

ISSN 1996–1499

**2020 №4**



РОССИЙСКИЙ  
ЖУРНАЛ  
БИОЛОГИЧЕСКИХ  
ИНВАЗИЙ

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



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

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

## Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

### Редакционная коллегия

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

### Тематика журнала

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

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

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

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

*Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.*

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

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

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

E-mail: [invasjour@sevin.ru](mailto:invasjour@sevin.ru)

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

## Содержание

<i>Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г.</i> ВОЗДЕЙСТВИЕ <i>SOLIDAGO CANADENSIS</i> L. НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗНОМ ПРОСТРАНСТВЕННОМ МАСШТАБЕ	2
<i>Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Подзорова Д.В.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЛИХЕТ-ВСЕЛЕНЦЕВ В БИОТОПАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ	15
<i>Виноградова Ю.К., Григорьева О.В., Вергун Е.Н.</i> СТРОЕНИЕ УСТЫИЧНОГО АППАРАТА ВИДОВ РОДА <i>SYMPHYOTRICHUM</i> NEES КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ ИНВАЗИВНОСТИ	34
<i>Ворошилова И.С., Пряничникова Е.Г., Прокин А.А., Сабитова Р.З., Карабанов Д.П., Павлов Д.Д., Курина Е.М.</i> МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРВОЙ ИНВАЗИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВОСТОЧНОЙ КОРБИКУЛЫ <i>CORBICULA FLUMINEA</i> (O. F. MÜLLER, 1774), НАТУРАЛИЗОВАВШЕЙСЯ В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ	45
<i>Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МОКРИЦ (CRUSTACEA, ISOPODA, ONISCIDEA) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ	55
<i>Емец В.М.</i> НАХОДКА ПУСТЫННОГО ЩИТНИКА <i>BRACHYNEMA</i> GERMARI (НЕТЕРОПТЕРА: RENTATOMIDAE) В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ РОССИЯ)	62
<i>Ермолаев И.В., Домрачев Т.Б.</i> ВЛИЯНИЕ КОЛИЧЕСТВА ГЕНЕРАЦИЙ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ <i>PHYLLOMORPHYCTER</i> ISSIKII (KUMATA, 1963) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В УДМУРТИИ	66
<i>Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Паиков А.Н., Решетников А.Н., Махров А.А.</i> «ПУТЕШЕСТВИЕ НА ЗАПАД»: В ИНВАЗИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА <i>PSEUDORASBORA PARVA</i> (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) УЧАСТВУЮТ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ТРЁХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ	81
<i>Минеева О.В., Семёнов Д.Ю.</i> ПАРАЗИТОФАУНА БЫЧКА-КРУГЛЯКА <i>NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS</i> (PERCIFORMES, GOBIIDAE) КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (СРЕДНЯЯ ВОЛГА)	96
<i>Могилевич Т.А.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧУЖЕРОДНОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В АЗЕРБАЙДЖАНЕ	109
<i>Нарчук Э.П., Хачиков Э., Поушкова С.В.</i> ДВА ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДА МУХ-ЛЬВИНОК (DIPTERA: STRATIOMYIDAE) НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ РОССИИ	114
<i>Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А.</i> АСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ТИСО- САМШИТОВОЙ РОЩИ КАВКАЗСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА ПОСЛЕ ГИБЕЛИ <i>BUXUS COLCHICA</i> ROJARK	124
<i>Холенко М.С., Семенецкиных Ю.А.</i> РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА <i>FRAXINUS PENNSYLVANICA</i> MARSH. В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ГОРОДА БРЯНСК	141

## ВОЗДЕЙСТВИЕ *SOLIDAGO CANADENSIS* L. НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗНОМ ПРОСТРАНСТВЕННОМ МАСШТАБЕ

© Акатов В.В.<sup>а,\*</sup>, Акатова Т.В.<sup>б</sup>, Чефранов С.Г.<sup>а</sup>

<sup>а</sup> Майкопский государственный технологический университет, Майкоп 385000, Россия;

<sup>б</sup> Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп 385000, Россия;

e-mail: \*akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2020. После доработки 30.10.2020. Принята к публикации 11.11.2020.

