyology. 2006. Vol. 22. No. 5. P. 1–6.
- Ondračková M., Dávidová M., Pečinková M., Blažek R., Gelnar M., Valová Z., Černý J., Jurajda P. Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube // Journal of Applied Ichthyology. 2005. Vol. 21. No. 4. P. 345–349.
- Ondračková M., Trichkova T., Jurajda P. Present and historical occurrence of metazoan parasites in *Neogobius kessleri* (Pisces: Gobiidae) in the Bulgarian section of the Danube River // Acta Zoologica Bulgarica. 2006. Vol. 58. No. 3. P. 401–408.
- Rakauskas V., Virbickas T., Skrupskelis K., Kesminas V. Delayed expansion of Ponto-Caspian gobies (Pisces, Gobiidae, Benthophilinae) in the Nemunas River drainage basin, the northern branch of the central European invasion corridor // BioInvasions Records. 2018. Vol. 7. No. 2. P. 143–152.
- Ramler D., Keckeis H. Occurrence of non-native fishes in the Danube east of Vienna (Austria) and potential interactions of invasive gobiids with native fishes // Journal of Applied Ichthyology. 2019. Vol. 35. No. 4. P. 1–13.
- Roche K.F., Janač M., Jurajda P. A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor – geopolitical change as a driver for invasion // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2013. 411: 01.

THE FIRST DATA ON PARASITES OF MONKEY GOBY *NEOGOBIUS FLUVIATILIS* (PERCIFORMES, GOBIIDAE) IN THE SARATOV RESERVOIR

© 2020 Mineeva O.V.*, Mineev A.K.

Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Tolyatti 445003, Russia;
e-mail: *ksukala@mail.ru

The parasite fauna of the monkey goby *Neogobius fluviatilis* from the lower part of the Saratov Reservoir was studied. Six species of parasites have been found, for one of which (the goby-specific plerocercoid *Tri-*aeonophorus crassus**) the monkey goby was noted as an additional host for the first time. The 100% invasion of the goby by the alien fluke *Nicolla skrjabini* allows it to be attributed to the main definitive hosts of the parasite in the water body.

Keywords: monkey goby, parasites, infestation, Saratov Reservoir.

ЭКТОПАРАЗИТЫ И ПАТОГЕНЫ НЕТОПЫРЯ КУЛЯ *PIPISTRELLUS KUHLLII* (KUNL, 1817) (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) (ОБЗОР СОБСТВЕННЫХ И ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ)

© 2020 Орлова М.В.^{a, b, *}, Смирнов Д.Г.^{c, **}, Вехник В.П.^{d, ***},
Лукьяненко А.М.^{c, **}, Забашта А.В.^{e, ****}

^a Тюменский государственный университет, Тюмень 625003, Россия;

^b Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск 634050, Россия;

^c Пензенский государственный университет, Пенза 440026, Россия;

^d Жигулёвский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина, Жигулёвск 445362, Россия;

^e ФКУЗ Ростовский-на-Дону противочумный институт Роспотребнадзора, Ростов-на-Дону 344002, Россия;
e-mail: *masha_orlova@mail.ru; **eptesticus@mail.ru; ***vekhnik@mail.ru; ****zabashta68@mail.ru.

Поступила в редакцию 26.12.2019. После доработки 21.07.2020. Принята к публикации 20.08.2020

В работе приведён первый полный обзор данных по эктопаразитофауне и патогенам чужеродного вида летучих мышей – нетопыря Куля (средиземноморского) *Pipistrellus kuhllii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae), включающий обсуждение новых находок и имеющихся на сегодняшний день литературных сведений. Установлено, что данный вид выступает хозяином 36 видов паразитических клещей и насекомых (включая случайные находки), причём один вид (блоха *Ischnopsyllus variabilis*) впервые отмечен нами для данного хозяина. Также с нетопырём Куля ассоциировано 13 разнообразных патогенов (простейших, бактерий, вирусов). Ядро паразитофауны *P. kuhllii* существенно трансформируется по мере удаления вида от анцестрального ареала – оно сокращается за счёт выпадения из его состава видоспецифичных эктопаразитов; на территории Российской Федерации для нетопыря Куля отмечено всего 6 видов паразитических членистоногих, причём все они являются родоспецифичными. В то же время, особенности экологии и случайные находки несвойственных паразитов дают основания полагать, что *P. kuhllii* имеет обширные контакты с животными, являющимися резервуаром зоонозных инфекций, что, в сочетании с фактом изоляции от данного вида нескольких патогенов (включая два коронавируса), указывает на вероятное медицинское значение нетопыря Куля.

Ключевые слова: нетопырь Куля, *Pipistrellus kuhllii*, эктопаразиты рукокрылых, *Steatonyssus periblepharus*, *Ischnopsyllus variabilis*, *Carios vespertilionis*.

Введение

Нетопырь Куля, или средиземноморский *Pipistrellus kuhllii* (Kuhl 1817) – южный по происхождению вид [Стрелков, Ильин, 1990; Vernier, Bogdanowicz, 1999], исходно предпочитавший открытые равнинные аридные и семиаридные ландшафты Средиземноморья, Северной Африки, Ближнего Востока, Кашмира [Стрелков и др., 1985]. На протяжении нескольких последних десятилетий в Европе отмечали прогрессирующее распространение этого вида [Ильин, 2000; Стрелков, 2004; Bogdanowicz, 2004; Sachanowicz et al., 2006], которое привело к увеличению общей площа-

ди ареала почти в 5 раз [Ancillotto et al., 2016]. Хорошо выраженная склонность к синантропии, высокая приспособляемость к разным климатическим условиям и общее потепление климата способствовали быстрому его расселению в северном и восточном направлениях. Со стороны юга Центральной и Восточной Европы продвижение вида на север начали отмечать ещё с 1980-х гг., когда *P. kuhllii* был зарегистрирован к северу от Альп в Швейцарии, южной Германии, Австрии и Венгрии [Haffner et al., 1991; Feher, 1995; Bauer, 1996; Meschede et al., 1998; Fiedler et al., 1999; Spitzenberger, Bauer, 2001]. В настоящее вре-

мя вид достиг широты 50° и отмечен в Словакии [Ceľuch, Ševčík, 2006; Danko, 2007], Чехии [Reiter et al., 2007] и Польше [Sachnowicz et al., 2006]. Активное расселение было также зарегистрировано в Украине [Кедров, Шешурак, 1999; Godlevsky et al., 2000; Полуда, Загороднюк, 2001; Гаврись, Коцержинская, 2002; Загороднюк, Резнік, 2007; Гащак и др., 2009; Годлевська, 2015], Белоруссии [Демянчик, 2013; Shpak, Larchenko, 2016] и Средней Азии [Стрелков, 2004].

До середины XX в. в смежных с Россией регионах редкие находки *P. kuhlii* были известны в нескольких пунктах Закавказья и Средней Азии, а также в Крыму [Кузякин, 1950; Стрелков, 1963]. Исходной территорией для экспансии этого вида на востоке Европейской России явилось юго-восточное Закавказье, где в 1940–1950-х гг. наблюдалось быстрое нарастание его численности [Верещагин, 1959]. Первые его находки были сделаны в 1975 г. в Ростове-на-Дону [Ярмыш, Казаков, 1977], в 1977 г. в Грозном и Абрау-Дюрсо Краснодарского края [Ярмыш и др., 1980], а в 1978 г. в Северной Осетии [Комаров, Кучиев, 1982]. На территории Поволжья *P. kuhlii* впервые обнаружен в 1980 г. в окрестностях оз. Баскунчак Астраханской обл. (48° с. ш.) [Линдеман, Субботин, 1983], куда типично равнинный вид мог попасть лишь с юга, двигаясь вдоль западного побережья Каспийского моря [Стрелков и др., 1985]. Однако, учитывая скорость его последующего расселения на север, не исключено, что на территорию региона вид мог проникнуть значительно раньше. К 1985 г. его находки были уже известны на севере Волгоградской обл., где он достиг 50° с. ш. [Стрелков и др., 1985]. В 1988 г. *P. kuhlii* обнаружен в Саратовской обл. на широте 51° [Стрелков, Ильин, 1990], а к 1995 г. отмечен у 52° с. ш. [Завьялов, Шляхтин, 1999]. В 1997 г. животные были найдены нами уже в г. Самаре, а несколько позже его обитание установлено в городах Новокуйбышевск и Тольятти [Смирнов, Вехник, 2011]. В начале 2000-х гг. вид был найден на Самарской Луке, в Пензенской, Ульяновской областях [Ильин и др., 2006; Золина и др., 2007; Смирнов и др., 2007; Шепелев и др., 2008; Смирнов, Вехник, 2011] и республике Мор-

довия [Артаев, Смирнов, 2016]. Примерно в это же время его находят в Воронежской [Смирнов, Вехник, 2011], Тамбовской [Лада, 2010], Брянской [Ситникова и др., 2009] и в Московской [С.В. Крускоп и Е.И. Кожурина, личное сообщение] областях. В Заволжье до 1990 г. находки *P. kuhlii* ограничивались лишь единичными точками, расположенными к востоку до р. Большой Узень в пределах Волго-Уральского междуречья [Стрелков, Ильин, 1990]. Ещё восточнее вид был обнаружен в самом конце XX в. только вблизи дельты р. Урал [Шаймарданов, 2001]. Попытки, предпринятые в 1990-х гг. и в самом начале 2000-х с целью обнаружить его в пойме нижнего и среднего течения р. Урал оказались безрезультатными, тем не менее, в 2008 г. *P. kuhlii* был уже найден в нескольких точках Оренбургской и Челябинской областей [Давыгора и др., 2009]. Самой северной остаётся находка, сделанная зимой 1991 г. в Удмуртии (Ижевск), однако, скорее всего, животное было завезено сюда случайно идущим с юга транспортом [Капитонов, Григорьев, 1995].

Несмотря на пристальное внимание, проявляемое в последнее время к нетопырю Куля [Смирнов, Вехник, 2011; Годлевська, 2015; Ancillotto et al., 2016; Shpak, Larchenko, 2016; Sachnowicz et al., 2017], о паразитофауне и патогенах, ассоциированных с данным видом, до сих пор существуют только разрозненные обрывочные сообщения из различных (преимущественно африканской, азиатской и южноевропейской) частей ареала; для территории России ранее было описано 5–6 видов эктопаразитов данного хозяина и 5 патогенов; о территории Западной Европы информация практически отсутствует. Между тем, известно, что в эпидемиологическом отношении рукокрылые являются огромным резервуаром зоонозных инфекций – в литературе упоминается более 250 только вирусных возбудителей (включая инфекционных агентов таких опасных заболеваний как бешенство, лихорадка Эбола, SARS, MERS и COVID-2019), изолированных от летучих мышей (либо иным образом обнаруженных в их организме) [Schountz, 2013; Moratelli, Calisher, 2015], и многие из их эктопаразитов также включены в циркуляцию возбудителей различной

природы [Орлова, Кононова, 2018]. Как уже было указано выше, нетопырь Куля демонстрирует активную экспансию на территории РФ, следовательно, имеет возможность переносить на значительные расстояния временных эктопаразитов, способствуя этим распространению ряда заболеваний.

Материал и методы

Летучих мышей отлавливали в период с 2006 по 2019 г. ловчими сетями, у каждой особи определяли пол и возраст, у самок – репродуктивное состояние (беременность, лактация) [Racey, 2009]. В Астраханской обл. Д.Г. Смирновым, В.П. Вехником и А.М. Лукьяненко отловлено 39 особей изучаемого вида в следующих локалитетах: село Иванчуг (46°04' N, 47°59' E; 22.V.2018, 4 экземпляра), Астраханский заповедник, Дамчикский участок (45°47' N, 47°53' E; 23.V.2018, 17 экз.), Астраханский заповедник, кордон Обжоровский (46°18' N, 48°59' E; 27–28.VIII.2019, 18 экз.). На территории Дагестана нетопырей отлавливали Д.Г. Смирнов и В.П. Вехник: с. Кочубей (44°24' N, 46°32' E; 24.IV.2019, обследовано 5 особей), окрестности города Хасавюрт на р. Акташ (43°17' N, 46°38' E; 20.V.2019, 3 экз.) и природный заказник «Аграханский» Дагестанского государственного природного заповедника (43°48' N, 47°31' E; 23.V.2019, 3 экз.). В Ульяновской обл. Д.Г. Смирновым один зверёк этого вида отловлен в с. Новоспасское (53°08' N, 43°45' E; 17.VIII.2006). В Ростовской обл. одна особь поймана А.В. Забаштой в окрестностях г. Ростов-на-Дону (47°29' N, 39°56' E; 20.VII.2019). Таким образом, суммарно в 8 локалитетах юга России обследовано 52 особи *P. kuhlii*; все летучие мыши после осмотра и сбора эктопаразитов были отпущены в природу.

Эктопаразитов собирали при помощи иглы и пинцета, затем фиксировали в 70%-м этаноле. Постоянные препараты изготавливали с использованием жидкости Фора-Берлезе по стандартной методике [Whitaker, 1988]; идентификация паразитов проведена М.В. Орловой с использованием стандартных ключей и других таксономических публикаций [Hopkins, Rothschild, 1956; Филиппова,

1966; Orlova et al., 2016]. Ядро паразитофауны оценивалось по параметрам, предложенным Ю.С. Балашовым [2009]. Параметры заражённости хозяев представлены стандартными паразитологическими индексами MI (mean intensity) – среднее количество паразитов на одном заражённом хозяине, и P (prevalence) – доля заражённых особей, выраженная в процентах.

Результаты

С обследованных особей *P. kuhlii* собрано 73 экземпляра эктопаразитов (клещей и насекомых) 4 видов (табл. 1).

Acari: Gamasina: Macronyssidae

Steatonyssus periblepharus Kolenati, 1858: 4 ♀♀, 6 N1 (Астраханский заповедник, кордон Обжоровский, 27–28.VIII.2019); 13 ♀♀, 5 N1 (Дагестан, с. Кочубей, 24.IV.2019); 3 ♀♀, 4 N1 (Дагестан, окрестности Хасавюрта, 20.V.2019); 9 ♀♀ (в том числе одна с внутриутробным яйцом), N1 (Дагестан, Аграханский заказник, 23.V.2019); ♂, 6 N1 (Ростовская обл., аэропорт Платов, 20.VII.2019).

Acari: Parasitiformes: Argasidae

Carios vespertilionis Latreille, 1796: 4 L (Астраханский заповедник, кордон Обжоровский, 27–28.VIII.2019).

Insecta: Siphonaptera: Ischnopsyllidae

Ischnopsyllus octactenus (Kolenati, 1856): 5 ♀♀ (Астраханская обл., Иванчуг, 22.V.2018); 2 ♀♀, ♂ (Астраханский заповедник, Дамчикский участок, 23.V.2018); 4 ♀♀, ♂ (Астраханский заповедник, кордон Обжоровский, 27–28.VIII.2019); ♀ и ♂ (Дагестан, с. Кочубей, 24.IV.2019); ♀ (Дагестан, Аграханский заказник, 23.V.2019).

Ischnopsyllus variabilis (Wagner, 1898): ♀ (Ульяновская обл., с. Новоспасское, 17.VIII.2006).

Обсуждение

В наших сборах численно преобладают клещи *S. periblepharus* (52 из 73 экземпляров, то есть, почти три четверти собранных паразитов), обнаруженные в 5 из 8 обследованных местонахождений. Интенсивность заражения ими летучих мышей относительно невысо-

Таблица 1. Распределение эктопаразитов нетопыря Куля по локалитетам (n – количество обследованных хозяев; первая строка – абсолютное количество, вторая – MI, третья – P, %)

Локалитет	Астраханская область			Дагестан			Ростовская область	Ульяновская область	Итого
	Астраханский заповедник		С. Иванчук	С. Кочубей	Окрестности г. Хасавюрт	Аграханский заказник			
	Кордон Обжоровский	Дамчикский участок							
Вид паразита	n=18	n=17	n=4	n=5	n=3	n=3	n=1	n=1	n=52
<i>Steatonyssus periblepharus</i>	10 1 56	–	–	18 3.6 100	7 3.5 67	10 3.3 100	7	–	52 2.5 40
<i>Carios vespertilionis</i>	4 2 11	–	–	–	–	–	–	–	4 2 4
<i>Ischnopsyllus octactenus</i>	5 1 28	3 1 18	5 1.3 100	2 2 20	–	1 1 33	–	–	16 1.14 27
<i>Ischnopsyllus variabilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	1 1 2
Итого	19 2.1 50	3 1 18	5 1.3 100	20 4 100	7 3.5 67	11 3.7 100	7	1	73 2.6 54

ка (MI не превышает 3.6), доля заражённых особей варьирует от 56 до 100%. Второй по численности вид в нашем материале – блоха *I. octactenus* характеризуется более низкими показателями заражённости (MI от 1 до 2, P от 18 до 100%). Оставшиеся два вида (клещ *C. vespertilionis* и блоха *I. variabilis*) представлены единичными особями.

Таким образом, согласно собственным и литературным данным, на нетопыре Куля зарегистрировано 37 определённых до вида членистоногих (клещей и насекомых), из которых паразитами являются 36 (табл. 2), кроме того, от данного вида за последние 20 лет было изолировано 13 патогенных микроорганизмов: 3 вида простейших (кокцидии) рода *Eimeria*, 3 группы боррелий (*Borellia burgdorferi* s. l., *Borellia afzelii* и *Borrelia* sp.), *Ehrlichia* sp., *Francisella tularensis*, 5 вирусов четырёх семейств (Rhabdoviridae,

Bunyaviridae, Coronaviridae и Reoviridae) (табл. 3).

Членистоногие в фаунистическом отношении представлены клещами (16 видов восьми семейств трёх отрядов) и насекомыми (18 видов четырёх семейств трёх отрядов).