Известно, что чужеродные доминанты могут существенно ограничивать видовое богатство растительных сообществ на микроучастках. Но способны ли они влиять на видовое богатство крупных участков растительного покрова, остаётся неясным. Мы рассмотрели этот вопрос на примере 6 участков растительных сообществ с доминированием *Solidago canadensis*, расположенных на местообитаниях разных типов (долина реки Белая, Западный Кавказ, 190–210 м над ур. моря). В пределах каждого из них с 25 площадок 0.25 м<sup>2</sup> были отобраны пробы биомассы, которые затем были разобраны по видам и взвешены. Результаты анализа полученных данных показали: 1) *S. canadensis* существенно снижает число сопутствующих видов на микроучастках растительных сообществ, однако процесс вытеснения этих видов имеет преимущественно неизбирательный (случайный) характер; 2) разные по размеру участки сообществ с высокой и низкой степенью доминирования *S. canadensis*, содержащие сходный суммарный запас биомассы сопутствующих видов, включают в среднем близкое число таких видов; 3) видовое сходство растительных сообществ, расположенных на местообитаниях разных типов, не зависит от степени доминирования в них *S. canadensis*. Сделан вывод, что размер видовых пулов ценозов с высокой и низкой степенью доминирования *S. canadensis* является примерно одинаковым. Соответственно, рост участия этого вида в сообществах может непосредственно угрожать другим видам только, если площадь этих сообществ относительно невелика.

**Ключевые слова:** травяные сообщества, чужеродные доминанты, биомасса, видовое богатство, видовое сходство, видовой пул.

### Введение

Поскольку доля чужеродных видов растений в региональных флорах непрерывно увеличивается, растёт вероятность того, что всё большее их число будет доминировать в местных ценозах [Rejmánek et al., 2013]. Причём многие из них, благодаря некоторым особенностям их биологии (высокой скорости размножения, эдификаторным способностям, устойчивости к изменению абиотических условий среды или фитофагам), смогут достигать большего участия в сообществах, чем аборигенные доминанты [Meiners et al., 2001; Callaway, Ridenour, 2004; Rejmánek et al., 2013; Seabloom et al., 2015; Liu et al., 2017; Rejmánek, Simberloff, 2017]. Но, как следует из энергетической (species–energy) гипотезы [Wright, 1983; Srivastava, Lawton, 1998], чем выше участие доминирующих видов в форми-

ровании фитоценозов, тем меньше пространства и ресурсов остаётся другим (сопутствующим) видам, тем меньшее число их особей оказывается на участках, тем ниже вероятность, что они будут относиться ко многим видам. Известно, что такой механизм в сочетании со средообразующей деятельностью доминантов, способен значительно ограничивать число видов на небольших участках растительных сообществ [Hillebrand et al., 2008; Somodi et al., 2008; Hejda et al., 2009; Csergő et al., 2013; Bartha et al., 2014; Акатов и др., 2018а, 2018б]. При этом характер такого воздействия на видовое богатство крупных участков растительного покрова остаётся неясным и является предметом острых споров [Houlahan, Findlay, 2004; Powell et al., 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Chase et al., 2015; Rejmánek, Stohlgren, 2015].

Сделано предположение, что региональные последствия локального воздействия доминантов на фитоценозы могут зависеть от того, насколько сопутствующие виды растений отличаются друг от друга по устойчивости к этому фактору [Powell et al., 2011, 2013; Акатов и др., 2017]. Если устойчивость к нему у видов не одинакова, то рост степени доминирования на микроучастках ценозов должен сопровождаться исключением из них, главным образом, одних и тех же (менее устойчивых) видов растений (избирательное или упорядоченное вымирание [Solan et al. 2004; Gross, Cardinale, 2005]), что приведёт к их исчезновению на крупных участках. Причём, по мнению Пауэлл с соавторами [Powell et al., 2011], данный эффект может быть усилен, если более устойчивыми в этом отношении окажутся обычные виды растений, или ослаблен, если редкие. Если же дифференцированность сопутствующих видов по устойчивости к доминанту выражена слабо, то его воздействие приведёт к исключению из разных микроучастков главным образом разных видов (неизбирательное или случайное вымирание [Solan et al., 2004; Gross, Cardinale, 2005]). Следствием такого процесса станет снижение встречаемости многих сопутствующих видов, но каждый из них потенциально сможет быть обнаружен на микроучастках ценоза с любым участием доминанта, а, соответственно, микроучастки с низкой и высокой степенью доминирования будут иметь примерно равные по размеру видовые пулы. В этом случае, как следует из энергетической гипотезы [Wright, 1983, Srivastava, Lawton 1998], участки сообществ с разной степенью доминирования, но, благодаря разной площади, с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов должны включать примерно равное число таких видов. Это означает, что рост участия доминантов в таких сообществах может угрожать другим видам только в случае, если их площадь относительно невелика.

Чужеродный вид *Solidago canadensis* L. (родина Северная Америка) считается одним из наиболее агрессивных видов растений России. Как в естественном, так и во вторичном ареале, он произрастает на местообита-

ниях разных типов (на заброшенных полях, по обочинам дорог, на лесных опушках, в нарушенных лесах, по берегам рек) и на всех из них способен достигать высокой плотности особей, что позволяет ему абсолютно доминировать в ценозах. Предполагают также, что золотарник канадский выделяет дитерпеноиды, которые ингибируют рост семян других видов и таким образом вытесняют их [Weber, 2000; Виноградова и др., 2009; Морозова, Виноградова, 2018].

Целью данной работы является оценка характера воздействия *Solidago canadensis* на видовое богатство растительных сообществ в разном пространственном масштабе: 1) на микроучастках, где происходит непосредственное взаимодействие между растениями (точечный уровень), 2) на более крупных участках ценозов с доминированием этого вида (ценотический уровень), 3) на нескольких участках сообществ с доминированием *S. canadensis*, сформированных на местообитаниях разных типов (инфраценотический уровень). При этом мы хотели ответить на следующие вопросы:

1. Насколько тесной является связь между степенью доминирования *S. canadensis* и видовым богатством на микроучастках растительных сообществ, сформированных на местообитаниях разных типов?

2. Случайное или упорядоченное исчезновение видов наблюдается на таких участках в результате роста участия доминирующего вида? Если результатом воздействия золотарника является случайное исчезновение видов, то каково соотношение площади участков сообществ с разной степенью его доминирования, включающих примерно равное число видов?

3. Если рост участия *S. canadensis* ведёт к полному вытеснению некоторых видов, либо снижению их встречаемости, то каким образом это может повлиять на степень сходства (или различия) видового состава растительных сообществ, расположенных на местообитаниях разных типов?

Воздействие доминирующих видов на видовое богатство сообществ в разном пространственном масштабе чаще оценивают, сопоставляя степень доминирования с видо-

вым богатством сообществ на участках разной площади [Gaertner et al., 2009; Hejda et al., 2009; Powell et al., 2011], либо путём построения кривых регрессии «площадь – число видов» для относительно крупных по размеру участков растительности с доминированием одного или нескольких видов [Richardson et al., 1989; Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Rejmánek, Stohlgren, 2015]. Однако, как показывает опыт, нередко трудно обнаружить на местности такие крупные участки сообществ [Rejmánek, Rosèn, 1992]. Кроме того, в пределах относительно крупных участков сообществ с высокой (в среднем) степенью доминирования определённых видов всегда можно найти микроучастки, где участие этих видов относительно невелико («окна») [Hejda, Rušek, 2006], что может существенно повлиять на результаты исследований. Поэтому для решения поставленной задачи мы использовали данные по сериям микроплощадок, заложенных в пределах относительно небольших участков фитоценозов с доминированием *S. canadensis*.