Очевидно, не все находки членистоногих обусловлены паразитизмом. Так, обнаружение непаразитического вида *Kleemannia* sp., вероятнее всего, случайно, поскольку данные клещи ассоциированы с пчёлами. Некоторые находки являются артефактами (клещи *Laelaps algericus*, *Dermanyssus gallinae*, *Spinturnix psi*, *Meristaspis lateralis*, *Parasteatonyssus sa. nyctinomi*, *Hyalomma dromedarii*, кровососки *Nycteribia schmidlii*, *Phthiridium biarticulatum*, *Penicillidia conspicua*, блохи *Xenopsylla cheopis*, *Leptopsylla sengis*). Между тем, именно данные находки характеризуют активность контактов нетопыря Куля с другими видами

Таблица 2. Членистоногие, собранные с нетопыря Куля, и их медицинское значение

Эктопаразит	Находки на территории России	Находки вне территории РФ	Основные хозяева	Медицинское значение
Acari: Prostigmata: Myoibiidae				
<i>Pteracarus pipistrellus pipistrellus</i> (Radford, 1938)	–	Армения [Dusbabek, Arutunian, 1976]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.	–
<i>Acanthophthirus kolenatii</i> Dusbabek, Arutunian, 1976	–	Армения [Dusbabek, Arutunian, 1976]	Типовой хозяин – <i>P. kuhlii</i>	–
<i>Calcaromyobia</i> sp.	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]	–	–
Myoibiidae gen. sp.	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]	–	–
Acari: Prostigmata: Trombiculidae				
<i>Oudemansidium komareki</i> (Daniel et Dusbabek, 1959)	–	Испания (о. Менорка) [Stekolnikov, Quetglas, 2019]	Многие виды гладконосых и подковоносых летучих мышей, известны находки на грызунах	–
Acari: Gamasina: Ameroseiidae				
<i>Kleemannia</i> sp.	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]	Клещи данного рода не паразитируют	–
Acari: Gamasina: Laelaptidae				
<i>Laelaps algericus</i> Hirst, 1925	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]	Грызуны (Rodentia), чаще домовая мышь – <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	Переносчик возбудителей чумы <i>Yersinia pestis</i> (Lehmann and Neumann 1896) van Lohem 1944 и вируса лимфоцитарного хориоменингита LCMV (Arenaviridae) [Земская, 1973]
Acari: Gamasina: Dermanyssidae				
<i>Dermanyssis gallinae</i> Redi, 1674	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]	Домашняя и дикая птица (Aves)	Вызывают дерматоз; являются переносчиками парамиксовируса, вируса энцефаломиелига лошадей, возбудителей заболеваний птиц <i>Pasteurella multocida</i> (Lehmann and Neumann 1899) Rosenbusch and Merchant 1939, <i>Salmonella gallinarum</i> [Flochlay et al., 2017]
Acari: Gamasina: Spinturnicidae				
<i>Meristaspis lateralis</i> Kolenati, 1857	–	Иран [Benda et al., 2012]	Летучие мыши семейства крылановые (Chiroptera: Pteropodidae)	–
<i>Spinturnix acuminatus</i> (Koch, 1836)	–	Палестина [Aniciaux de Faveaux, 1976]	Вечерницы <i>Myotis</i> spp.	–
<i>Spinturnix acuminata</i> group	–	Ливия [Benda et al., 2014]	–	–

<i>Spiriturix bakeri</i> Rudnick, 1960	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]				–
<i>Spiriturix myoti</i> (Kolenati, 1856)	–	Азербайджан [Гаджиев, Дубовченко, 1967]	Ночницы <i>Myotis</i> spp.			Переносчик бактерий <i>Bartonella</i> sp. [Нормок et al., 2012]
<i>Spiriturix kolenatii</i> Oudemans, 1910	–	Азербайджан [Гаджиев, Дубовченко, 1967]	Кожаны <i>Eptesicus</i> spp.			–
<i>Spiriturix psi</i> (Kolenati, 1856)	–	Армения [Арутюнян, Огаджанян, 1974]	Легучие мыши семейства длиннокрыловых (Miniopteridae)			Переносчик бактерий <i>Anaplasma phagocytophilum</i> (Foggie 1949) Dumler et al., 2001 [Reeves et al., 2006]
Acari: Gamasina: Macroonyssidae						
<i>Macroonyssus sycaspis</i> (Oudemans, 1906)	Бывший СССР без указания конкретного государства [Stanuykovich, 1997]		Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.			–
<i>Macroonyssus flavus</i> (Kolenati, 1856)	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968]	Вечерницы <i>Myctalus</i> spp.			–
<i>Macroonyssus kolenatii</i> (Oudemans, 1902)	Ростовская обл. [Забашта и др., 2019]	Египет [Radovsky, 1967]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.			–
	Бывший СССР без указания конкретного государства [Stanuykovich, 1997]					
<i>Steatonyssus periblepharus</i> Kolenati, 1858	Ростовская обл. [Забашта и др., 2019; данная статья], Астраханская обл. [Забашта и др., 2019; данная статья]; Дагестан [данная статья]	Азербайджан [Дубовченко, 1968]; Армения [Огаджанян, Арутюнян, 1974]; Израиль [Korine et al., 2017]; Иордания [Benda et al., 2010]; Палестина [Alciaux de Faveaux, 1976]; Иран [Benda et al., 2012] Ливия [Benda et al., 2014]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.			Переносчик бактерий <i>Borellia afzelii</i> Sanica et al., 1994 [Забашта и др., 2019]
	–	Иран [Sharifi et al., 2008]				
<i>Parasteatonyssus</i> ca. <i>myctinomi</i>	–	Израиль [Korine et al., 2017]	Складчатогубы <i>Tadarida</i> spp. (Chiroptera: Molossidae)			–
Acari: Parasitiformes: Argasidae						
<i>Carios vespertilionis</i> Latreille, 1796	Астраханская обл. [Забашта и др., 2019; данная статья]	Испания [Imaz et al., 1999] Иран [Sharifi et al., 2008] Израиль [Korine et al., 2017] Иордания [Benda et al., 2010] Алжир [Bendjeddou et al., 2017] Ливия [Benda et al., 2014]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.			Переносчик бактерий <i>Rickettsia</i> sp. AvBat, <i>Ehrlichia</i> sp. AvBat, <i>Borrelia</i> sp. CPBI [Socolovschi et al., 2012], <i>Babesia vesperuginis</i> Dionisi, 1899 (Apicomplexa: Piroplasmida) [Gardner, Molyneux, 1988; Normok et al., 2016; Normok et al., 2017]; вируса Иссykk-Куль ISKV, Kemerah orthonavivirus KTRV (Bunyavirales: Nairoviridae) [Lvov et al., 1973; International catalogue of arboviruses..., 1985; Альховский и др., 2013], вируса сем. Bunyaviridae (сходный с вирусом Иссykk-Куль) [Ova et al., 2016], вируса клещевого энцефалита (Flaviviridae) [личное сообщение И.В. Кузьмина и В.В. Якименко]
	–					

Acari: Parasitiformes: Ixodidae				
	Алжир [Bendjeddou et al., 2017]	Верблюды (Artiodactyla: Camelidae)	Переносчик простейших <i>Theileria camelensis</i> (Apicomplexa: Piroplasmodia) [Hoogstraal, 1954, Abd El-Baky, 2001; Hamed et al., 2011]	
Insecta: Diptera: Nycteribiidae				
<i>Nycteribia schmidlii</i> Schiner, 1853	–	Длиннокрылы <i>Miniopterus</i> spp.	Переносчик вируса семейства Rhabdoviridae [Azpar-Lopez et al., 2013]	
<i>Nycteribia vexata</i> Westwood, 1835	–	Ночницы	–	
<i>Penicillidia conspiciua</i> Speiser, 1901	–	Длиннокрылы <i>Miniopterus</i> spp.	Переносчик вируса семейства Rhabdoviridae [Azpar-Lopez et al., 2013]	
<i>Phthiridium biarticulatum</i> (Hermann, 1804)	–	Летучие мыши семейства подковоносые (Chiroptera: Rhinolophidae), преимущественно большой подковонос – <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (Schreber, 1774)	–	
<i>Basilisa daganae</i> Theodor and Moscona, 1954	–	<i>P. kuhlii</i>	–	
Insecta: Siphonaptera: Ischnopsyllidae				
<i>Ischnopsyllus octactenus</i> (Kolenati, 1856)	Ростовская обл., Астраханская обл. [Забашта и др., 2019; данная статья]; Дагестан [данная статья]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.	Переносчик бактерий <i>Bartonella</i> sp. [Ноток et al., 2012]	
<i>I. variabilis</i> (Wagner, 1898)*	Ульяновская обл. [данная статья]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.	–	
<i>I. intermedius</i> (Rothschild, 1898)	–	В разных частях ареала хозяевами выступают разные виды летучих мышей семейства гладконосые: прудовая ночница <i>M. dasycneme</i> (Boie, 1825), нетопырь-карлик <i>P. pipistrellus sensu stricto</i> , поздний кожан <i>Eptesicus serotinus</i> Schreber, 1774	–	

<i>I. dolosus</i> Dampf, 1912	–	Азербайджан [Дубовченко, 1968, 1969]	Некоторые виды ночниц	–
<i>I. consimilis</i> (Wahlgren, 1904)	–	Турция [Smit, 1954], Палестина [Theodor, Moscona 1954, Норкин, Rothschild, 1956]; Египет [Lewis 1962, Hoogstraal, Traub, 1963; Naas, Tomich, 1973] Израиль [Норкин, Rothschild, 1956] Ливан [Lewis 1962] Ливия [Нірка, 1982]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.	–
<i>Nycteridopsylla eusarca</i> Dampf, 1908	–	Чехословакия [Rosický, 1957]	Рыжая вечерница <i>N. noctula</i> (Schreber, 1774)	Переносчик бактерий <i>Rickettsia helvetica</i> Beati et al., 1993 [Нормок et al., 2012]
<i>N. pentactena</i> (Kolenati, 1856)	–	Азербайджан [Июф и др., 1965; Дубовченко, 1968, 1969] Алжир [Bendjeddou et al., 2017]	Виды родов ушан <i>Plecoptus</i> spp. и широкоушка <i>Barbastella</i> spp.	–
<i>N. levantina</i> Jordan, 1942	–	Кипр [Jordan, 1942]	Вид известен по единственной находке	–
Insecta: Siphonaptera: Pulicidae				
<i>Xenopsylla cheopis</i> (Roth- schild, 1903)	–	Палестина [Theodor, Moscona 1954]	Грызуны, преимущественно крысы (<i>Rattus</i> spp., <i>Nesokia</i> spp.) и песчанки (<i>Gerbillinae</i>)	Переносчик бактерий <i>Yersinia pestis</i> , возбудителя эндемического тифа <i>Rickettsia typhi</i> (Wolbach, Todd 1920) Philip 1943 [Shrewsbury, 2005; <i>Christou et al.</i> , 2010]
<i>Leptopsylla sengis</i> (Schoen- herr, 1911)	–	Палестина [Theodor, Moscona 1954]	Крысы <i>Rattus</i> spp.	Переносчик бактерий <i>Rickettsia typhi</i> [Christou et al., 2010]
Insecta: Hemiptera: Cimicidae				
<i>Cimex pipistrelli</i> (Jenyns, 1839) / <i>Cimex</i> ex gr. <i>pipistrelli</i>	Ростовская обл. [Забашта и др., 2019]	Алжир [Bendjeddou et al., 2013; 2017]	Нетопыри <i>Pipistrellus</i> spp.	Переносчик возбудителей туляремии <i>Francisella tularensis</i> (McCoу and Chapin 1912) Dorofe'ev 1947 [Забашта и др., 2019]
<i>Cimex lectularius</i> Linnaeus, 1758	–	Ливия [Hufnagl, 1972]; Ирак [Abul-Hab, Shihab, 1990]	Теплокровные животные, включая человека	Переносчик бактерий <i>Francisella tularensis</i> , возбудителей бруцеллеза <i>Bruceella</i> sp., возбуди- телей гепатита В <i>Herpesvirus B virus</i> , возбудителей туберкулеза <i>Mycobacterium tuberculosis</i> (Zopf 1883) Lehmann and Neumann 1896, возбудителей сальмонеллеза <i>Salmonella typhi</i> , возбудителей си- бирской язвы <i>Bacillus anthracis</i> Cohn 1872 [Шесто- палов и др., 2012]

<i>Sacodmus vicinus</i> Horváth, 1934	–	Турция [Aktas, Kiyak 1990]; Кипр [Quetglas et al., 2012]; Сирия [Quetglas et al., 2012]; Ливан [Usinger, 1966]; Израиль [Quetglas et al., 2012]; Иордания [Usinger, 1966; Benda et al., 2010; Quetglas et al., 2012]; Алжир [Bendjeddou et al., 2017] Египет [Usinger, 1966; Quetglas et al., 2012]; Ливия [Hürka, 1982] Тунис [Usinger, 1966]; Чад [Régnier, 1996]	<i>P. kahlili</i>	–
---------------------------------------	---	---	-------------------	---

Примечание: * Данная ассоциация «паразит – хозяин» описана впервые. В таблицу не внесены находки видов *Steatonyssus muscili* (Schrank, 1803) и *Steatonyssus murinus* Liscas, 1840 в Азербайджане [Дубовченко, 1968], поскольку данные таксоны в настоящее время не являются валидными.

Таблица 3. Патогены, изолированные от нетопляра Кула

Патоген	Территория	Источник	Вызываемое заболевание
	Аpicomplexa: Eimeriidae		
<i>Eimeria pipistrellus</i>	Саудовская Аравия	Alyousif et al., 1999	Кокцидиоз (эймериоз)
<i>Eimeria chiropteri</i>		Alyousif, 1999a	
<i>Eimeria kuhliensis</i>		Alyousif, 1999b	
	Bacteria: Spirochaetaceae		
<i>Borrelia</i> sp.	Ростовская обл., Россия	Забашта и др., 2019	Болезнь Лайма
<i>Borellia afzelii</i>			
<i>Borrelia burgdorferi</i> s.l. геновида <i>Borrelia afzelii</i>			
	Aparlasmataceae		
<i>Ehrlichia</i> sp.	Ростовская обл., Россия	Забашта и др., 2019	Эрлихиоз
	Francisellaceae		
<i>Francisella tularensis</i>	Ростовская обл., Россия	Забашта и др., 2019	Туляремия
	Virus		
Vaprio virus (VAPV) (Rhabdoviridae)	Италия	Lelli et al., 2018	–
Toscana virus (TOSV) (Bunyaviridae)		Verani et al., 1988	–
Alphacoronavirus (Coronaviridae)	Италия Испания	Lelli et al., 2013	–
Betacoronavirus (Coronaviridae)		Falcón et al., 2011	
Orthoreovirus (Reoviridae)	Италия	Lelli et al., 2013	–
	Германия Италия	Kohl et al., 2012 Lelli et al., 2012	–

рукокрылых, а также позвоночными других классов (птицами) и отрядов (прежде всего, домашними животными – крысами, мышами и т. д.). При этом основным хозяином (либо одним из таких хозяев) нетопырь Куля выступает только для 11 видов эктопаразитов (5 видов клещей и 6 видов насекомых), наиболее массовые и широко распространённые из которых (клещи *St. periblepharus* и *C. vespertilionis*, блохи *I. octactenus* и *I. consimilis*, кровососки *B. daganiae* и клопы *Cacodmus vicinus*), вероятно, формируют ядро эктопаразитофауны *P. kuhlii*.

Сведения о паразитах данного вида на территории России более скромны: для нетопыря Куля нами и ранее зарегистрировано всего 6 видов членистоногих (3 вида клещей, 3 вида насекомых) и 3 таксона патогенов (что также может быть обусловлено недостаточной изученностью данного хозяина). Примечательно, что все отмеченные в России виды эктопаразитов являются свойственными роду *Pipistrellus*, но не специфичными исключительно для *P. kuhlii*. Можно предположить, что в ходе экспансии летучих мышей на север ядро их эктопаразитофауны претерпевает ряд изменений, в частности, из него выпадают узкоспецифичные виды – свойственные нетопырю Куля насекомые-эктопаразиты: кровососущая муха *Basilina daganiae*, блоха *Ichnopsyllus consimilis* и клоп *C. vicinus*, находки которых вне Средиземноморья не известны. Все три перечисленных вида являются временными эктопаразитами, чувствительными, в том числе, к параметрам окружающей среды, и отсутствие экологически адекватных для них условий в убежищах (прежде всего, недостаточно высокая температура) может объяснить приуроченность данных насекомых к анцестральному ареалу *P. kuhlii*. Фактически, за пределами Средиземноморья ядро эктопаразитофауны данного хозяина представлено только родоспецифичными паразитами нетопырей (клещи *St. periblepharus* и *C. vespertilionis*, блоха *I. octactenus*). Наша находка на нетопыре Куля блохи *I. variabilis*, распространённой в умеренном поясе Европы от Атлантики до Урала и не встречающейся в анцестральном ареале данного хозяина, может указывать на то, что *P. kuhlii* способен

включаться в круг хозяев ранее несвойственных ему паразитов родственных видов летучих мышей.

Особое беспокойство вызывают многочисленные находки (в том числе, случайные) на нетопыре Куля кровососов, являющихся векторами возбудителей различных заболеваний (*C. vespertilionis*, *L. algericus*, *D. gallinae*, *X. cheopis*, *Lept. sengis*), а также полученные данные по изолированным от него патогенам. *P. kuhlii* предположительно вовлечён в трансмиссию ряда опасных для человека бактерий (боррелии, эрлихии, возбудитель туляремии) и коронавирусов, для которых способность передачи человеку подтверждена пандемией 2020 г. (табл. 3). При этом на некоторых территориях он имеет статус массового вида – например, став уже привычным обитателем многих городов Европейской части России. Кроме того, нетопырь Куля, являясь рукокрылым, характеризуется всеми признаками, свойственными данной группе: способен преодолевать длинные дистанции (следовательно, потенциально способен распространять патогены на значительные расстояния) и активно использует антропогенные объекты для днёвок/зимовок (то есть, контактирует с человеком и синантропными видами, в том числе, вовлечёнными в циркуляцию природно-очаговых инфекций – крысы, домовые мыши, и имеет возможность обмениваться с ними патогенами). Всё это формирует острую необходимость дальнейшего детального изучения экологии и медицинского значения нетопыря Куля и ассоциированных с ним паразитов на территории России.

Благодарности

Авторы признательны за помощь в проведении работ администрации Астраханского заповедника и лично И.В. Соколовой, а также руководству и инспекторам Государственного природного заповедника «Дагестанский» и лично заместителю директора по науке Г.С. Джамирзоеву.

Финансирование работы

Результаты исследования получены при поддержке Программы повышения конку-

рентоспособности Национального исследовательского Томского государственного университета.

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 уходу и использованию лабораторных животных (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

- Альховский С.В., Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Щетинин А.М., Дерябин П.Г. Таксономия вируса Иссук-Куль (Issyk-Kul, ISKV; Bunyaviridae, Nairovirus), возбудителя Иссук-Кульской лихорадки, изолированного от летучих мышей (Vespertilionidae) и клещей *Argas (Carios) vespertilionis* Latreille, 1796 // Вопросы вирусологии. 2013. Т. 58. № 5. С. 11–15.
- Артаев О.Н, Смирнов Д.Г. Рукокрылые (Chiroptera; Mammalia) Мордовии: видовой состав и особенности распространения // Nature Conservation Reseach. Заповедная наука. 2016. Т. 1. № 1. С. 38–51.
- Арутюнян Э.С., Огаджанян А.М. Паразитические клещи сем. Spinturnicidae Oudemans, 1901 (Parasitiformes, Gamasoidea) летучих мышей Армении // Биологический журнал Армении. 1974. Т. 27. № 4. С. 72–81.
- Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука, 2009. 357 с.
- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.
- Гаврись Г.Г., Коцержинская И.М. Находка нетопыря средиземноморского *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera, Vespertilionidae) на северной границе ареала в Украине (Щорский р-н, Черниговская обл.) // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. № 6. С. 50.
- Гаджиев А.Т., Дубовченко Т.А. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Gamasoidea) рукокрылых Азербайджана // Зоологический журнал. 1967. Т. 46, вып. 11. С. 1716–1719.
- Гащак С.П., Влащенко А.С., Наглов А.В. Результаты изучения фауны и радиоактивного загрязнения рукокрылых Чернобыльской зоны отчуждения в 2007–2009 // Проблемы Чернобыльской зоны отчуждения. 2009. Вып. 9. С. 102–124.
- Годлевська Л. Результати роботи київського контакт-центру з рукокрилих у 2012–2015 роках // Праці Теріологічної Школи. 2015. Т. 13. С. 11–19.
- Давыгора А.В., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Шепелев А.А. Современные восточные пределы распространения *Pipistrellus kuhlii* в России // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. 2009. Пенза: Товарищество научных изданий КМК. С. 28.
- Демянчик В.В. Фаунистические комплексы позвоночных животных населённых пунктов Припятского Полесья // Рациональное использование пойменных земель. Минск, 2013. С. 98–102.
- Дубовченко Т.А. Новые виды блох для фауны Азербайджана // Материалы научной сессии энтомологов Азербайджана. Баку: Изд-во АН Азербайджанской ССР, 1965. С. 83–84.
- Дубовченко Т.А. Эктопаразиты летучих мышей Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1968. 30 с.
- Дубовченко Т.А. Материалы к изучению блох рукокрылых в Азербайджане // Вопросы паразитологии АН Азербайджанской ССР. Баку: Элм, 1969. С. 236–240.
- Забашта М.В., Орлова М.В., Пичурина Н.Л., Хаметова А.П., Романова Л.В., Бородин Т.Н., Забашта А.В. Участие летучих мышей (Chiroptera, Mammalia) и их эктопаразитов в циркуляции возбудителей природно-очаговых инфекций на юге России // Паразитология. 2019. Т. 53, вып. 1. С. 3–13.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В. Динамика северной границы ареала средиземноморского нетопыря в европейской части России // Тез. докл. VI съезда Териологического об-ва в Ин-те проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 1999. С. 92.
- Загороднюк І.В., Резнік О.С. Експансія темнолової форми в ареал типово забарвленої сойки у Донбасі // Беркут. 2007. Т. 16, вип. 1. С. 103–109.
- Земская А.А. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М.: Медицина, 1973. 167 с.
- Золина Н.Ф., Шепелев А.А., Смирнов Д.Г., Шепелев А.А. Предварительные сведения о рукокрылых г. Пензы и его окрестностей // Поволжский экологический журнал. 2007. № 2. С. 116–127.
- Ильин В.Ю. Динамика ареалов трёх видов рукокрылых на крайнем юго-востоке Европы // *Plecotus et al.* 2000. № 3. С. 43–49.
- Ильин В.Ю., Быстракова Н.В., Добролюбов А.Н., Ермаков О.А., Золина Н.Ф., Курмаева Н.М., Лукьянов С.Б., Павлова С.В., Смирнов Д.Г., Титов С.В. Конспект фауны млекопитающих Пензенской области // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2006. Т. 1. № 5. С. 73–89.
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М.: Медицина, 1965. С. 370.
- Капитонов В.И., Григорьев А.К. О находке нетопыря Куля (*Pipistrellus kuhlii*) в Удмуртии // Тез. докл. 2-й Российской универс. академич. науч. практ. конф. Ижевск, 1995. Ч. 2. С. 40–41.

- Кедров Б.М., Шешурак П.Н. Первая находка нетопыря средиземноморского *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera, Vespertilionidae) на Черниговщине (Украина) // Вестник зоологии. 1999. Т. 33. № 3. С. 66.
- Комаров Ю.Е., Кучиев И.Т. Распределение летних колоний некоторых рукокрылых в Осетии // Экол. горн. млекопитающих: Инф. материалы. Свердловск, 1982. С. 56–57.
- Кузякин А.П. Летучие мыши. М.: Советская наука, 1950. С. 443.
- Лада Г.А. Находка нетопыря Куля в Тамбовской области // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, вып. 7. С. 888–890.
- Линдемман Г.В., Субботин А.Е. О пролёте летучих мышей в глинистых полупустынях Заволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 4. С. 88–90.
- Огаджанян А.М., Арутюнян Э.С. Клеши семейства Macronyssidae Oudemans, 1936 (Parasitiformes, Gamasoidea), паразитирующие на летучих мышах Армении // Биологический журнал Армении, 1974. Т. 27. № 10. С. 75–82.
- Орлова М.В., Кононова Ю.В. Возбудители инфекционных заболеваний, ассоциированные со специфичными эктопаразитами рукокрылых (Chiroptera) (обзор литературных данных) // Паразитология. 2018. Т. 52. № 2. С. 137–153.
- Полуда А., Загороднюк И. Миграции летучих мышей на орнитологическом стационаре «Лебедивка» // Миграційний статус кажанів в Україні. Київ, 2001. С. 98–101.
- Ситникова Е.Ф., Крускоп С.В., Мишта А.В. Материалы по фауне рукокрылых Брянской области // Plecotus et al. 2009. № 11–12. С. 32–49.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Шепелев А.А. Новые сведения о распространении *Pipistrellus kuhlii* в Поволжье // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд ВТО). Материалы международного совещания. М., 2007. С. 463.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. О современном распространении *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Поволжье // Поволжский экологический журнал. 2011. № 2. С. 193–202.
- Стрелков П.П. Отряд Chiroptera – Рукокрылые // Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. 1963. С. 134–218.
- Стрелков П.П. Расширение ареалов палеарктическими рукокрылыми (Chiroptera, Mammalia) как пример инвазии в антропогенных биотопах // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 202–207.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 225. С. 42–167.
- Стрелков П.П., Ункурова В.И., Медведева Г.А. Новые данные о нетопыре Куля (*Pipistrellus kuhlii*) и динамика его ареала в СССР // Зоологический журнал. 1985. Т. 64, вып. 1. С. 87–97.
- Филиппова Н.А. Аргасовые клещи (Argasidae) // Фауна СССР: Паукообразные. М.: Наука, 1966. Т. 4, вып. 3. 255 с.
- Шаймарданов Р.Т. Новые находки (1985–1993) редких и малоизвестных для фауны Казахстана видов рукокрылых (Chiroptera) // Plecotus et al. 2001. № 4. С. 82–83.
- Шепелев А.А., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г. Редкие виды рукокрылых г. Пензы и его окрестностей // Биоразнообразии: проблемы и перспективы сохранения. Материалы международной научной конференции, посвящённой 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Пенза, 2008. Ч. 2. С. 304–305.
- Шестопалов Н.В., Рославцева С.А., Алексеев М.А., Ерёмкина О.Ю., Царенко В.А., Осипова Н.З. Эпидемиологическое значение постельных клопов и меры борьбы с ними. Информационное письмо // Дезинфекционное дело. 2012. Т. 81. № 3. С. 42–46.
- Ярмыш Н.Н., Казаков Б.А. Находки редких видов в Предкавказье // Редкие виды млекопитающих и их охрана: материалы II Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1977. С. 65–66.
- Ярмыш Н.Н., Казаков Б.А., Сониная И.Ю., Усвайская А.Х. Новые находки рукокрылых на Северном Кавказе // Рукокрылые. (Chiroptera). М.: Наука, 1980. С. 72–77.
- Abd El-Baky S.M.M. Prevalence of external parasites in the south eastern desert of Egypt // Journal of the Egyptian Society of Parasitology. 2001. Vol. 31. P. 223–232.
- Abul-Hab J., Shihab B.A. Ectoparasites of some bats from Iraq // Bulletin of the Iraq Natural History Museum. 1990. Vol. 8. No. 2. P. 59–64.
- Aktaş M. Bat fleas of Eastern Turkey (the east of Samsun–İskenderun line). Doğa – Turkish Journal of Zoology. 1987. Vol. 11. P. 111–118.
- Aktaş M. Bat fleas of western Turkey (west of the line between Samsun and İskenderun). Doğa – Turkish Journal of Zoology, 1990. Vol. 14. P. 107–112 (in Turkish, with an abstract in English).
- Aktaş M., Kiyak S. A new record of *Cacodomus vicinus* Horváth to the fauna of Turkey (Hemiptera: Cimicidae) // Centre for Entomological Studies Ankara, Miscellaneous Papers. 1990. No. 7. P. 1–2.
- Aktaş M., Hasbenli A. Bat flies of eastern Turkey (the east of Samsun–İskenderun line) (Diptera: Nycteribiidae) // Gazi Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi. 1994. No. 7. P. 48–51.
- Alyousif M.S. *Eimeria chiropteri* n. sp. (Apicomplexa: Eimeriidae) from Saudi Arabian bat *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Journal of Egyptian Society for Parasitology 1999a. Vol. 29. No. 1. P. 275–280.
- Alyousif M.S. *Eimeria kuhliensis* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae) from pipistrelle bat, *Pipistrellus kuhlii* // Acta Protozoologica 1999b. No. 38. P. 313–316.
- Alyousif M.S., Al-Dakhil M, Al-Shawa YR. *Eimeria pipistrellus* n. sp. from *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Saudi Arabia // Korean Journal of Parasitology. 1999. Vol. 37. No. 1. P. 1–4.
- Anciaux de Faveaux M. Distribution des chiroptères en Algérie, avec notes écologiques et parasitologiques // Bulletin de la Société d'histoire naturelle d'Afrique du Nord, 1976. Vol. 67. P. 69–80.

- Ancillotto L., Santini L., Ranc N., Maiorano L., Russo D. Extraordinary range expansion in a common bat: the potential roles of climate change and urbanization // *The Science of Nature*. 2016. No. 103. P. 15.
- Aznar-Lopez C., Vazquez-Moron S., Marston D.A., Juste J., Ibañez C., Berciano J.M., Salsamendi E., Aihartzta J., Banyard A.C., McElhinney L., Fooks A.R., Echevarria J. Detection of rhabdovirus viral RNA in oropharyngeal swabs and ectoparasites of Spanish bats // *Journal of General Virology*. 2013. Vol. 94. P. 69–75.
- Bauer K. Ausbreitung der Weißrandfledermaus *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819) in Österreich // *Mitt. Landesmus. Joan. Zool.* 1996. No. 50. P. 17–24.
- Beaucournu J.-C., Kock D. Notes on the Ischnopsyllinae of the African continent, III. Additions to the distribution of species (Insecta: Siphonaptera: Ischnopsyllidae) // *Senckenbergiana Biologica*. 1996. No. 75. P. 163–169.
- Benda P., Faizoláhi K., Andreas M., Obuch J., Reiter A., Ševčík M., Uhrin M., Vallo P., Ashrafi S. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 10. Bat fauna of Iran // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2012. Vol. 76. Is. 3–4. P. 163–582.
- Benda P., Lučan R.K., Obuch J., Reiter A., Andreas M., Bačkor P., Bohnenstengel T., Eid E.K., Ševčík M., Vallo P., Amr Z.S. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 8. Bats of Jordan: fauna, ecology, echolocation, ectoparasites // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2010. Vol. 74. P. 185–353.
- Benda P., Spitzenberger F., Hanák V., Andreas M., Reiter A., Ševčík M., Šmíd J., Uhrin M. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 11. On the bat fauna of Libya II // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2014. Vol. 78. P. 1–162.
- Bendjeddou M.L., Bitam I., Abiadh A., Bouslama Z., Amr Z. New Records of Arthropod Ectoparasites of Bats from North – Eastern Algeria // *Jordan Journal of Biological Sciences*. 2013. Vol. 6. No. 4. 324–327.
- Bendjeddou M.L., Loumassine H.A., Scheffler I., Bouslama Z., Amr Z. Bat ectoparasites (Nycteribiidae, Streblidae, Siphonaptera, Heteroptera, Mesostigmata, Argasidae, and Ixodidae) from Algeria // *Journal of Vector Ecology*. 2017. Vol. 42. No. 1. P. 13–23.
- Bequaert J.G. Exploration du Parc National Albert. Mission G.F. de Witte (1933–1935). Hippoboscidae and Nycteribiidae // *Fasc. Inst. Parc Nation. Congo Belge, Bruxelles*. 1953. Vol. 79. No. 7. P. 89–94.
- Bogdanowicz W. *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) – Weissrandfledermaus. Pp. 875–908, in *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 4: Fledertiere. Teil II: Chiroptera II (F. KRAPP, ed.). Aula-Verlag, Wiebelsheim, 2004. 582 p.
- Ceľuch M., Ševčík M. First record of *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera) from Slovakia // *Biologia, Bratislava*. 2006. Vol. 61. P. 637–638.
- Christou C., Psaroulaki A., Antoniou M., Toumazos P., Ioannou I., Mazeris A., Chochlakis D., Tselentis Y., *Rickettsia typhi* and *Rickettsia felis* in *Xenopsylla cheopis* and *Leptopsylla segnis* parasitizing rats in Cyprus // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 2010. No. 83. P. 1301–1304.
- Danko Š. Reprodukcia *Hypsugo savii* a *Pipistrellus kuhlii* na východnom Slovensku: ďalšie dokazy o ich šírení na sever // *Vespertilio*. 2007. No. 11. P. 13–24.
- Dusbabek F., Arutunian E.S. *Acanthophthirus kolenatii*, a new species, and some new records of fur mites (Acarina: Myobiidae and Labidocarpidae) from Armenia // *Folia parasitol. (Praha)*. 1976. Vol. 23. P. 57–60.
- Falcón A., Vázquez-Morón S., Casas I., Aznar C., Ruiz G., Pozo F., Perez-Breña P., Juste J., Ibañez C., Garin I., et al. Detection of alpha and betacoronaviruses in multiple Iberian bat species // *Arch. Virol.* 2011. No. 156. P. 1883–1890.
- Feher C.E. A fehérszelű denevér (*Pipistrellus kuhlii*) első magyarországi adatai // *Deneverkutatas – Hungarian Bat Research News*. 1995. No. 1. P. 16–17.
- Fiedler W., Alder H.U., Wohland P. Zweie neue Nachweise der Weißrandfledermaus (*Pipistrellus kuhlii*) für Deutschland // *Ztschr. Säugetierk.* 1999. Vol. 64. P. 107–109.
- Flochlay A.S., Thomas E., Sparagano O. Poultry red mite (*Dermanyssus gallinae*) infestation: a broad impact parasitological disease that still remains a significant challenge for the egg-laying industry in Europe // *Parasites & Vectors*. 2017. 10:357.
- Gardner R.A., Molyneux D.H. *Polychromophilus murinus*: a malarial parasite of bats: life-history and ultrastructural studies // *Parasitology*. 1988. Vol. 96. P. 591–605.
- Godlevsky L., Tyshchenko V., Negoda V. First records of *Pipistrellus kuhlii* from Kyiv // *Vestnik zoologii*. 2000. Vol. 34. No. 3. P. 78.
- Haas G.E., Tomich P.Q. The fleas (*Siphonaptera*) of Egypt. Early records from mammals // *Journal of the Egyptian Public Health Association*. 1973. No. 48. P. 1–17.
- Haffner M., Stutz H.-P.B., Zumsteg M. First record of Swiss nursery colonies of *Pipistrellus kuhlii* (Natterer in Kuhl, 1819) (Mammalia: Chiroptera) north of the Alps // *Rev. Suisse Zool.* 1991. Vol. 98. P. 702–703.
- Hamed M.I., Zaitoun A.M.A., El-Allawy T.A.A., Mourad M.I. Investigation of *Theileria camelensis* in camels infested by *Hyalomma dromedarii* ticks in Upper Egypt // *Journal of Advanced Veterinary Research*. 2011. Vol. 1. P. 4–7.
- Hoogstraal H. A preliminary, annotated list of ticks (Ixodoidea) of the Anglo-Egyptian Sudan // *Journal of Parasitology*. 1954. Vol. 40. P. 304–310.
- Hoogstraal H., Traub R. The fleas (*Siphonaptera*) of Egypt. Host-parasite relationships of Insectivora and Chiroptera // *Journal of The Egyptian Public Health Association*. 1963. Vol. 38. P. 111–130.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (*Siphonaptera*) in the British Museum (Natural History). Vol. II: Coptopsyllidae, Vermipsyllidae, Stephanocircidae, Ischnopsyllidae, Hypsophthalmidae and Xiphopsyllidae. London, 1956. 445 p.
- Hornok S., Kovács R., Meli M. L., Gönczi E., Hofmann-Lehmann R., Kontschán J., Gyuranecz M., Dán A.,

- Molnár V. First detection of bartonellae in a broad range of bat ectoparasites // *Veterinary Microbiology*, 2012. Vol. 159. No. 3–4. P. 541–543
- Hornok S., Szóke K., Görföl T., Földvári G., Tu V.T., Takács N., Jenő K., Sándor A.D. Estók P., Epis S., Boldogh S.A., Kováts D., Wang Y. Molecular investigations of the bat tick *Argas vespertilionis* (Ixodida: Argasidae) and *Babesia vesperuginis* (Apicomplexa: Piroplasmida) reflect «bat connection» between Central Europe and Central Asia // *Experimental and Applied Acarology*. 2017. Vol. 72. P. 69–77.
- Hornok S., Szóke K., Kováts D., Estók P., Görföl T., Boldogh S. A., Takács N., Jenő K., Földvári G., Barti L., Corduneanu A., Sándor A.D. DNA of Piroplasmids of ruminants and dogs in Ixodid bat ticks // *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11. No. 12. The electronic publication. – Access from «Scopus».
- Hufnagl E. *Libyan Mammals*. Stoughton & Harrow: The Oleander Press, 1972. 85 p.
- Hürka K. On the insect bat ectoparasites of coastal Libya (Cimicidae, Nycteribiidae, Streblidae, Ischnopsyllidae) // *Věstník Československé Společnosti Zoologické*. 1982. Vol. 46. P. 85–91.
- Imaz E., Aihartza J.R., Totorika M.J. Ectoparasites on bats (Gamasida, Ixodida, Diptera) in Biscay (N Iberian peninsula) // *Miscellanea Zoologica*. 1999. Vol. 22. P. 21–30.
- International catalogue of arboviruses including certain other viruses of vertebrates / Ed. N. Karabatsos. San Antonio: American Journal of Tropical Medicine and Hygiene, 1985. 461 p.
- Jordan K. On four new Palearctic Bat-Fleas in the British Museum collection. *Eos*, Madrid, 1942. Vol. 18. P. 243–250.
- Kock D. Pupipare Dipteren von Säugetieren des nordöstlichen Mittelmeerraumens (Ins.: Diptera) // *Senckenberg. Biol.* 1974. Vol. 17. P. 87–104.
- Kohl C., Lesnik R., Brinkmann A., Ebinger A., Radonić A., Nitsche A., Mühlendorfer K., Wibbelt G., Kurth A. Isolation and characterization of three mammalian orthoreoviruses from European bats // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. No. 8. P. 106–149.
- Korine C., Pilosof S., Gross A., Morales-Malacara J.B., Krasnov B.R. The effect of water contamination and host-related factors on ectoparasite load in an insectivorous bat // *Parasitology Research*. 2017. Vol. 116. No. 9. P. 2517–2526.
- Lelli D., Moreno A., Lavazza A., Bresaola M., Canelli E., Boniotti M.B., Cordioli P. Identification of Mammalian Orthoreovirus Type 3 in Italian Bats // *Zoonoses Public Health*. 2012. Vol. 60. P. 84–92.
- Lelli D., Papetti A., Sabelli C., Rosti E., Moreno A., Boniotti M.B. Detection of coronaviruses in bats of various species in Italy // *Viruses*. 2013. Vol. 5. P. 2679–2689.
- Lelli D., Prosperi A., Moreno A., Chiapponi C., Gibellini A.M., De Benedictis P., Leopardi S., Sozzi E., Lavazza A. Isolation of a novel Rhabdovirus from an insectivorous bat (*Pipistrellus kuhlii*) in Italy // *Virology Journal*. 2018. Vol. 15. No. 1. P. 37.
- Lewis R.E. A preliminary list of the fleas of Lebanon. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London // General Entomology. Series A*. 1962. Vol. 37. P. 49–60.
- Lvov D.K., Karas F.R., Timofeev E.M., Tsyarkin Y.M., Vargina S.G., Veselovskaya O.V., Osipova N.Z., Grebenyuk Y.I., Gromashevski V.L., Steblyanko S.N., Fomina K.B. «Issyk-Kul» virus, a new arbovirus isolated from bats and *Argas (Carios) vespertilionis* (Latr., 1802) in the Kirghiz S.S.R. // *Brief report. Arch. Ges. Virusforsch.* 1973. Vol. 42. No. 2. P. 207–209.
- Maleki-Ravasan N., Solhjoui-Fard S., Beaucournu J.-C., Laudisoit A., Mostafavi E. The Fleas (Siphonaptera) in Iran: Diversity, Host Range, and medical importance // *PLoS Neglected tropical diseases*. 2017. Vol. 11, No. 1 // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5249249>). Проверено 3.08.2020.
- Meschede A., Schlapp G., Weid R. Erstfund einer Weißbrandfledermaus (*Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1819) in Bayern // *Nyctalus*. N. F. 1998. Vol. 6. P. 547–550.
- Moratelli R., Calisher C.H. Bats and Zoonotic Viruses: Can We Confidently Link Bats With Emerging Deadly Viruses? *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 2015. Vol. 110. No. 1. P. 1–22.
- Oba M., Omatsu T., Takano A., Fujita H., Sato K., Nakamoto A., Takahashi M., Takada N., Kawabata H., Ando S., Mizutani T. A novel Bunyavirus from the soft tick, *Argas vespertilionis*, in Japan // *Journal of Veterinary Medical Science*. 2016. Vol. 78. No. 3. P. 443–445.
- Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) parasitizing bats (Chiroptera: Rhinolophidae, Vespertilionidae, Molossidae) of Palearctic boreal zone (Russia and adjacent countries). Tomsk: TSU Publishing House, 2016. 150 p.
- Péricart J. Family Cimicidae Latreille, 1802 – bed-bugs. P. 141–144 // In: Aukema B., Rieger C. (eds.): *Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region*. Amsterdam: Netherlands Entomological Society, 1996. 577 p.
- Quetglas J., Balvín O., Lučan R.K., Benda P. First records of the bat bug *Cacodmus vicinus* (Heteroptera: Cimicidae) from Europe and further data on its distribution // *Vespertilio*. 2012. Vol. 16. P. 243–248.
- Quetglas J., Nogueras J., Ibáñez C., Beaucournu J.-C. Presencia en la Península Ibérica de una pulga africana de murciélagos: *Rhinolophopsylla unipunctinata arabs* (Siphonaptera: Ischnopsyllidae) y otras nuevas citas de pulgas de murciélagos para España y Marruecos // *Galemys*. 2014. Vol. 26. P. 41–47.
- Racey P.A. Reproductive assessment of bats // *Ecological and behavioural methods for the study of bats* / Eds T.H. Kunz, S. Parsons. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2009. P. 249–264.
- Radovsky F. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. Berkeley: University of California, 1967. 288 p.
- Reeves W.K., Dowling A.P., Dasch G.A. Rickettsial agents from parasitic dermanyssoidea (Acari: Mesostigmata) // *Experimental and Applied Acarology*. 2006. Vol. 38. No. 2–3. P. 181–188.

- Reiter A., Benda P., Hotovy J. First record of the Kuhl's Pipistrelle, *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817), in the Czech Republic // *Lynx*. 2007. Vol. 38. P. 47–54.
- Rosický B. Blechy – Aphaniptera. Fauna ČSR. Praha: Nakladatelství Československé akademie věd, 1957. Vol. 10. 439 p.
- Sachnowicz K., Piskorski M., Tereba A. Systematics and taxonomy of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in Central Europe and the Balkans // *Zootaxa*. 2017. Vol. 4306. No. 1. P. 53–66.
- Sachnowicz K., Wower F., Bashta A.-T. Further range extension of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in central and eastern Europe // *Acta Chiropterologica*. 2006. Vol. 8. No. 2. P. 543–548.
- Schountz T. Virology and immunology of bats // In: Adams R.A., Pedersen S.C. (Eds.). *Bat evolution, ecology, and conservation*. New York: Springer Science, 2013. P. 393–412.
- Sharifi M., Mozafari F., Taghinezhad N., Javanbakht H. Variation in ectoparasite load reflects life history traits in the lesser mouse-eared bat *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in western Iran // *Journal of Parasitology*. 2008. Vol. 94. No. 3. P. 622–625.
- Shpak A., Larchenko A. Range Expansion of Kuhl's Pipistrelle (*Pipistrellus kuhlii*) into Belarus // *Proceedings of the Theriological School*. 2016. Vol. 14. P. 99–102.
- Shrewsbury J.F.D. *A History of Bubonic Plague in the British Isles*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 680 p.
- Smit F.G.A.M. New bat-fleas (Siphonaptera: Ischnopsyllidae). *Parasitology*. 1954. 44: 144–156.
- Socolovschi C. [et al.] *Borrelia, Rickettsia, and Ehrlichia Species in Bat Ticks, France, 2010* // *Emerging infectious diseases*. 2012. Vol. 18. No. 12. P. 1966–1975.
- Spitzenberger F., Bauer K. Weißbrandfledermaus *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) // *Die Säugetierfauna Österreichs*. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft Umwelt und Wasserwirtschaft / Ed. F. Spitzenberger. Graz, 2001. P. 245–248.
- Stanyukovich M.K. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssosidea et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // *Rudolstädter naturhistorische Schriften*, 1997. Vol. 7. P. 13–46.
- Stekolnikov A.A., Quetglas J. Bat-infesting chiggers (Acariformes: Trombiculidae) of the Balearic Islands and new data on the genus *Trisetica* Traub et Evans, 1950 // *Folia Parasitologica*. 2019. Vol. 66: 017.
- Theodor O. On the genus *Tripselia* and the group of *Basilina bathybothyra* (Nycteribiidae, Diptera) // *Parasitology*. 1956. Vol. 46. No. 3–4. P. 353–394.
- Theodor O. *An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Nycteribiidae in the British Museum (Natural History), with Keys and Short Descriptions for the Identification of Subfamilies, Genera, Species and Subspecies*. London: British Museum (Natural History) Publication, 1967. 506 p.
- Theodor O., Moscona A. On bat parasites in Palestine. I. Nycteribiidae, Streblidae, Hemiptera, Siphonaptera // *Parasitology*. 1954. Vol. 44. P. 157–245.
- Usinger R.L., *Monograph of Cimicidae*. Washington, D.C.: Entomological Society of America, 1966. 585 p.
- Verani P., Ciufolini M.G., Caciolli S., Renzi A., Nicoletti L., Sabatinelli G., Bartolozzi D., Volpi G., Amaducci L., Coluzzi M. Ecology of viruses isolated from sand flies in Italy and characterized of a new Phlebovirus (Arabia virus) // *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 1988. Vol. 38. P. 433–439.
- Vernier E., Bogdanowicz W. *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817). P. 120–121, in the atlas of European mammals / Eds A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Krystufek, P.J.H. Reinjders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralik, and J. Zima. London: Academic Press, 1999. 484 p.
- Whitaker J.O.Jr. Collecting and preserving ectoparasites for ecological study // In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1988. P. 459–474.

EKTOPARASITES AND PATHOGENS OF KUHLMAN'S PIPISTRELLE *PIPISTRELLUS KUHLMANII* (KUHLMAN, 1817) (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) (OWN AND LITERATURE DATA REVIEW)

© 2020 Orlova M.V.^{a, b, *}, Smirnov D.G.^{c, **}, Vekhnik V.P.^{d, ***}, Lukyanenko
A.M.^{c, **}, Zabashta A.V.^{e, ****}

^a Tyumen State University, Tyumen 625003, Russia;

^b National Research Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia;

^c Penza State University, Penza 440026, Russia;

^d I.I. Sprygin Zhigulevskiy State Natural Biosphere Reserve, Zhigulevsk 445362, Russia;

^e Rostov-on-Don Antiplague Scientific Research Institute, Rostov-on-Don 344002, Russia;

e-mail: *masha_orlova@mail.ru; **eptesicus@mail.ru; ***vekhnik@mail.ru; ****zabashta68@mail.ru.

Here we report the results of our own survey and literary published data on the ectoparasite fauna and pathogens of the invasive bat species, the Kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). This bat is a host of 36 species of parasitic mites, ticks and insects (including accidental findings) and 13 species of pathogens (protozoa, bacteria, viruses). The flea *Ischnopsyllus variabilis* is recorded on this host for the first time. We have found that outside of the host ancestral range, the core of the bat parasite fauna is significantly different due to the loss of host species-specific ectoparasites. Particularly, in Russia, only 6 species of parasitic arthropods have been recorded for Kuhl's pipistrelle and all of them are host genus-specific. At the same time, the features of ecology and occasional finds of extrinsic parasites allow to suggest that *P. Kuhlii* has wide contacts with animals which are the reservoirs of zoonotic infections, that in combination with the fact of isolation of several pathogens from this species (including two coronaviruses) points to a possible medical importance of Kuhl's pipistrelle.

Keywords: Kuhl's pipistrelle, *Pipistrellus kuhlii*, bat ectoparasites, *Steatonyssus periblepharus*, *Ischnopsyllus variabilis*, *Carios vespertilionis*.

ВЛИЯНИЕ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАБАНА *SUS SCROFA* НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2020 Панкова Н.Л.^{а, *}, Марков Н.И.^{б, **}, Васина А.Л.^{с, ***}

^аОкский государственный природный биосферный заповедник,
Рязанская обл., п. Брыкин Бор 391072, Россия;

^бИнститут экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург 620144, Россия;

^сГосударственный природный заповедник «Малая Сосьва» им. В.В. Раевского,
Ханты-Мансийский автономный округ – Югра, г. Советский 628242, Россия;
e-mail: *n.l.pankova@mail.ru; **nimarkov@mail.ru; ***msosva@gmail.com

Поступила в редакцию 27.08.2019. После доработки 07.08.2020. Принята к публикации 20.08.2020

Кабан – «экологический инженер», который в ходе своей кормодобывающей деятельности может оказывать существенное влияние на структуру и состав растительных сообществ. Цель данного исследования – анализ восстановления растительного покрова на пороях кабана в недавно заселённых видом районах севера Западной Сибири по сравнению с другими частями его ареала. Сбор данных проводили в четырёх типах растительных сообществ, характерных для подзоны средней тайги Западной Сибири. Роющая деятельность кабана в лесных сообществах средней тайги Западной Сибири приводила к снижению проективного покрытия и флористического богатства травянисто-кустарничкового и мохово-лишайниковых ярусов. Заращение пороев происходило исключительно за счёт видов, типичных для данного сообщества. В отличие от большинства других частей ареала кабана, в районе исследований не наблюдалось увеличение флористического видового богатства за счёт видов-эксплерентов. Вероятно, это связано с флористической бедностью изучаемых северных растительных сообществ.

Ключевые слова: кабан, *Sus scrofa*, Западная Сибирь, расширение ареала, растительные сообщества, роющая деятельность.

Введение

Некоторые биологические виды в процессе жизнедеятельности способны изменять, создавать и поддерживать созданные ими местообитания [Jones et al., 1994]. К таким видам-эдификаторам относится кабан *Sus scrofa* L., 1758, трофическая активность которого является мощным фактором, определяющим неоднородность и динамические процессы растительного покрова используемых им местообитаний [Торопова, 1994; Kotanen, 1995; Онипченко, Голиков, 1996; Евстигнеев и др., 1999; Barrios-Garcia, Ballari, 2012]. Кабаны не только модифицируют растительность травянистого яруса, но и могут оказывать влияние на формирование древостоев как лиственных, так и хвойных лесов [Лебедева, 1956; Динесман, 1961; Ickes et al., 2001; Siemann et al., 2009]. В пределах исторического ареала кабан оказывается необходимым компонентом

биогеоценозов, его средообразующая деятельность способствует улучшению качества восстановительных процессов экосистемы и повышению её устойчивости [Булахов, 1975; Булахов и др., 2015], а также служит условием для нормального развития популяций некоторых видов растений [Горнов, 2005; Евстигнеев, Екимова, 2008; Горнов, 2014].

Однако, распространение видов-эдификаторов за пределы своего ареала, и внедрение их в аборигенные экосистемы может привести к изменению облика и дестабилизации природных сообществ [A global strategy..., 2001]. Это касается и кабана, который с середины XX в. начал активно расселяться от западных и южных окраин России на север и восток [Данилкин, 2002] и осваивать новые местообитания. В начале 1980-х гг. кабаны впервые были отмечены в северной части Западной Сибири в Ханты-Мансийском автономном

округе – Югре (ХМАО-Югре) [Азаров, 1995], а к настоящему времени в западной и южной части автономного округа сформировалась устойчивая популяция этого вида [Markov et al., 2019]. Вопрос о том, как реагируют местные экосистемы на появление в них нового вида – кабана, полифага, специализирующегося на поиске пищи в земле в гораздо большей степени, чем типичный для данной местности бурый медведь [Васин и др., 2015], представляет большой интерес с точки зрения сохранения природных сообществ таёжной зоны в условиях внедрения в них нового вида – «экологического инженера».

Целью данного исследования является оценка характера восстановления растительного покрова на пороях кабана в экосистемах, типичных для средней тайги Западной Сибири. В частности, мы 1) рассматриваем видовой состав растений и состояние растительного покрова на нарушенных кабаном участках по сравнению с контролем; 2) анализируем изменение этих показателей на пороях кабана разного возраста и 3) сравниваем тенденции изменения растительности на кабаньих пороях в разных регионах.

Район исследований

Работы проводили в северо-западной части Западной Сибири, в подзоне средней тайги, в Берёзовском и Советском районах ХМАО-Югры на двух участках.

Для изучаемой территории характерна суровая снежная продолжительная зима, короткое лето, поздние весенние и ранние осенние заморозки. Средняя годовая температура воздуха в заповеднике составляла $-2.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (1950–1969 гг., станция «Хангокурт»). С 1981 г. наблюдается повышение среднегодовой температуры воздуха от десятилетия к десятилетию приблизительно на $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$. За последние 30 лет средняя годовая температура составила $-1.3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Самый холодный месяц в году – январь ($-20.5\text{ }^{\circ}\text{C}$), самый тёплый – июль ($17.4\text{ }^{\circ}\text{C}$). Снежный покров залегает в среднем 194 дня (более 6 месяцев) и достигает высоты 40–87 см. Продолжительность безморозного периода в среднем 90 дней (с 6 июня по 4 сентября), вегетационного – 140 дней [Таланова, 2018].

Участок 1 располагался в бассейне р. Малая Сосьва, в северной части заповедника «Малая Сосьва» (координаты центра участка $62^{\circ}22'$ с. ш., $64^{\circ}05'$ в. д.), где кабаны отмечаются с 1998 г. Северная часть заповедника находится в пределах Нижне-Обской впадины, характеризуется плоским рельефом (при общем уклоне к северу), нарушаемым системами прирусловых валов и гряд. Основные растительные сообщества: леса с преобладанием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и сосны сибирской (*Pinus sibirica*) с преобладанием брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и зелёных мхов (*Pleurozium schreberi* и др.), а также заболоченные сфагновые сосновые леса.

Участок 2 располагался в бассейне верхнего течения р. Конда, на территории заказника «Верхне-Кондинский» (координаты центра участка $60^{\circ}45'$ с. ш., $63^{\circ}23'$ в. д.). Рельеф – равнинный. Вдоль русел рек тянутся возвышенные участки – увалы. Древостой образован преимущественно сосной обыкновенной, в наземном ярусе преобладают лишайники (*Cladonia* sp.), а также зелёные (*Pleurozium schreberi* и др.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.). В поймах рек, в болотистых низинах и на суглинках встречаются темнохвойные леса, образованные елью сибирской (*Picea obovata*) и сосной сибирской. Лиственные леса – березняки (*Betula pubescens*) и осинники (*Populus tremula*), распространены по берегам рек, ручьёв, на месте гарей, вырубок. Для южной части территории характерны обширные заболоченные пространства. Большую площадь в заказнике занимают различные типы болот.

Материалы и методы

Работы проводили в июле 2017 и 2018 гг., в период максимального развития растительности. Обследовали районы, где ранее были замечены кабаны или следы их жизнедеятельности.

Пороями кабана считали участки поверхности земли со следами снятия напочвенного покрова при наличии поблизости других следов жизнедеятельности этого вида. Для оценки интенсивности роющей деятельности животных рассчитывали площади пороев. Если форма нарушенной поверхности была круглой или близкой к таковой, то измеряли два перпенди-

кулярных диаметра, а площадь порося рассчитывали, как произведение двух измерений. Если форма порося была овальной, то измеряли его максимальную длину и ширину в трёх точках – в центре и по краям. В этом случае для расчёта площади порося брали среднее арифметическое от трёх измерений ширины и умножали на длину. Определяли тип порося – подстилочный, почвенный (сплошной, диффузный, точечный) по Л.С. Лебедевой [1956].

Для сравнения кормовой активности кабанов в разных местообитаниях оценивали площадь (S) отдельных пороёв и индекс интенсивности роющей деятельности как площадь пороёв на 1000 м² обследованных выделов.

Порои делили на три группы по их «возрасту»: свежие (текущего года), 1–2 года и 2–3 года. При отнесении порося к той или иной группе учитывался его внешний вид, наличие/отсутствие прошлогоднего опада, рыхлость почвы, наличие/отсутствие возобновления растительности, возраст сеянцев хвойных деревьев. «Свежими» считали порои, на которых имелись чёткие отпечатки следов животных или не покрытые прошлогодним опадом листьев или хвои. Возраст пороёв, не отнесённых к категории «свежих», определяли по возрасту сеянцев хвойных деревьев, обнаруженных в пороё. Учитывая, что зимние порои практически невозможно обнаружить в летний период, можно с высокой вероятностью предполагать, что все рассмотренные нарушения растительности кабаном были сделаны в бесснежный период.

Оценку изменения состояния растительных сообществ на местах пороёв старше 1 года проводили путём сравнения состава растительного покрова на пороё с площадкой размером 0.25 м², расположенной в том же биотопе на расстоянии не менее 1 м от порося. Растительность каждого зарастающего порося характеризовали флористическим списком, определяли общее проективное покрытие (в процентах) и проективное покрытие (далее ПП) каждого вида (или группы видов) растений; аналогично проводили описание соседней с пороём контрольной площадки. Также проводили общее геоботаническое описание местообитания, в котором были обнаружены порои [Методы геоботанических исследований..., 1996].

Описание растительности на пороях проведено для четырёх типов лесных местообитаний (табл. 1), где была обнаружена роющая деятельность кабана: смешанный хвойно-лиственный лес (N=18), сосняк лишайниковый (N=45), березняк разнотравный (N=7), кедровник мелкотравный (N=13). Размер выборки определялся числом следов роющей активности кабанов. Для слежения за динамикой восстановления растительности проводили повторные (в 2017 и 2018 гг.) описания площадок, заложенных на пороях в смешанных лесах (N=7), березняках (N=7) и сосняках лишайниковых (N=15)

Для оценки ценотической значимости видов растений на пороях разного возраста, использован показатель встречаемости, рассчитанный как отношение числа площадок, где вид был отмечен, к общему числу площадок [Тиходева, 2015]. Этот показатель был выбран по причине очень низких значений проективного покрытия для всех видов растений на зарастающих пороях.

Для оценки флористического сходства пороёв возрастом 1–2 года и ненарушенных участков рассчитывали два коэффициента:

1) Число видов травянистых растений (независимо от числа особей).

2) Коэффициент флористического сходства Жаккара (КЖ). Данный индекс, во-первых, рассчитывали для серии контрольных площадок, попарно сравнивая их между собой (КЖ1). Это позволило получить оценку изменчивости травянистого покрова внутри одного типа местообитаний. Также коэффициент Жаккара рассчитывали для пар площадок «контроль-порой», оценивая изменение видового состава растений на пороё по сравнению с ненарушенным участком (КЖ2). Расчёт коэффициентов Жаккара проводили с помощью пакета программ PAST 3.0. Далее производили сравнение средних значений КЖ1 и КЖ2, проверяя гипотезу о том, что различие в видовом составе растений между пороём и контролем будет больше, чем между контрольными площадками. Сравнение проводили по критерию Манна – Уитни в пакете программ STATISTICA 6.0.

Сравнение восстановления растительности на пороях кабана в Западной Сибири с таковым

Таблица 1. Характеристика обследованных типов местообитаний кабана в Кондо-Сосьвинском Приобье

Тип местообитаний	Число описаний растительности на пороях	Преобладающие виды растений в ярусе			Проективное покрытие яруса (мин. – макс.), %	
		древесный	травянисто-кустарничковый	мохово-лишайниковый	травянисто-кустарничковый	мохово-лишайниковый
Смешанный хвойно-лиственный лес	18**	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Larix sibirica</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Diphasiastrum complanatum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Linnaea borealis</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	40–85	0–70
Сосняк лишайниковый	45**	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Cladonia</i> sp.	5–25	45–100
Березняк разнотравный	7*	<i>Betula pubescens</i>	<i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Orthia secunda</i> , <i>Pyrola minor</i>	–	25–35	–
Кедровник зеленомошный	13*	<i>Pinus sibirica</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Linnaea borealis</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	40–80	20–100

Примечание: *один год наблюдений, **два года наблюдений.

в других частях ареала вида проводили путём анализа литературы, приведённой в обобщающих публикациях [Данилкин, 2002; Barrios-Garcia, Ballari, 2012; Ecology, Conservation..., 2018]. В анализ были включены источники, в которых были приведены сведения об изменении проективного покрытия растительности, числа видов и видового состава растений на пороях по сравнению с контрольными участками.

Результаты

Наибольшая интенсивность роющей деятельности и площадь пороев наблюдались в кедровнике зеленомошном (табл. 2), где были обнаружены обширные порои различного возраста, в основном, локализованные под кедрами. Нарушения носили поверхностный характер, почва разрыта неглубоко (до 5 см). Свежие порои часто перекрывали более старые (1–2 года). ПП травяно-кустарничкового яруса на пороях составляло в среднем $2.9 \pm 0.5\%$ (от 0.5 до 5.0%), в возобновлении растительности принимали участие 7 из 10 растений, характерных для данного сообщества (*Equisetum sylvaticum*, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt

и другие виды). Моховой ярус в местах пороев отсутствовал.

Порои кабана в смешанном лесу были меньше по площади (табл. 2), глубиной не более 10–15 см. В 2017 г. обнаружены свежие порои, предположительно сделанные весной текущего года (N=11) и порои возрастом 1–2 года (N=7). На свежих пороях возобновления растительности не наблюдалось. ПП травяно-кустарничкового яруса на пороях 1–2-летней давности составило в среднем $2.6 \pm 0.7\%$ (от 0.5 до 5.0%), в возобновлении принимали участие 84.0% (16 из 19) видов растений, отмеченных на контрольных площадках. Моховой ярус в местах пороев отсутствовал. Повторное описание в 2018 г. этих пороев, перешедших в разряд 2–3-летних, показало увеличение среднего ПП травяно-кустарничкового яруса до $7.8 \pm 1.1\%$ (11.0% от контроля) и возрастание числа видов до уровня контрольных площадок. Также, на пороях этого возраста были обнаружены всходы 9 видов деревьев и кустарников, из которых чаще всего встречалась *Picea obovata*.

В березняке разнотравном в 2017 г. были обнаружены свежие (летние) порои, в основном, небольшие по площади, неглубокие (до 5 см). Описания, произведённые спустя год, показали развитие на пороях 56.0% (13 из 23)

Таблица 2. Основные характеристики пороев кабана в разных типах растительных сообществ Западной Сибири

Показатель	Березняк разнотравный	Кедровник зеленомошный	Сосняк лишайниковый	Смешанный хвойно- лиственный лес
Число пороев	49	44	69	18
Площадь пороя, м ² : медиана (минимум–максимум)	4.8 (0.06–8.8)	32.3 (0.7–1103)	11.2 (0.1–18.1)	20.3 (0.24–24.6)
Интенсивность роющей дея- тельности (площадь пороев в м ² на 1000 м ²)	1.9	25.3	3.0	1.7

видов растений, присутствующих в контроле. ПП составляло не более 1.0%.

В сосняках лишайниковых в 2017–2018 гг. обнаружены порою от свежих до 2–3-летних. На ненарушенных участках травянистые растения были представлены 6 видами (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Carex ericetorum* Poll., *Festuca ovina* L., *Silene nutans* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.), из которых только *Carex ericetorum* и *Festuca ovina* были представлены более или менее обильно (проективное покрытие достигало 10.0%). Остальные виды растений встречались единично. На пороях годичной давности в лишайниковом сосняке (N=19) растительность практически полностью отсутствовала (ПП=0), за исключением единичных особей *Festuca ovina*, *Carex ericetorum* и *Silene nutans*. Таким образом, видовой состав травянистых растений на пороях практически не отличался от такового в контроле, однако, были обна-

ружены семена сосны (0.45 шт. на 1 м²), а также лиственницы, не отмеченной в составе древесного яруса данного растительного сообщества. На пороях старше 2 лет (2–3 года, N=26) плотность произрастания проростков сосны увеличивается до 1 шт. на 1 м². Травяно-кустарничковый ярус также практически отсутствовал, а проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляло в среднем около 7.2±1.3% (2.0–20.0%) от контроля. Кустистые лишайники рода *Cladonia* отсутствовали на нарушенных участках, возобновление на данной стадии происходило только за счёт мхов рода *Polytrichum* (рис. 1).

Таким образом, для зарастающих пороев во всех четырёх типах местообитаний было характерно снижение ПП (см. рис. 1). В течение 1–2 лет после нарушения восстанавливалось не более 5.0% от исходного ПП травяно-кустарничкового яруса. Степень восстановления видовой состава была максимальной в

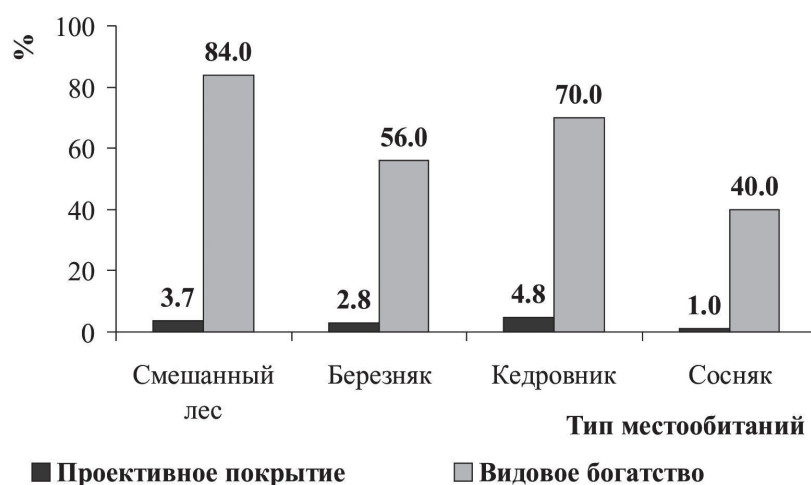


Рис. 1. Восстановление растительности (проективное покрытие и видовое богатство) на 1–2-летних пороях в разных местообитаниях (% от контроля) Западной Сибири.

Таблица 3. Сравнение пороев и ненарушенных участков по числу видов травянистых растений

Тип местообитаний	Число описаний растительности на пороях	Среднее число видов \pm стандартное отклонение		Mann-Withney U*	p**
		порой	контроль		
Березняк разнотравный	7	4.2 \pm 2.4	9.2 \pm 2.3	0.5	0.0010
Сосняк лишайниковый	15	0.2 \pm 0.4	4.5 \pm 0.5	0.0	0.0001
Кедровник зеленомошный	4	2.8 \pm 1.5	5.5 \pm 1.3	1.0	0.0850
Смешанный хвойно-лиственный лес	7	5.0 \pm 1.9	7.3 \pm 1.9	10.0	0.0740

Примечание: * значение коэффициента Манна – Уитни при сравнении числа видов травянистых растений на пороях и ненарушенных участках; ** уровень статистической значимости различий пороев и ненарушенных участков по среднему числу видов.

смешанном лесу (84.0%) и минимальной – в сосняке-беломошнике (40.0%). Число видов на нарушенных участках было существенно ниже на пороях по сравнению с ненарушенными участками, для березняка и сосняка, где различие было статистически высоко значимым ($p < 0.01$), для кедрача и смешанного леса различия были близки к статистически значимым (табл. 3).

По составу видов (табл. 4) значимых различий между ненарушенными участками и пороями не наблюдалось. Это свидетельствует о том, что восстановление растительности на пороях происходит практически исключительно за счёт представителей коренных сообществ.

Рассмотрим изменения встречаемости представителей травяно-кустарничкового яруса в местах разновозрастных пороев на примере смешанного леса (табл. 5). На пороях

1–2 лет присутствовали, в основном, единичные растения, уцелевшие при перекапывании, или развившиеся из оставленных кабанами в земле вегетативных частей (корневищ, луковиц). Встречаемость практически всех видов на этом этапе ниже, чем на контрольных площадках. В пороях 2–3 лет встречаемость большинства растений возрастает за счёт как вегетативного, так и генеративного возобновления, и, для ряда видов (*Carex globularis*, *Dactylorhiza hebridensis*, *Equisetum sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*) начинает заметно превышать таковую в контроле (табл. 5). Все вышеперечисленные виды относятся к типичным таёжно-лесным видам и, очевидно, способны проявлять элементы эксплерентности (R-стратегии) при нарушении местообитаний [Дёгтева, Новаковский, 2011].

Таблица 4. Сравнение коэффициентов флористического сходства травянистых растений на пороях кабана и ненарушенных участках

Тип местообитаний	Коэффициент Жаккара (среднее значение \pm стандартное отклонение)		Mann-Withney U***	p****
	КЖ1*	КЖ2**		
Березняк разнотравный	0.31 \pm 0.187	0.18 \pm 0.122	43.5	0.11
Сосняк лишайниковый	–	–	–	–
Кедровник зеленомошный	0.51 \pm 0.148	0.53 \pm 0.452	12.0	1.00
Смешанный хвойно-лиственный лес	0.42 \pm 0.185	0.32 \pm 0.148	48.5	0.19

Примечание: * среднее значение коэффициента флористического сходства ненарушенных участков; ** среднее значение коэффициента флористического сходства пороев и ненарушенных участков; *** значение коэффициента Манна – Уитни при сравнении средних коэффициентов Жаккара для серий «контроль – контроль» и «контроль – порой»; **** уровень статистической значимости различий средних коэффициентов Жаккара для серий «контроль – контроль» и «контроль – порой».

Таблица 5. Изменение встречаемости (о) видов растений травяно-кустарничкового яруса на зарастающих пороях кабана в смешанном лесу по сравнению с контрольными площадками (S_o – ошибка встречаемости)

Вид растений	Контроль		Порой 1–2 года		Порой 2–3 года	
	о	S_o	о	S_o	о	S_o
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1.00	0.00	0.43	0.12	0.57	0.12
<i>Carex globularis</i> L.	0.29	0.11	0.00	0.00	0.57	0.12
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Scop.	0.14	0.08	0.00	0.00	0.14	0.08
<i>Dactylorhiza hebridensis</i> (Wilmott) Aver.	0.14	0.08	0.14	0.08	0.57	0.12
<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub	0.14	0.08	0.14	0.08	0.29	0.11
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0.14	0.08	0.14	0.08	0.71	0.11
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	0.57	0.12	0.29	0.11	0.14	0.08
<i>Galium boreale</i> L.	0.29	0.11	0.29	0.11	0.29	0.11
<i>Linnaea borealis</i> L.	0.86	0.08	0.86	0.08	1.00	0.00
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0.57	0.12	0.43	0.12	1.00	0.00
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	0.43	0.12	0.29	0.11	0.29	0.11
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt	0.43	0.12	0.29	0.11	0.57	0.12
<i>Melampyrum pratense</i> L.	0.29	0.11	0.29	0.11	0.71	0.11
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	0.43	0.12	0.14	0.08	0.14	0.08
<i>Oxalis acetosella</i> L.	0.57	0.12	0.29	0.11	0.14	0.08
<i>Rubus humilifolius</i> C.A.Mey.	0.14	0.08	0.00	0.00	0.14	0.08
<i>Trientalis europaea</i> L.	0.29	0.11	0.00	0.00	0.71	0.11
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	0.14	0.08	0.14	0.08	0.29	0.11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1.00	0.00	0.86	0.08	1.00	0.00

Результаты сравнения процессов восстановления растительности на пороях кабана в различных частях его ареала представлены в таблице 6.

Из таблицы видно, что в весьма разнообразных природных сообществах характер воздействия кабана на растительные сообщества в целом сходен. Во всех регионах основным следствием роющей деятельности кабана является снижение проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохового ярусов в местах пороев. Темпы восстановления ПП могут различаться в зависимости от свойств исходного сообщества. Так, в пойменных широколиственных лесах на 2–3-й год после нарушения восстанавливается до 40.0% покрытия, на 4–5-й год – 90.0–100.0% [Евстигнеев и др., 1999]. Ещё быстрее зарастают порою на лугах, восстанавливая 40.0% проективного покрытия всего за один год [Большаков и др., 2009]. Темпы зарастания нарушенных участков в среднетаёжных сообществах Западной Сиби-

ри были значительно ниже: порою 2–3-летней давности в смешанном лесу восстановили 11.0% от исходного проективного покрытия, лишайниковые сосняки – 7.0%, но только за счёт разрастания мхов рода *Polytrichum*, так как рост кустистых лишайников происходит очень медленно [Абдульманова, 2014]. Низкопродуктивные сообщества на бедных и сухих почвах восстанавливаются особенно долго. Так, порою кабана на альпийских лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника отчётливо выделялись и через 15 лет после нарушения [Онипченко, Голиков, 1996].

В подавляющем большинстве публикаций сообщается о росте числа видов на пороях по сравнению с контрольными участками. Обратная тенденция описана для буковых лесов Северной Каролины (США), альпийских пустошей и растительных сообществ севера Западной Сибири, где число видов на пороях оставалось ниже, чем в контроле. Ещё одной особенностью исследованного региона стало

Таблица 6. Особенности процессов восстановления растительности на пороях кабана, по литературным источникам и собственным данным

Тип местообитаний	Снижение ПП, по сравнению с контролем	Рост числа видов на пороях, по сравнению с контролем	Участие в зарастании видов-эксплерентов, отсутствующих в контроле
<i>Пойменная ясеневая дубрава, Брянская область [Евстигнеев и др., 1999]</i>	+	+	+
<i>Пойменные болота, Центральная Флорида [Arrington et al., 1999]</i>	+	+	+
<i>Прибрежные луга, Калифорния [Kotanen, 1995]</i>	+	+	+
Пойменные луга, Свердловская область [Большаков и др., 2009]	+	+	+
<i>Ольховые и сосновые леса, Швеция [Welander, 1995]</i>	Нет данных	+	+
<i>Буковые леса, Северная Каролина [Bratton, 1975]</i>	+	–	–
<i>Ельник кисличный, Вологодская область [Пилипко, 2015]</i>	+	+	+
<i>Среднетаёжные леса, Западная Сибирь (наши данные)</i>	+	–	–
<i>Альпийская лишайниковая пустошь, Северный Кавказ [Онипченко, Голиков, 1996]</i>	+	–	–

отсутствие на восстанавливаемых пороях видов-эксплерентов, не представленных в контроле, кроме единичных семян лиственницы на пороях в сосняках беломошнных. Данная тенденция наблюдалась ещё в двух регионах, тогда как в большинстве случаев видовой состав растений на нарушенных участках отличался от контроля.

Обсуждение

Раскапывая землю в поисках животных и растительных кормов, кабан создаёт в сомкнутых ценозах участки, лишённые растительности, и этим запускает процессы демутиации [Евстигнеев и др., 1999].

Восстановительные процессы на оголённых кабанями участках почвы проходят по-разному в биогеоценозах, различающихся по географическому положению, богатству почвы, положению в рельефе. Общим для всех исследованных растительных сообществ средней тайги Западной Сибири было снижение проективного покрытия растительности. Различия между сообществами состояли, главным образом, в темпах восстановления проективного покрытия и видового богатства растений. Быстрее эти процессы шли в смешанном лесу, где исходные сообщества характеризовались наиболь-

шим видовым богатством и разнообразием. Медленнее – в самых флористически бедных сообществах лишайниковых сосняков. Низкие темпы восстановления растительного покрова и привлекательность лишайниковых сосняков для кабанов, удаляющих напочвенный покров в поисках личинок хрущей [Данилкин, 2002], делает эти сообщества особенно уязвимыми. Увеличение пресса кабанов на сосняки-беломошники может отрицательно сказаться на кормовой базе лесного северного оленя, для которого наземные лишайники являются важным кормом в зимнее время [Лаптев, 1958]. Тем не менее, влияние кабанов на данный биотоп не является однозначно отрицательным, так как они массово истребляют личинок хрущей – вредителей сосны, поражающих корни молодых деревьев и препятствующих восстановлению сосновых лесов на месте пожаров и вырубок [Березина, 1960]. Также кабаны способствуют возобновлению сосны, в процессе роющей деятельности создавая условия для укоренения семян, как это уже было показано в литературе [Ходзинский, 2007]. Исследователи отмечают положительное влияние роющей деятельности кабана на возобновление некоторых древесных пород и в других типах леса, так как на нарушенных участках ослабляется конкуренция

древесно-кустарниковых пород с напочвенным растительным покровом [Динесман, 1961]. Особенно это заметно в сообществах с сомкнутым моховым покровом, который мешает приживаться семенам деревьев. Так в моховых ельниках Тянь-Шаня на пороях наблюдалось обильное прорастание семян ели [Корелов, 1947 цит. по Динесман, 1961], в ельниках-зеленомошниках Беловежской Пути еловый подрост был приурочен к пороям кабана [Лебедева, 1956]. На старых пороях в ельнике-зеленомошнике Вологодской области число всходов древесных пород увеличивалось на 39.7% по сравнению с контролем [Булахов и др., 2015]. Исследования, проведённые на юго-востоке США (Техас), показали, что создаваемые кабанами нарушения в два раза увеличивали численность китайского сального дерева *Sapium sebiferum*, являвшегося для той территории экзотическим видом [Siemann et al., 2009].

Итак, в результате роющей деятельности, кабан создаёт открытые участки почвы, давая возможность различным видам растений осваивать их. К заселению пороев наиболее приспособлены растения с выраженной R-стратегией («реактивные» виды, эксплеренты – растения с низкой конкурентной мощностью, но способные быстро захватывать свободные пространства). Благодаря их появлению на нарушенных участках видовое богатство растений значительно возрастает по сравнению с ненарушенными участками, как это наблюдалось в ряде луговых и лесных растительных сообществ Евразии и Северной Америки (см. табл. 6) [Kotani, 1995; Weland, 1995; Евстигнеев и др., 1999; Arrington et al., 1999; и другие]. По мнению некоторых исследователей, свежие порою кабана оказываются необходимым условием существования в ценозе реактивных видов «номадного типа», приспособленных для стремительного освоения зоогенных нарушений [Евстигнеев и др., 1999]. В таких случаях деятельность кабана способствует повышению флористического богатства и ценотической мозаичности. Такой ответ на воздействие кабана характерен для растительных сообществ, видовой пул которых формировался в условиях регулярных умеренных зоогенных или антропогенных нарушений растительного покрова, и содержит в

себе значительное число видов-эксплерентов.

Иная картина наблюдалась в среднетаёжных лесах Западной Сибири, где уровень трансформации (антропогенной или зоогенной) был минимален. Созданные кабанами открытые участки почвы оказались, фактически, не востребованными, по причине отсутствия в видовом пуле растительных сообществ видов с эксплерентной жизненной стратегией. Постепенно (на 2-й вегетативный сезон после нарушения) растительность начинала восстанавливаться за счёт таёжных видов, присущих исходному сообществу. В результате этого флористическое богатство на 1–2-летних пороях не только не возрастало, но и было снижено (40.0–84.0% от контроля, в зависимости от типа сообщества). В широколиственном лесу [Евстигнеев и др., 1999] на пороях того же возраста число видов увеличивалось в 2.5–3 раза за счёт вселения R-стратегов. Снижение на пороях видового богатства в отсутствие эксплерентов отмечает и S. Bratton [1975] для буковых лесов Северной Каролины, подвергшихся нарушению со стороны инвазивного вида – кабана.

По подобному же сценарию развивалось восстановление растительности на лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника [Онипченко, Голиков, 1996]. Флористическая насыщенность на нарушенных участках достигла уровня контроля лишь на 10-й год. Как и суходольные сосняки-беломошники Западной Сибири, это существующие в условиях крайней бедности почвы низкопродуктивные сообщества, флору которых составляют, многолетние виды с низкой конкурентной способностью (S-стратеги). Некоторые из них проявляют черты эксплерентности (*Festuca ovina*, *Polytrichum juniperinum*) и участвуют в зарастании пороев интенсивнее, чем другие.

Заключение

Роющая деятельность кабанов, вселившихся менее полувека назад в среднетаёжные леса Западной Сибири, приводила к образованию участков со сниженным проективным покрытием травяно-кустарничкового и мохово-лишайниковых ярусов. Флористическое разнообразие на нарушенных участках также

было снижено, зарастание пороев происходило исключительно за счёт видов, типичных для данного сообщества. Увеличения видового богатства на свежих пороях за счёт быстрого освоения нарушенных участков видами-эксплерентами, описанного для других частей ареала кабана, не происходило. Вероятно, это связано с флористической бедностью изучаемых северных сообществ и отсутствием диаспор видов, имеющих соответствующую жизненную стратегию.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность О.С. Загайновой за помощь в редактировании рукописи.

Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 17-04-00533).

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

- Абдульманова С.Ю. Динамика прироста и продуктивности кустистых лишайников в ходе восстановительных сукцессий // Экология: популяция, вид, среда. Мат. конф. молодых учёных. Екатеринбург, 14–18 апреля 2014 г. Екатеринбург, 2014. С. 6–12.
- Азаров В.И. Редкие животные Тюменской области и их охрана. Амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие. Тюмень: Вектор Бук. 1995. 272 с.
- Березина В.М. Географическая зональность стационального распределения восточного майского хруща на территории СССР // Тр. ВИЗР. Вып. 15. Л.: ВИЗР, 1960. С. 87–128.
- Большаков В.Н., Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 158 с.
- Булахов В.Л. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биоценоотические свойства почв в лесных биоценозах // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 159–161.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е., Пилипко Е.Н. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* Linnaeus,

1758) на компоненты различных биогеоценозов // Известия Иркутского гос. университета. Серия: Биология. Экология. 2015. Т. 13. С. 16–26 (Электронный документ) // (<https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-royschey-deyatelnosti-kabana-sus-scrofa-linnaeus-1758-na-komponenty-razlichnyh-biogeotsenozov>). Проверено: 16.05.2019.

- Васин А.М., Лыхварь В.П., Буйдалина Ф.Р., Загузов А.В., Сыжко В.В. Позвоночные животные заповедника «Малая Сосьва» (Северное Зауралье): Аннотированный список и краткий очерк. Ижевск: ИП Пермьяков С.А., 2015. 136 с.
- Горнов А.В. Роль кабанов в поддержании популяций некоторых видов луговых растений в Неруссо-Деснянском полесье // Бюл. Брянского отд. РБО. 2014. Т. 2 (4). С. 42–47.
- Горнов А.В. Кабан и особенности самоподдержания ценопопуляций пальчатокоренника балтийского в Неруссо-Деснянском полесье // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области: Мат. по ведению Красной книги Брянской области. Трубчевск, 2005. Вып. 1. С. 86–91.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae). М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Дёгтева С.В., Новаковский А.Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрОРАН, 2011. 195 с.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: АН СССР Лаборатория лесоведения, 1961. 167 с.
- Евстигнеев О.И., Екимова Г.А. Роль кабанов в поддержании ценопопуляций любки двулистной // Экспедиционные исследования: состояние и перспективы. Первые межд. науч. чтения памяти Н.М. Пржевальского (мат. конф.). Смоленск: Смоленская городская типография, 2008. С. 188–190.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю., Чупаченко В.Г. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Нерусско-Деснянского Полесья) // Бюл. МОИП. 1999. Т. 104, вып. 6. С. 3–8.
- Лаптев И.П. Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1958. 285 с.
- Лебедева Л.С. Экологические особенности кабана Беловежской пуши // Учёные записки Московского педагогического ин-та им. В.П. Потёмкина. 1956. Т. 61, вып. 4–5. С. 105–271.
- Методы геоботанических исследований: Методическое пособие / Сост. А.С. Боголюбов. М.: Экосистема, 1996. 21 с.
- Онипченко В.Г., Голиков К.А. Демутационные смены после пороев кабанов на альпийских лишайниковых пустошах в Тебердинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отдел биологический. 1996. Т. 101. № 4. С. 49–54.
- Пилипко Е.Н. Влияние роющей деятельности дикого кабана (*S. scrofa*) на физико-химические показатели почвы в Устюженском районе Вологодской области // Фундаментальная наука и технологии – перспек-

- тивные разработки. Мат. V Межд. науч.-практ. конф. 24–25 февраля 2015 г. Create Space, North Charleston, USA. 2015. Т. 2. С. 7–9.
- Таланова Г.И. Климат заповедника «Малая Сосьва»: многолетние данные // Динамика окружающей среды и изменения климата. 2018. Т. 9. №1. С. 22–45.
- Тиходеева М.Ю. Практическая геоботаника: анализ состава растительных сообществ: Учебное пособие. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2015. 164 с.
- Торопова Н.А. Роль гетеротрофов в организации мозаично-ярусной структуры лесов // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: 1994. С. 228–241.
- Ходзинский В.П. О влиянии роющей деятельности млекопитающих на рост всходов сосны обыкновенной // В сб.: Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Мат. Межд. науч.-практ. конф., посвящённой 85-летию ВНИИОЗ. Киров, 22–25 мая 2007 г. Киров: ГНУ ВНИИОЗ, 2007. С. 460–461.
- Arrington D.A., Toth L.A., Koebel J.W. Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage // Wetlands. 1999. 19 (3). P. 535–544.
- Barrios-Garcia M.N., Ballari S.A. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review // Biol. Invasions. 2012. 14. P. 2283–2300.
- Bratton S.P. The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Grey Beech Forest in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1975. Vol. 56. P. 1356–1366.
- Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries / Eds. M. Meletti, E. Meijaard. New York: Cambridge University Press, 2018. 448 p.
- Global strategy on invasive alien species / Eds. J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. Neville et al. Gland, Switzerland; Cambridge, UK: IUCN, 2001. 124 p.
- Ickes K., DeWalt S.J., Appanah S. Effects of native pigs (*Sus scrofa*) on woody understorey vegetation in a Malaysian lowland rain forest // Journal of Tropical Ecology. 2001. Vol. 17 (2). P. 191–206.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. 69. P. 373–386.
- Kotaniemi P.M. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie // Ecography. 1995. 18. P. 190–199.
- Markov N.I., Pankova N.L., Filippov I.V. Wild boar (*Sus scrofa* L.) in the north of Western Siberia: history of expansion and modern distribution // Mammal Research. 2019. Vol. 64. No. 1 P. 99–107 // (<https://doi.org/10.1007/s13364-018-0378-9>). Проверено 6.08.2019.
- Siemann E., Carrillo J., Gabler C.A., Zipp R., Rogers W.E. Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US // Forest Ecology and Management. 2009. P. 546–553.
- Welander J. Are wild boars a future threat to the Swedish flora? // Journal of Mountain Ecology. 1995. Vol. 3. P. 165–167.

EFFECT OF WILD BOAR (*SUS SCROFA*) ROOTINGS ON PLANT COMMUNITIES IN MIDDLE TAIGA OF WESTERN SIBERIA

© 2020 Pankova N.L.^{a,*}, Markov N.I.^{b,**}, Vasina A.L.^{c,***}

^a Oksky State Biosphere Nature Reserve, Ryazanskaya oblast', pos. Brykin Bor 391072, Russia;

^b Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg 620144, Russia;

^c State Biosphere Nature Reserve "Malaya Sos'va" im. V.V. Rayevskogo,
Khanty-Mansi autonomous okrug – Yugra, Sovetsky 628242, Russia;

e-mail: *n.l.pankova@mail.ru; **nimarkov@mail.ru; ***msosva@gmail.com

Wild boar is an ecological engineer whose feeding activity can make a substantial influence on the composition and structure of plant communities. The aim of this study is to analyze the restoration of plant cover on wild boar rootings in recently settled areas of Western Siberia compared to other parts of wild boar range. We collected data in four types of plant communities typical for the sub-zone of middle taiga of Western Siberia. Wild boar rooting activity resulted in decrease of projective cover of plants and floristic richness of herbal and moss layers. The renewal of plant cover on the rootings took place due to the species typical for original plant community, exclusively. As distinct from the majority of the other parts of the range, the floristic richness did not increase due to explorant species. It possibly resulted from the original low species richness of northern plant communities.

Keywords: wild boar, *Sus scrofa*, Western Siberia, range expansion, plant communities, rooting activity.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (ОБЗОР)

© 2020 Рубан Г.И.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;
e-mail:georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2020. После доработки 31.07.2020. Принята к публикации 20.08.2020

Рассматриваются вопросы, связанные с восстановлением осетровых в Балтийском море, включая историю исследований таксономического статуса балтийских осетровых, диагностические признаки *Acipenser sturio* и *A. oxyrinchus*, исторические изменения видового состава балтийских осетровых, историю реинтродукции *A. oxyrinchus* в балтийский бассейн из рек Канады. Приведены примеры преднамеренной и случайной интродукции чужеродных видов осетровых в Балтийское море.

Ключевые слова: Балтийское море, осетровые, *Acipenser sturio*, *A. oxyrinchus*, диагностические признаки, реинтродукция.

Введение

Проблема восстановления популяций осетровых стоит очень остро во всех странах их ареала. Затрагивает она и Балтийский бассейн, где их последние поимки отмечались четверть века назад. Однако, для её решения, прежде всего, нужно знать какой вид или виды осетровых населяли этот бассейн.

В известном определителе Л.С. Берга [1948] указывается, что балтийский осётр *Acipenser sturio* Linne 1758 населяет берега Европы от Нордкапа до Балтийского, Средиземного и Чёрного морей и по атлантическому побережью Северной Америки от Гудзонова залива до Южной Каролины. Приводятся случаи его поимки в бассейне Финского залива в р. Нева, оз. Ладожское и реках впадающих в него – Свирь, Сясь и Волхов. Этот вид был известен также под названием атлантического, немецкого и обычного осетра.

Другой вид, также носящий название атлантического осетра, был описан Митчелом в 1815 г. под названием *Acipenser oxyrinchus*. Он населяет воды Атлантического океана, прилегающие к Северной Америке.

Относительно таксономических отношений этих видов велись дискуссии. Если одни авторы [Magnin, 1962; Magnin, Beaulieu, 1963] на основании детальных морфологических и анатомических исследований считали,

что, несмотря на их близость, они должны рассматриваться как отдельные виды, то другие авторы [Artyukhin, Vecsei, 1999], на основании тех же данных, делали вывод о том, что различия слишком малы, чтобы считать эти формы отдельными видами и предлагали их рассматривать как географически изолированные популяции одного и того же вида.

В последствии кариологические, цитогенетические и молекулярно-генетические данные показали, что *A. sturio* и *A. oxyrinchus*, относящиеся к группе 120-хромосомных видов, очень схожи и представляют сестринскую кладу по отношению к другим видам осетровых и являются старейшей анцестральной кладой внутри Acipenseridae и представляют собой самостоятельную эволюционную линию [Birstein, DeSalle, 1998; Ludwig et al., 2001, 2009; Birstein et al., 2002; Robles et al., 2005]. Около 90 млн лет назад начал формироваться Атлантический океан, что, вероятно, привело к формированию 57.9 ± 10 млн лет назад [Peng et al., 2007] из существовавшей тогда анцестральной атлантической формы *Acipenser*, двух форм (по-видимому, *A. sturio* и *A. oxyrinchus*), теперь обитающих на противоположных сторонах Северной Атлантики [Birstein, DeSalle, 1998; Birstein, Doukakis, 2000].

Ранее считалось, что *A. sturio* был единственным видом осетровых, населяющим

Балтийское море и воды атлантического побережья Европы, несмотря на ранее описанные различия в меристических признаках [Magnin, 1962; Artyukhin, Vecsei, 1995]. Однако позднее на основе анализа древней ДНК, экстрагированной из архивных образцов средневековых популяций осетра из германской части Балтийского моря, было показано, что, начиная с 1200 г. н. э., *A. oxyrinchus* – вид, населяющий в настоящее время североамериканские реки вдоль атлантического побережья от Лабрадора до Флориды, был доминирующим видом в проанализированных выборках из балтийского региона и в интервале 1200–800 лет назад произошла замена *A. sturio* на *A. oxyrinchus*, очень сходного генетически с популяцией этого вида из

р. Сент-Джон в Канаде [Ludwig et al., 2002; 2008]. По мнению авторов, *A. oxyrinchus* мог иметь преимущества во время так называемого малого ледникового периода в Европе и, вследствие его способности размножаться при более низких температурах, вытеснил *A. sturio* в балтийских речных системах. Этому же мнения придерживаются и другие авторы [Chassaing et al., 2016].

Во взрослом состоянии виды хорошо морфологически различимы по структуре поверхности жучек: у *A. oxyrinchus* структура альвеолярная, а у *A. sturio* – тубулярная [Desse-Berset, 2011] (рис. 1).

Наиболее важными диагностическими признаками у молоди являются число спинных и боковых жучек. У *A. oxyrinchus* их

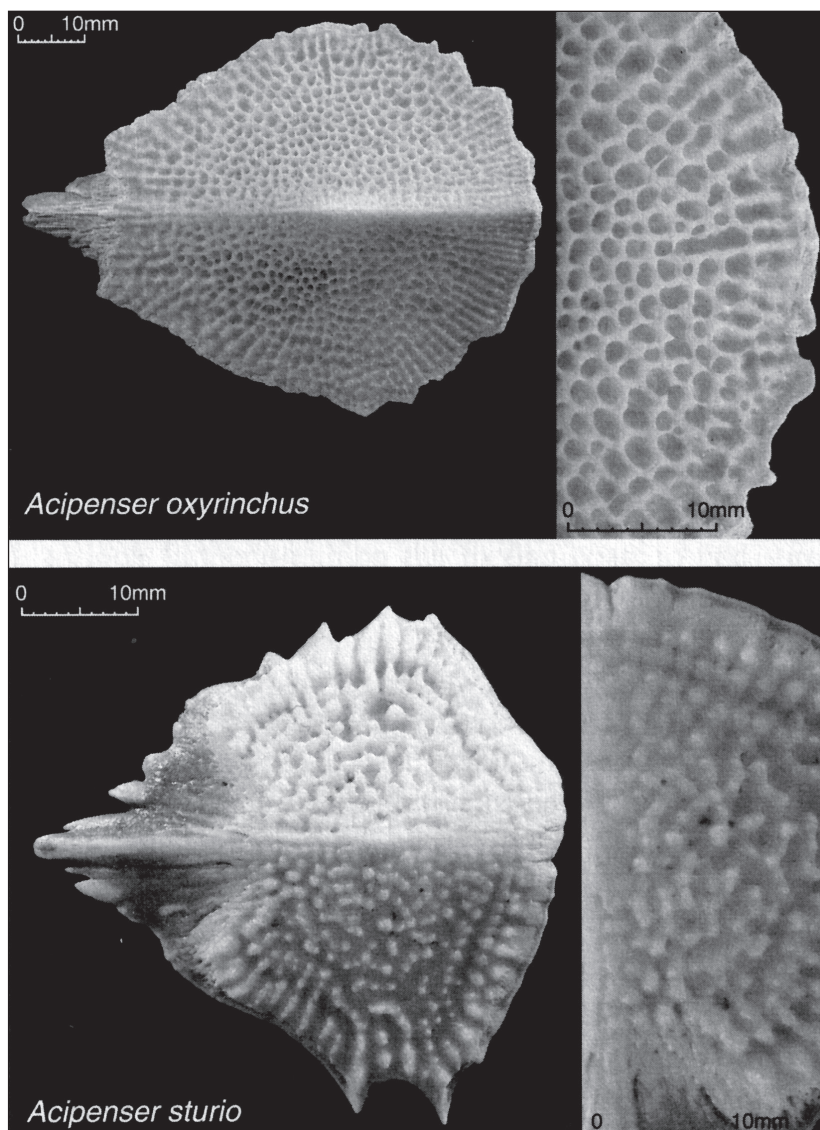


Рис. 1. Структура поверхности спинных жучек у *A. oxyrinchus* и *A. sturio* [по Desse-Berset, 2011].

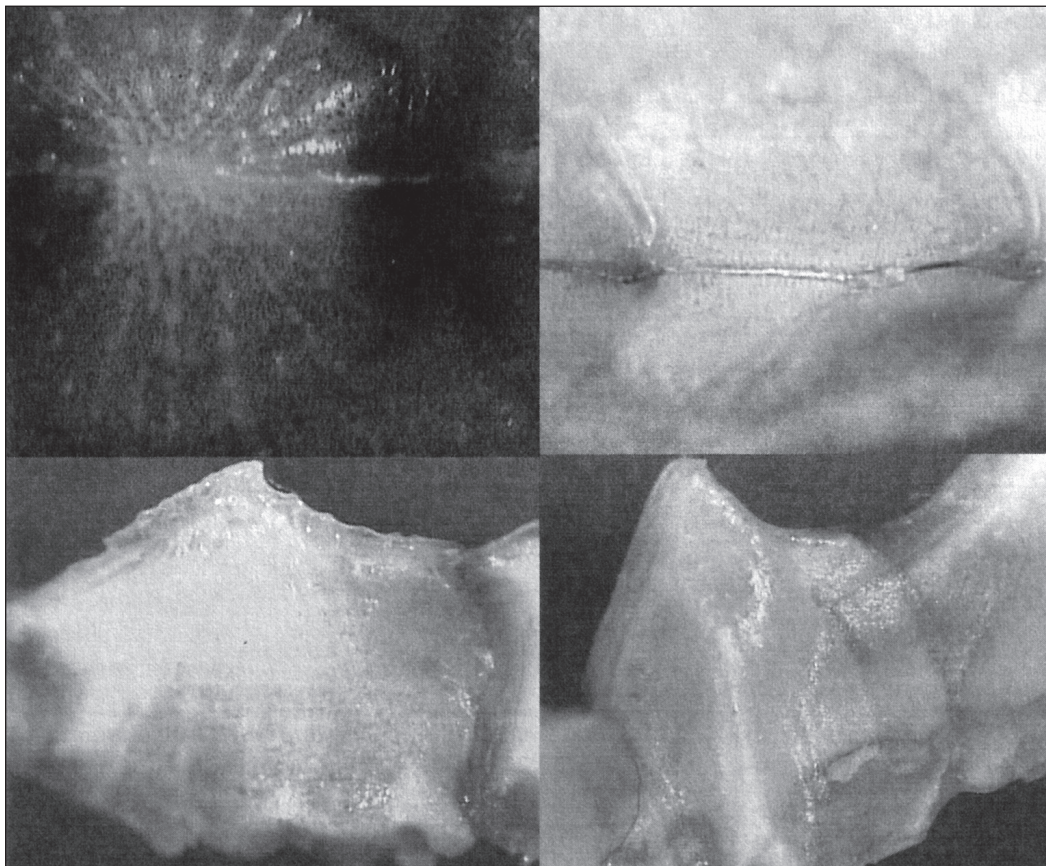


Рис. 2. Спинные жучки, покрытые шипиками (левый столбец) у молоди *A. oxyrinchus* (TL – 12.5см) и сглаженные (правый столбец) у молоди *A. sturio* (TL – 13.3см) [Wuertz et al., 2011].

значительно меньше, поверхность жучек покрыта шипиками (рис. 2). У *A. sturio* их поверхность сглажена. У *A. oxyrinchus*, в отличие от *A. sturio*, есть фонтанель между покровными костями черепа *frontale* и *parietale* (рис. 3) [Wuertz et al., 2011].

По современным генетическим, морфологическим и археозоологическим данным, оба вида симпатрически обитали во многих регионах северной Европы, включая Балтийский бассейн [Desse-Berset, 2009; Lassale et al., 2011].

По ископаемым остаткам, *A. oxyrinchus* населял побережье Франции, реки Ла-Манша и Северного моря в течение длительного времени, с конца 4-го тысячелетия до н.э. и до XVII в. н. э. Оба вида часто обитали симпатрически, размножаясь в одних и тех же реках [Desse-Berset, 2009, 2011; Desse-Berset, Williot, 2011].

Палеонтологические исследования дают основания предположить, что источником *A. oxyrinchus* в Балтийском море была запад-

ная Европа. Кроме того, поскольку период, когда этот вид населял воды Франции, был таким же или даже более длительным, чем у *A. sturio*, он может считаться таким же нативным для Франции, как и *A. sturio* [Desse-Berset, 2009].

По окончании плейстоценового оледенения 11 500 лет назад образовалось постгляциальное пресноводное озеро *Ancylus*, которое было частично расположено на месте современного Балтийского моря и примерно 10 500 лет назад соединилось с Северным морем. Вследствие этого морские животные, включая атлантического осетра, около 8900 лет назад населили вновь образованное море *Littorina*. В интервале от 8900 до 5700 лет назад климат был более тёплым, море приняло форму современного Балтийского моря. Это было оптимальное время для балтийской популяции *A. oxyrinchus*. Его численность была столь высока, что он стал объектом рыболовства [Makowiecki, 2003]. Начиная с неолита, интенсивность промысла древними



Рис. 3. Дермокраниум у молоди *A. oxyrinchus* (слева) и у молоди *A. sturio* (справа). Обозначения: *fo* – фонтанель; *fron* – лобная кость; *par* – теменная кость; *scu* – первая спинная жучка; *socc* – супраокципитале; *ros* – роstrум [Wuertz et al., 2011].

людьми возрастала по мере увеличения населения, что подтверждается археологическими находками неолитического периода у Старого Гданьска на балтийском побережье, а также у Старой Ладogi и Пскова [Лебедев, 1960; Urbanowicz, 1965; Filipiak, Chelchowski, 2000].

В средние века, несмотря на королевскую монополию на лов осетра, вылов привёл к сокращению его численности с VII по X в. на 150% около Старой Ладogi, а у Старого Гданьска с X по XIII в. уловы осетра сократились в 7 раз. В последующем эта тенденция сохранялась [Лебедев, 1960; Urbanowicz, 1965; Kolman et al., 2011].

В первое десятилетие XX в. вылов *A. oxyrinchus* в Балтике увеличился до 220 т, а в Куршском заливе до 16 т, но впоследствии быстро сокращался вследствие зарегулирования стока рек, изменения их русел и разрушения нерестилищ. Осётр дольше сохранялся в восточной части моря, где в 1930-х гг. вылов составлял около 6 т [Чаликов, 1949]. В Ладожском озере и реках, впадающих в него, в первой половине XX в. регистрировались частые поимки крупных половозрелых особей осетра и его молоди массой не более 3 кг, чаще до 0.35 кг при отсутствии особей проме-

жуточных размеров и массы [Правдин, 1948]. Это свидетельствует о том, что в Ладожском озере существовала анадромная форма осетра. Ладожская популяция сохранялась до середины 1980-х гг., последняя поимка была в 1984 г., нерестилища были найдены в р. Волхов [Кудерский, 1983; Подушка, 1999]. Самая последняя поимка осетра была зарегистрирована в эстонских водах около о. Саарема в 1996 г., когда была выловлена самка массой 135 кг и длиной 2.7 м [Paaver, 1996].

Идея восстановления осетровых в Европе возникла у представителей Франции и Германии во время Второго международного симпозиума по осетровым рыбам в Москве в 1993 г. Позднее, на Конференции по Аквакультуре в Бордо в 1994 г. было принято решение начать работы по восстановлению популяции *A. sturio* в Германии с использованием опыта его искусственного разведения во Франции. В 1996 г. 40 экз. молоди было привезено в Германию из Франции для экспериментальных работ в Институте Лейбница в Берлине. Молодь из Франции выпускали в Германии в бассейн Северного моря: в 2007 г. – 51 экз. в р. Эльбу, в 2008 и 2009 гг. – 156 особей в реки Эльбу, Осте и Стоп [Williot, Kirschbaum, 2011].

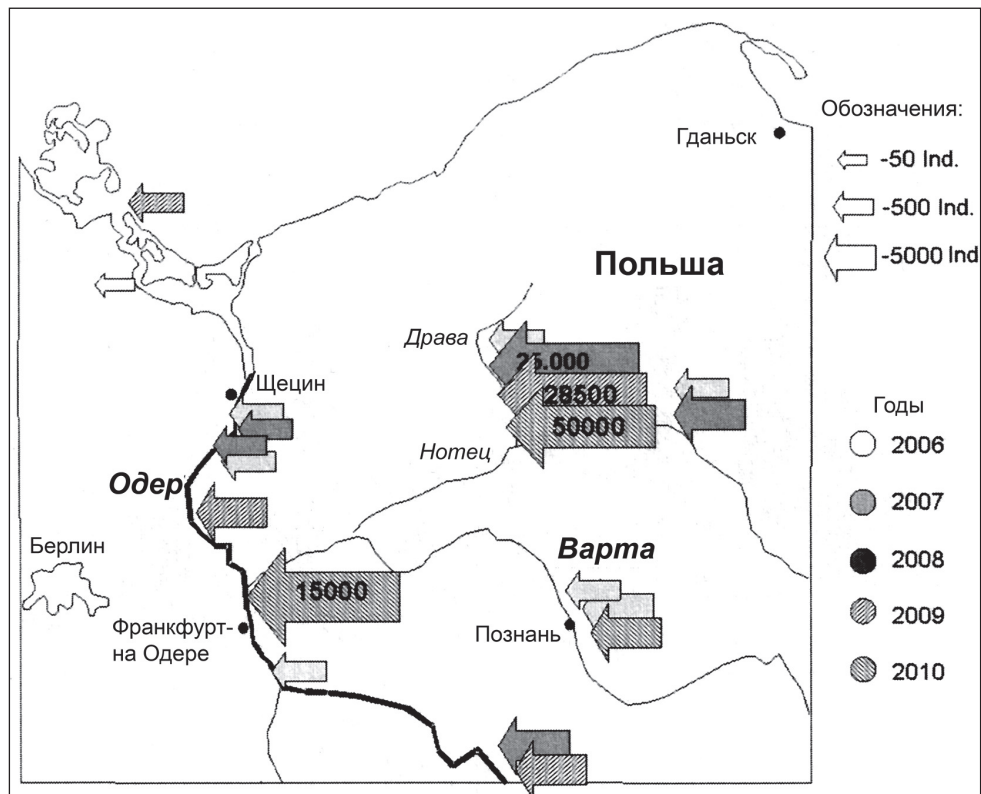


Рис. 4. Места выпуска *A. oxyrinchus* в бассейн р. Одер на территории Германии и Польши с 2006 по 2009 г. (закрашенные кружки), размер стрелок указывает количество выпущенных особей (см. легенду) [по: Gessner et al., 2011].

До 2002 г. ситуация с Балтийским осетром была далека до полного понимания. Основываясь на данных, упомянутых выше, на международном рабочем совещании [International workshop on «Species differentiation and population identification in the sturgeons *Acipenser sturio* L. and *Acipenser oxyrinchus*». Blossin, Germany, 27–28.07.2002] было предложено изменить стратегию его восстановления: проводить реинтродукцию *Acipenser oxyrinchus* в Балтийское море [Gessner et al., 2004a, 2004b, 2006, 2007, 2008a, 2008b] и реинтродукцию *Acipenser sturio* L. в притоки Северного моря, в частности Эльбу и Рейн [Kirschbaum, 2002].

Заготовки неполовозрелых и половозрелых особей *A. oxyrinchus* в Канаде в р. Сент-Джон были начаты в 2004 г., а первые перевозки производителей в Германию (Макленбург) были проведены в 2006 и 2007 гг. всего было привезено 36 экз. Первое потомство от них было получено в 2009 г. Однако выпуск молоди, перевезённой из Канады, начался ранее, в 2006–2010 гг. в разные части бассейна Одера (Германия и Польша) выпускалось от 5000 до

60 000 ежегодно, общее количество к 2010 г. было около 200 000 экз. (рис. 4).

В Польшу *A. oxyrinchus* завозили из Канады начиная с 2004 г. в виде оплодотворённой икры, личинок и мальков, полученных от производителей из р. Сент-Джон. Из этого материала были созданы маточные стада. В Польше выпуск осетра производился не только в р. Одер, но и в Вислу. С 2006 по 2015 г. в реки Польши было выпущено более 800 000 экз. осетра массой от 3 до 1800 г. [Кольман и др., 2016].

Выпуск *A. oxyrinchus* в Балтийское море Германией, Польшей и Прибалтийскими странами продолжается. Польшей и Литвой совместно проводятся регулярные выпуски в р. Неман, куда с 2011 по 2014 г. было выпущено 23 000 сеголеток и двухлеток осетра. Он успешно расселяется и ныне встречается и в российских водах Балтики [Кольман и др., 2016].

Общее количество *A. oxyrinchus*, выпущенного начиная с 2006 г., Германией, Польшей и Прибалтийскими странами к 2020 г. исчисляется 1.5 млн особей [Лукин, личное сообщение].

В Куршском заливе рыбаками выловлено 147 экз. молоди *A. oxyrinchus*. Здесь он находит хорошие условия для нагула. Из залива осётр уходит в море и был встречен у Аландских островов. Масса осетров, выловленных в море, достигает нескольких килограммов [Кольман и др., 2016].

В целом можно считать, что восстановление популяций *A. oxyrinchus* в Балтийском море вполне реально. Считается, что среди опасностей для осетра при выходе в море в районе Куршского залива важнейшей является загрязнение вод, в том числе термическое в результате работы Балтийской АЭС [Кольман и др., 2016].

В заключение надо сказать, что кроме плановых работ по вселению атлантического осетра, происходят инвазии других осетровых вследствие различных аварий на рыбоводных предприятиях. Так, например, в результате аварии 23 августа 2017 г. на рыбноводном хозяйстве в Польше на р. Грабова в Балтийское море ушло около 50 000 особей сибирского осетра (*Acipenser baerii*) и небольшое количество русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii*). И уже с конца октября уловы сибирского осетра в Куршском заливе стали массовыми [Гущин, Лысанский, 2018]. Русский осётр, случайно попавший из рыбноводных хозяйств в эстуарий р. Одер, регулярно вылавливается у берегов Северного и Балтийского морей [Gessner et al., 1999; Arndt et al., 2002] Эти примеры случайных интродукций безусловно нежелательны, однако следует иметь в виду, что предыдущий опыт преднамеренного вселения сибирского осетра в Балтийское море [Chebanov, Williot, 2018] оказался неудачным, поскольку не произошло формирования самовоспроизводящейся популяции этого вида, и он постепенно исчез из уловов [Малютин, Рубан, 2009].

Финансирование работы

Анализ данных по формированию фауны осетровых Балтийского моря и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России».

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

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.
- Гущин А.В., Лысанский И.Н. Сибирский осётр *Acipenser baerii* Brandt в Куршском заливе Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 39–42.
- Кольман Р.В., Гущин А.В., Лысанский И.Н. Возможность восстановления популяции острорылового осетра *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus* Mitchell бассейна реки Неман // Труды Третьей научно-практической конференции с международным участием «Экологическая безопасность АЭС». Калининград, 2016. С. 104–107.
- Кудерский Л.А. Осетровые рыбы в бассейнах Онежского и Ладожского озёр // Сб. научн. тр. ГосНИРОРХ. 1983. Вып. 205. С. 128–149.
- Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. С. 39–44.
- Малютин В.С., Рубан Г.И. К истории рыбноводного освоения сибирского осетра реки Лены (*Acipenser baerii* Brandt) для целей акклиматизации и товарного выращивания // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 389–395.
- Подушка С.Б. Поимка атлантического осетра *Acipenser sturio* L. в Ладожском озере. СПб.: Изд-во ИНЭНКО, 1999. С. 5–10.
- Правдин И.Ф. Осетровые рыбы в Ладожском и Онежском озёрах // Известия карело-финской научно-исследовательской базы академии наук СССР. 1948. № 4. С. 73–79.
- Чаликов Б.Г. Атлантический осётр *Acipenser sturio* L. Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 69–71.
- Arndt G-M., Gessner J., Raymarkers C. Trends in farming, trade and occurrence of native and exotic sturgeons in natural habitats in Central and Western Europe // J. Appl. Ichthyol. 2002. 18(4–6): 444–448.
- Artyukhin E.N., Vecsei P. On the status of Atlantic sturgeon: conspecificity of European *Acipenser sturio* and North American *Acipenser oxyrinchus* // J. Appl. Ichthyol. 1999. 15: 35–37.
- Birstein V.J., DeSalle R. Molecular phylogeny of Acipenseridae // Mol. Phylogenet Evol. 1998. 9: 141–155.
- Birstein V.J., Doukakis P. Molecular analysis of *Acipenser sturio*, L., 1758 and *A. oxyrinchus* Mitchell, 1815: a review // Bol. Inst. Exp. Oceanogr. 2000. 16:61–73.

- Birstein V.J., Doukakis P., DeSalle R. Molecular phylogeny of Acipenseridae: nonmonophyly of Scaphirhynchidae // *Copeia*. 2002. 2:287–301.
- Chassaing O., Desse-Berset N., Hänniet C., Hughes S., Berrebi P. Phylogeography of the European sturgeon (*Acipenser sturio*): A critically endangered species // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016. 94(Pt A). P. 346–357.
- Chebanov M., Williot P. Synthesis of Introduction Trials of Siberian Sturgeon in North European Part of Russia // *The Siberian Sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)* // Springer International Publishing AG. 2018. Vol. 2 – Farming. P. 481–500. DOI: 10.1007/978-3-319-61676-6_21
- Desse-Berset N. First archaeozoological identification of Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus* Mitchill 1815) in France // *CR Palevol*. 2009. 8:717–724. DOI 10.1016/j.crpv.2009.06.11
- Desse-Berset N. Ancient sturgeon populations in France through archaeozoological remains, from prehistoric time until the eighteen century // *Biology and conservation of the European sturgeon Acipenser sturio* L. 1758. The Reunion of the European and Atlantic sturgeons / Eds Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., Gessner J. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2011. P. 91–116. DOI 10.1007/978-3-642-20611-5.
- Desse-Berset N., Williot P. Emerging questions from the discovery of the long term presence of the *Acipenser oxyrinchus* in France // *J. Appl. Ichthyol.* 2011. 27:263–268.
- Filipiak J., Chelchowski Z. Osteological characteristic of fish remains from early medieval sedimentary layers of the part of the port in the town of Wolin // *Acta Ichth. Piscat.* 2000. 30:135–150.
- Gessner J., Debus., Filipiak J., Spratte S., Skora K.E., Arndt G-M. Development of sturgeon catches in German and adjacent waters since 1980 // *J. Appl. Ichthyol.* 1999. 15:136–141.
- Gessner J., Arndt G-M., Andres E., Kirschbaum F. Arterhaltung und Wiedereinbürgerung der Atlantischen Store (*A. oxyrinchus*) in Nord- und Ostsee. 13 Meeresumweltsymposium, Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Bundesamt für Schifffahrt und Hydrographie. 3–4. 06. 2003. Meeresschutz, 2004a. 139–151.
- Gessner J., Arndt G-M., Andres E., Kirschbaum F. Perspektive für die Wiedereinbürgerung der Atlantischen Store (*Acipenser sturio* und *A. oxyrinchus*) in Nord- und Ostsee // *Handb. Angew. Limnol.* 2004b. 19: 2, Erg. Lfg. 7/04.
- Gessner J., Arndt G-M., Tiedemann R., Bartel R., Kirschbaum F. Remediation measures for the Baltic sturgeon: status review and perspectives // *J. Appl. Ichthyol.* 2006. 22 (Suppl1): 23–31.
- Gessner J., Arndt G-M., Ludwig A., Kirschbaum F. Remediation of Atlantic sturgeon in the Baltic Sea: background, Status, and perspectives // *Am Fish. Soc. Sympos.* 2007. 56: 301–317.
- Gessner J., Arndt G-M., Andres E., Wuertz S., Bartel R., Zdanowski B. The development of a brood stock and rearing of *Acipenser oxyrinchus* between 1998 and 2007 as a prerequisite for stocking the tributaries to the Baltic Sea // *Actual Status and active protection of sturgeon populations endangered by extinction* / Eds R. Kolman, E. Kapusta. Olsztyn, Poland: Wydawnictwo Instytutu Rybactwa Srodalowego, 2008a. P. 19–30.
- Gessner J., Midgalska B., Tautenhahn M., Domagala J., Friedrich F., Bartel R. Migration analysis of juvenile sturgeons [*Acipenser oxyrinchus*] in the Odra River catchment as determined by catch data // In: *Actual Status and active protection of Sturgeon populations endangered by extinction* // Eds R. Kolman, E. Kapusta. Olsztyn, Poland: Instytutu Rybactwa Srodalowego, 2008b. P. 151–152.
- Gessner J., Arndt G-M., Friedrich F., Ludwig A., Kirschbaum F., Bartel R., Henning von Nordheim. Remediation of Atlantic sturgeon [*Acipenser oxyrinchus*] in the Oder River: first results // *Biology and conservation of the European sturgeon Acipenser sturio* L. 1758. The Reunion of the European and Atlantic sturgeons / Eds Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., Gessner J. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: P. Springer, 2011. 539–560. DOI 10.1007/978-3-642-20611-5.
- Kirschbaum F. La dimension europeene de la strategie de sauvegarde de l'esturgeon. Quel avenir pour l'esturgeon europeen? // *Actes du seminaire. Lobourne EPIDOR 4/5 octobre 2001.* 2002. 118–132.
- Kolman R., Kapusta A., Morzuch J. History of the sturgeon in the Baltic sea and Lake Ladoga // *Biology and conservation of the European sturgeon Acipenser sturio* L. 1758. The Reunion of the European and Atlantic sturgeons / Eds Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., Gessner J. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2011. P. 221–226. DOI 10.1007/978-3-642-20611-5.
- Lassale G., Begner M., Rochard E. An overview on geographical distribution from past descriptions // *Biology and conservation of the European sturgeon Acipenser sturio* L. 1758. The Reunion of the European and Atlantic sturgeons / Eds Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., Gessner J. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2011. P. 81–90. DOI 10.1007/978-3-642-20611-5.
- Ludwig A., Belfore N.M. Pitra C., Svirsky V., Jenneckerns I. Genome duplication events and functional reduction of ploidy levels in sturgeon (*Acipenser*; *Huso* and *Scaphirhynchis*) // *Genetics*. 2001. 158:1203–1215.
- Ludwig A., Debus L., Lieckfeldt D., Wirgin I., Benecke N., Jenneckens I., Williot P., Waldman J.R., Pira Ch. When the American sea sturgeon swam east // *Nature*. 2002. 419: 447–448.
- Ludwig A., Arndt U., Lippold S., Benecke N., Debus L., King T.L., Mitsumara S. Tracing the first steps of American sturgeon pioneers in Europe // *BMC Evol. Biol.* 2008. 8: 214–221. DOI: 10.1186/1471-2148-8-221.
- Ludwig A., Arndt U., Debus L., Rosello E., Morales A. Ancient mitochondrial DNA analyses of Iberian sturgeons // *J. Appl. Ichthyol.* 2009. 25: 5–9.
- Magnin E. Recherches sur la systematique et la biologie des Acipenserides: *Acipenser sturio* L. *Acipenser oxyrinchus*

- Mitchill et *Acipenser fulvescens* Raf. // Ann. Stat. Cent. Hydrobiol. Appl. 1962. 9:7–242.
- Magnin E., Beaulieu G. Etude morphometrique compare de l'*Acipenser oxyrinchus* Mitchell du Saint-Laurent et l'*Acipenser sturio* Linne de la Gironde // Le Naturaliste Canadien. 1963. 40: 5–38.
- Makowiecki D. History of the fish from the Holocene period in Polish lowlands as seen through archeological studies // Wyd. Instytut Archeologii i Etnologii PAN. Poznan [in Polish]. 2003. 11–23.
- Paaver T. A common or Atlantic sturgeon *Acipenser sturio* L. 1758, was caught in the Estonian waters of the Baltic Sea. Sturgeon Quarterly. 1996. 4: 3–7.
- Peng Z.G., Ludwig A., Wang D.Q., Diogo R., Wei Q.W., He S.P. Age and biogeography of major clades in sturgeons and paddlefishes (Pisces: 990 Acipenseriformes) // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. 42: 854–862.
- Robles F., De La Herrain R., Ludwig A., Ruiz Rejon C., Ruiz Rejon M., Garrido-Ramos M.A. Genomic organization and evolution of the 5S ribosomal DNA in the ancient fish sturgeon // Genome. 2005. 48: 18–28.
- Urbanowicz K. Catches of European sturgeon *Acipenser sturio* L. in the early medieval Gdansk in the light of archaeological findings // Przegląd Zoologiczny. 1965. 9: 372–375.
- Williot P., Kirschbaum F. The French–German cooperation: the key issue for success of the preservation and restoration of the European sturgeon *Acipenser sturio*, and its significance for other sturgeon issues // Biology and conservation of the European sturgeon *Acipenser sturio* L. 1758. The Reunion of the European and Atlantic sturgeons / Eds Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., Gessner J. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2011. P. 499–516. DOI 10.1007/978-3-642-20611-5.
- Wuertz S., Reiser S., Gessner J., Kirschbaum F. Morphological distinction between juvenile stages of the European sturgeon *Acipenser sturio* and the Atlantic sturgeon *Acipenser oxyrinchus* // Biology and conservation of the European sturgeon *Acipenser sturio* L. 1758. The Reunion of the European and Atlantic sturgeons / Eds Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., Gessner J. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2011. P. 53–64. DOI 10.1007/978-3-642-20611-5.

HISTORY OF BALTIC SEA STURGEON FAUNA FORMATION (review)

© 2020 Ruban G.I.

A.N.Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow 119071, Russia;
e-mail: georgii-ruban@mail.ru

The review considers various aspects connected with renewal of sturgeons in the Baltic Sea including the research history of Baltic sturgeon taxonomic status, diagnostic traits of *Acipenser sturio* and *A. oxyrinchus*, historical changes in species composition of the Baltic Sea sturgeons, history of *A. oxyrinchus* reintroduction to the Baltic Sea basin from Canadian rivers. The examples of intentional and accidental introduction of alien sturgeon species into the Baltic Sea are given.

Keywords: Baltic Sea, sturgeon, *Acipenser sturio*, *A. oxyrinchus*, diagnostic traits, reintroduction.

ПЕРВАЯ НАХОДКА РАДИОЛЯРИИ *ARACHNOCORYS CIRCUMTEXTA* НАЕСКЕЛ, 1860 И ДОННЫЕ МИКРОВОДОРОСЛИ В ЭПИФИТОНЕ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *CYSTOSEIRA BARBATA* (STACKHOUSE) С.А. AGARDH (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

©2020 Рябушко Л.И.

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь 299011, Россия;
e-mail: larisa.ryabushko@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.05.2020. После доработки 31.07.2020. Принята к публикации 20.08.2020

Впервые в Чёрном море обнаружен планктонный вид радиолярии *Arachnocorys circumtexta* Haeckel, 1860 (Radiolaria, класс Nassellaria, семейство Lophophaenidae Haeckel, emend. Petrushevskaya, 1971) в эпифитоне бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Stackhouse) С.А. Agardh в августе 2002 г. в Мартыновой бухте (г. Севастополь, Крым) на глубине 2.5 м при температуре воды 24.4 °С и солёности 18‰. Размеры черноморских экземпляров радиолярии соответствуют литературным данным. Кроме радиолярии, в эпифитоне *C. barbata* найдены микроводоросли, из них 14 видов Bacillariophyta и один вид Dinophyta из рода *Prorocentrum* Ehrenb. Преобладают морские виды (67%), 53% всех встреченных видов являются β-мезосапробионтами – индикаторами умеренного органического загрязнения вод. 33% космополитов встречаются во всех географических зонах от арктических до антарктических вод. Целью сообщения является представление новых сведений о редком виде современной радиолярии и о видах донных микроводорослей в эпифитоне цистозеры бородатой из Чёрного моря.

Ключевые слова: радиолярия *Arachnocorys circumtexta*, бурая водоросль *Cystoseira barbata*, Чёрное море.

Введение

Радиолярий (Radiolaria) относят к группе простейших одноклеточных животных класса саркодовых (свыше 7 тыс. видов), чаще это одиночные, хотя встречаются и колониальные формы. Обитают в морях и океанах на небольших глубинах, однако встречаются и на значительной глубине до 8000 м. Одиночные виды достигают размеров от 10–40 до 3000 мкм [Шевяков, 1890–1907]. Ископаемые виды являются пороодообразующими (радиоляриевые илы, кремнистые породы). Их широко используют для создания научно обоснованных межрегиональных стратиграфических схем миоцена в практической деятельности геолого-съёмочных работ. Встречаются в отложениях всего фанерозоя, начиная с кембрия. Отложения с радиоляриями охватывают значительную площадь от Альминской впадины на западе до Керченского полуострова на востоке. Их находки об-

наружены в среднемиоценовых отложениях равнинного Крыма [Барг, Носовский, 1993].

Размножаются радиолярии половым и агамным путём. Живое вещество этих организмов содержит большое количество включений, главные из которых слизистые и жировые, которые делают их организм легче воды и позволяют свободно парить в толще воды морей и океанов. Поэтому они ведут в основном планктонный образ жизни, хотя встречаются и в донных осадках. Известно, что они являются исключительно морскими животными, широко распространёнными преимущественно в тёплых морях. Однако для внутренних морей (Каспийского, Азовского и Чёрного) сведения о них отсутствуют. Вероятно, это связано с солёностью морей, так как радиолярии чутко реагируют и отрицательно относятся к опреснению. В зависимости от вида они встречаются в дальневосточных морях. В водах Северного Ледовитого океана,

включая центральный Арктический бассейн и его краевые моря, указано 62 вида радиолярий, в донных осадках отмечено 30, в планктоне 32. В Арктическом бассейне указано 56 видов, из которых 23 вида *Nassellaria*, из них 19 видов отмечено в планктоне и 18 – в донных осадках [Засько, Кособокова, 2014].

В книге Э. Геккеля «Красота форм в природе» живописно представлены многие виды животных и растений, в том числе радиолярии, диатомовые и динофитовые водоросли в качестве организмов, имеющих причудливую и разнообразную форму, играющих важную экологическую роль в жизни моря [Haeckel, 1860]. У автора указан вид радиолярии *Arachnocorys circumtexta* Haeckel, который найден в планктоне Средиземного моря. Поиск информации об этом экзотичном виде не дал результатов, поскольку литературных сведений о современных радиоляриях в Чёрном море не существует, как и нет специалистов, изучающих их.

Целью сообщения является представление новых сведений о редком виде современной радиолярии и о видах донных микроводорослей в эпифитоне цистозеры бородатой из Чёрного моря.

Материалы и методика

Материалом для изучения послужил образец эпифитона бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Stackhouse) S.A. Agardh, обнаруженный в Мартыновой бухте (44°36'37"N, 33°30'0"E) (г. Севастополь, Крым) 18 августа 2002 г. на глубине 2.5 м при температуре воды 24.4 °C и солёности 18‰. Пробы изучали в световом микроскопе «БИОЛАМ Л-212» при увеличении 10×40×2.5 [Рябушко, 2013]. В них обнаружена живая радиолярия в 2-х экземплярах. К сожалению, сфотографировать радиолярию не удалось по техническим причинам. Дальнейшие попытки найти новые экземпляры не увенчались успехом. Сопутствующие в пробах виды диатомовых водорослей и динофлагеллята идентифицированы по следующим источникам [Прошкина-Лавренко, 1963; Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016]. Экологические и фитогеографические характеристики даны по [Рябушко, 2013; Рябушко,

Бегун, 2015, 2016; Рябушко и др., 2019; Guiry, Guiry, 2018; Ryabushko et al., 2019].

Результаты и обсуждение

Ранее при исследовании микрофитобентоса Чёрного моря у берегов Крыма в пробах периодически встречались отдельные спикулы (иглы) радиолярий, которые трудно было идентифицировать, поскольку не удавалось встретить целый живой организм. Вероятно, иглы ископаемых радиолярий вымывались из осадков донных отложений. Однако в августе в Мартыновой бухте на талломах *C. barbata* впервые обнаружены живые экземпляры современного вида радиолярии *Arachnocorys circumtexta* Haeckel, 1860 (класс *Nassellaria*, семейство *Lophophaenidae* Haeckel, emend. Petrushevskaya, 1971). Детальное описание и рисунок Э. Геккеля соответствуют полностью черноморским образцам (всего 2 экз.) современной радиолярии *A. circumtexta*, обнаруженной в эпифитоне цистозеры. Вид имел капсулу шарообразной формы, напоминающей шлем с радиально расходящимися длинными спикулами (иглами), подобно морскому ежу *Strongylocentrotus nudus*, но в отличие от него, представлен микроскопическими размерами. Капсулу пронизывают отверстия – поры, сквозь них проходят нити цитоплазмы, связывающие наружный и внутренний слой. Это своего рода скелет, образованный прочной органической мембраной, охватывающей ядро и часть цитоплазмы. Насчитывалось до 20 радиально расположенных разноразмерных спикул, длина которых составляла 609, 408.9 и 174 мкм, ширина в верхней части конца игл достигала 11.2 мкм, ширина в нижней части конца – 8.4 мкм. Диаметр ярко окрашенной капсулы, красной изнутри и с жёлтой оторочкой, равен 43.5 мкм.

Описание вида *Ar. circumtexta* во многом является близким вообще радиоляриям. Их тело снабжено каркасом, утяжеляющим клетку. Минеральный опаловый скелет находится внутри цитоплазмы и состоит из отдельных игл или имеет сложную, чаще симметричную, конструкцию. Из их тела тончайшими лучами расходятся псевдоподии (ложноножки), служащие средством для добычи пищи

[Haeckel, 1860]. Все основные органеллы располагаются в цитоплазме, которая состоит из органического вещества, разделяется на экто- и эндоплазму, заключенные в центральную капсулу, имеющуюся у всех радиолярий. Скелеты радиолярий легки, прочны и надёжны. У большинства видов они образованы оксидом кремния, реже – солями стронция.

Этот «чужеродный объект», обнаруженный в Чёрном море, по классификации авторов [Звягинцев и др., 2011, с. 45, 46] можно отнести к виду неизвестного происхождения (Cryptogenic). Это вид, который не может быть окончательно классифицирован как абориген или неместный из-за неопределённости вектора расселения, или из-за невозможности идентификации близких видов. Статус вида, впервые обнаруженного на определённой акватории, как чужеродно-

го, может стать объектом разногласий даже между специалистами.

Вместе с радиолярией в эпифитоне цистозирры найдено 14 видов Bacillariophyta и токсичный вид Dinophyta – *Prorocentrum lima* (таблица). Здесь отмечены бентосные, планктонные и бентопланктонные виды микроводорослей, что свидетельствует о связи между собой водных масс разной природы (толща воды и придонные воды). Указанные микроводоросли часто встречаются в разных экотопях Чёрного моря [Рябушко, 2013].

Диатомовые водоросли являются индикаторами солёности, сапробности водоёмов, а фитогеографическая характеристика помогает выявить географический ареал видов в морях Мирового океана [Прошкина-Лавренко, 1953, 1963; Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016]. Практически все встреченные виды

Таблица. Видовой состав радиолярии и микроводорослей эпифитона бурой водоросли *Cystoseira crinita* (Stackhouse) C.A. Agardh, их экологическая и фитогеографическая характеристики (Мартынова бухта, Чёрное море)

Таксон	Характеристики		
	Э	S	ФГ
Radiolaria			
<i>Arachnocorys circumtexta</i> Haeckel, 1860*	М	–	Б
Bacillariophyta			
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendeby, 1937*	М	–	БТ нот
<i>Coscinodiscus jonesianus</i> (Greville) Ostenfeld, 1915*	М	–	Б
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimer et Lewin, 1964**	СМ	β	К
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i> (Nikolaev) Makarova, 1968**	СМ	–	Б
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proshkina-Lavrenko, 1963	М	о	Б
<i>Licmophora abbreviata</i> C.A. Agardh, 1931	М	β	К
<i>L. flabellata</i> C.A. Agardh, 1930	М	β	БТ нот
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grunow, 1882	СМ	–	АБ
<i>Navicula directa</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritchard, 1861	М	β	К
<i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E.J. Cox, 1988	М	β	АБТ
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852**	СМ	β	К
<i>Psammodictyon panduriforme</i> (Gregory) D.G. Mann, 1990	М	–	БТ нот
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing, 1844**	ПС	–	АБТ
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) P.T. Cleve, 1894	М	β	АБТ нот
Dinophyta			
<i>Prorocentrum lima</i> (Ehrenberg) Dodge, 1975	М	β	К
Всего: 16 видов			

Примечание: * – планктонные и ** – бентопланктонные виды; Э – отношение вида к галобности (солёности) воды в море: М – морской, СМ – солоноватоводно-морской; ПС – пресноводно-солоноватоводный; S* – отношение видов к сапробности воды дано по работам [Рябушко и др., 2019; Ryabushko et al., 2019]; β – бетамезосапробионт, о – олигосапробионт; ФГ – фитогеографические элементы флоры: Б – бореальный, БТ – бореально-тропический, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит, нот – нотальный.

являются β -мезосапробионтами – индикаторами умеренного органического загрязнения вод, что характерно для побережья Чёрного, Азовского и Японского морей, имеющих разную солёность [Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015; Рябушко и др., 2019]. Кроме того, они встречаются во всех географических зонах от арктических до антарктических, включая 4 вида диатомовых и динофлагелляту, имеющие космополитное распространение (таблица).

Отметим, что микроводоросли служат первопищей для многих беспозвоночных, млекопитающих и рыб [Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015], в том числе, вероятно, и для радиолярий. Питание у них гетеротрофное, а у многих радиолярий в цитоплазме имеются в значительных количествах зелёные (зоохлореллы) и жёлтые (зооксантеллы) включения [Шевяков, 1890–1907]. Так, в своём обзоре авторы приводят информацию о том, что в Гренландском море пик общей численности радиолярии совпадал с пиком численности нанопланктона и диатомей [Засько, Кособокова, 2014].

В поисках пищи эти животные могут оседать из планктона на дно, в частности, на талломы макрофитов, обросших микроводорослями. Считается, что симбиоз радиолярий с одноклеточными водорослями, например, динофитовыми и диатомовыми взаимно полезен. Водоросли получают в теле радиолярий защиту, питательные вещества и углекислоту, образующуюся при дыхании животных, необходимую для фотосинтеза растений. В результате фотосинтеза водоросли выделяют свободный кислород, используемый радиоляриями для своего дыхания.

Выводы

1. Обнаружение планктонного вида радиолярии *Arachnocorys circumtexta* вместе с диатомовыми и динофлагеллятой в эпифитоне бурой водоросли цистозире *C. barbata* в крымских водах Чёрного моря является необычным и редким явлением.

2. Первая и редкая находка вида свидетельствует о слабой его изученности и необходимости дальнейшего исследования совре-

менных радиолярий в разных морях, включая Чёрное море. Новая информация расширяет границы и восполняет наши знания об этих удивительных организмах, представляющих научный интерес.

3. Кроме радиолярии в эпифитоне цистозире найдено 15 видов бентосных планктонных и бентопланктонных диатомовых водорослей, а также бентосный, вид токсичной динофлагелляты *Prorocentrum lima*, которыми может питаться данный организм.

4. Из микроводорослей преобладают морские виды (67%) и 53% встреченных видов являются β -мезосапробионтами – индикаторами умеренного органического загрязнения вод. 33% космополитов обнаружено во всех географических зонах от арктических до антарктических вод.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ № ААА-А-А18-118021350003-6.

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

- Барг И.М., Носовский М.Ф. Арабатская свита Керченского полуострова // Доклады АН Украины. 1993. № 2. С. 129–131.
- Засько Д.Н., Кособокова К.Н. Радиолярии в планктоне Арктического бассейна: видовой состав и распределение // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 9. С. 1–13.
- Звягинцев А.Ю., Радашевский В.И., Ивин В.В., Кашин И.А., Городков А.Н. Чужеродные виды в дальневосточных морях России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 44–73.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли – показатели солёности воды // Диатомовый сборник ЛГУ. Л., 1953. С. 186–205.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. М.; Л.: Наука, 1963. 243 с.

- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря / Ред. А.В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 416 с.
- Рябушко Л.И., Бегун А.А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря: В 2 т. Симферополь; Севастополь: Н. Орианда, 2015. Т. 1. 288 с.
- Рябушко Л.И., Бегун А.А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (Синописис и Атлас): В 2 т. Севастополь: ПК «КИА», 2016. Т. 2. 324 с.:100 ил.
- Рябушко Л.И., Бондаренко А.В., Барина С.С. Индикаторные микроводоросли бентоса в оценке степени органического загрязнения вод на примере крымского побережья Азовского моря // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4. № 3. С. 69–80. DOI: 10.21072/mbj.2019.04.3.07.
- Шевяков В.Т. Радиоларии // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона: В 86 т. (82 т. и 4 доп.). СПб., 1890–1907.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2018 (Электронный ресурс) // (<http://www.algaebase.org>). Проверено 22.07.2020 г.
- Haeckel E. Fernere Abbildungen und Diagnosen neuer Gattungen und Arten von lebenden Radiolarien des Mittelmeeres (Supplementary illustrations and diagnosis of new genera and species of living radiolarian of the Mediterranean Sea). Königliche Preussische Akademie der Wissenschaften zu Berlin: Monatsberichte, Jahre, 1860. P. 835–845.
- Ryabushko L.I., Lishaev D.N., Kovrigina N.P. Species Diversity of Epilithon Diatoms and the Quality of the Waters of the Donuzlav Gulf Ecosystem (Crimea, the Black Sea) // Diversity. 2019. Vol. 11, iss. 7. P. 1–112. DOI: 10.3390/d11070114.

THE FIRST FINDING OF RADIOLARIA *ARACHNOCORYS CIRCUMTEXTA* HAECKEL, 1860 AND THE BOTTOM MICROALGAE IN BROWN ALGA *CYSTOSEIRA BARBATA* (STACKHOUSE) C. A. AGARDH EPIPHYTON (CRIMEA, BLACK SEA)

©2020 Ryabushko L.I.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol 299011, Russia;
e-mail: larisa.ryabushko@yandex.ru

The planktonic species of radiolarian *Arachnocorys circumtexta* Haeckel, 1860 (Radiolaria, class Nassellaria, family Lophophaenidae Haeckel, emend. Petrushevskaya, 1971) in the brown alga *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. A. Agardh epiphyton was found at a depth of 2.5 m at a water temperature of 24.4 °C and a salinity of 18‰ in Martynov Bay (Sevastopol, Crimea) of the Black Sea in August 2002 for the first time. Before, this species was indicated by E. Haeckel in the Mediterranean Sea plankton. For the Black Sea this species is probably invasive. The size of the Black Sea radiolarian specimens corresponds to the literary data. In addition to radiolaria and microalgae have been found on *C. barbata* including 14 species of Bacillariophyta and one species of Dinophyta from the genus *Prorocentrum* Ehrenb.

Marine species predominate (67%) and 53% of all species encountered are β -mesosaprobionts – the indicators of moderate organic water pollution. Thirty three percent of cosmopolites are found in all geographical zones from the Arctic to the Antarctic waters.

The aim of this report is presentation of new data about a rare modern Radiolaria and the species of benthic microalgae in *Cystoseira barbata* epiphyton from the Black Sea.

Keywords: radiolaria *Arachnocorys circumtexta*, brown alga of *Cystoseira barbata*, Black Sea.