### Материал и методика

#### *Методы сбора фактического материала*

Район исследований – Западный Кавказ, Республика Адыгея, терраса р. Белая, высота 190–210 м над ур. моря. Объектом изучения явились 6 участков растительных сообществ с хорошо выраженным доминированием *Solidago canadensis*, расположенных в местобитаниях разных типов: 1) на месте заброшенных распаханых участков (участки 1 и 2); 2) вдоль грунтовых дорог в пойменном лесу (участки 3 и 4), 3) вдоль опушек пойменного леса (участки 5 и 6). Координаты первого участка – 44°37'21" с. ш., 39°59'35" в. д., второго – 44°37'19" с. ш., 39°59'53" в. д., остальных – 44°36'12" с. ш., 40°02'35" в. д.

В пределах выбранных участков сообществ было заложено по 25 площадок размером 0.5 × 0.5 м. Часть из них была заложена регулярным способом в виде одной – двух трансект, включающих по 10 площадок; другие – сериями по 5–15 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ

с высоким и низким проективным покрытием *S. canadensis*, которое оценивали визуально. При этом на всех площадках золотарник выступал в качестве доминанта или, по крайней мере, содоминанта. Это свидетельствовало о том, что на всех из них условия произрастания благоприятны для данного вида, и они могут быть полностью им колонизированы в будущем (аргумент из работы [Hejda, Rušek, 2006]). С каждой площадки были отобраны пробы биомассы. Для каждой из них была определена степень доминирования *S. canadensis* (относительная биомасса особей этого вида –  $D$ ), сырая биомасса сопутствующих видов ( $W_j$ ) и их видовое богатство ( $S$ ).

#### *Методы анализа фактического материала*

Характер связи между степенью доминирования ( $D$ ) и видовым богатством ( $S$ ) на микроучастках ценозов (точечный уровень) определяли путём построения линейных и полиномиальных (2-й степени) моделей регрессии. Предполагалось, что статистическая значимость только линейных коэффициентов регрессии свидетельствует о линейном характере связи, линейных и квадратичных или только квадратичных – о криволинейном (использовался  $t$ -критерий Стьюдента). Тесноту этой связи определяли путём оценки нескорректированного коэффициента детерминации (использовался  $F$ -критерий Фишера).

Если рост участия доминанта, вследствие неизбежного вытеснения им других видов, не оказывает существенного влияния на видовое богатство сообщества в целом, то, в соответствии с энергетической гипотезой, участки сообществ с низкой и высокой степенью доминирования, но, благодаря разной площади, с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов должны включать примерно равное число таких видов. С целью проверки этого предположения, мы: 1) для каждого из шести участков сформировали группы из одной, двух, трёх, четырёх и пяти проб с наименьшим участием *S. canadensis* и для каждой из них определили суммарную биомассу сопутствующих видов; 2) сформировали группы проб с наиболее высоким участием этого вида, в которых

суммарная биомасса сопутствующих видов примерно соответствовала значениям этой характеристики в группах проб с низким его участием; 3) сопоставили общее число видов в группах проб с высоким и низким участием *S. canadensis*, но имеющих примерно равную суммарную биомассу сопутствующих видов.

С целью оценки влияния *S. canadensis* на степень дифференцированности видового состава сообществ, расположенных на местообитаниях разных типов, мы рассчитали видовое сходство между всеми шестью участками, отдельно для вариантов с низким и высоким участием этого вида. Для этого использовали коэффициент Сьеренсена ( $K_s = 2C/(A+B)$ ), где  $A$  и  $B$  – число видов в десяти пробах с наиболее низким (или наиболее высоким) участием этого вида, отобранных на сравниваемых участках;  $C$  – общее число видов в группах проб сравниваемых участков). Значимость различия между ними (средними значениями сходства) оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

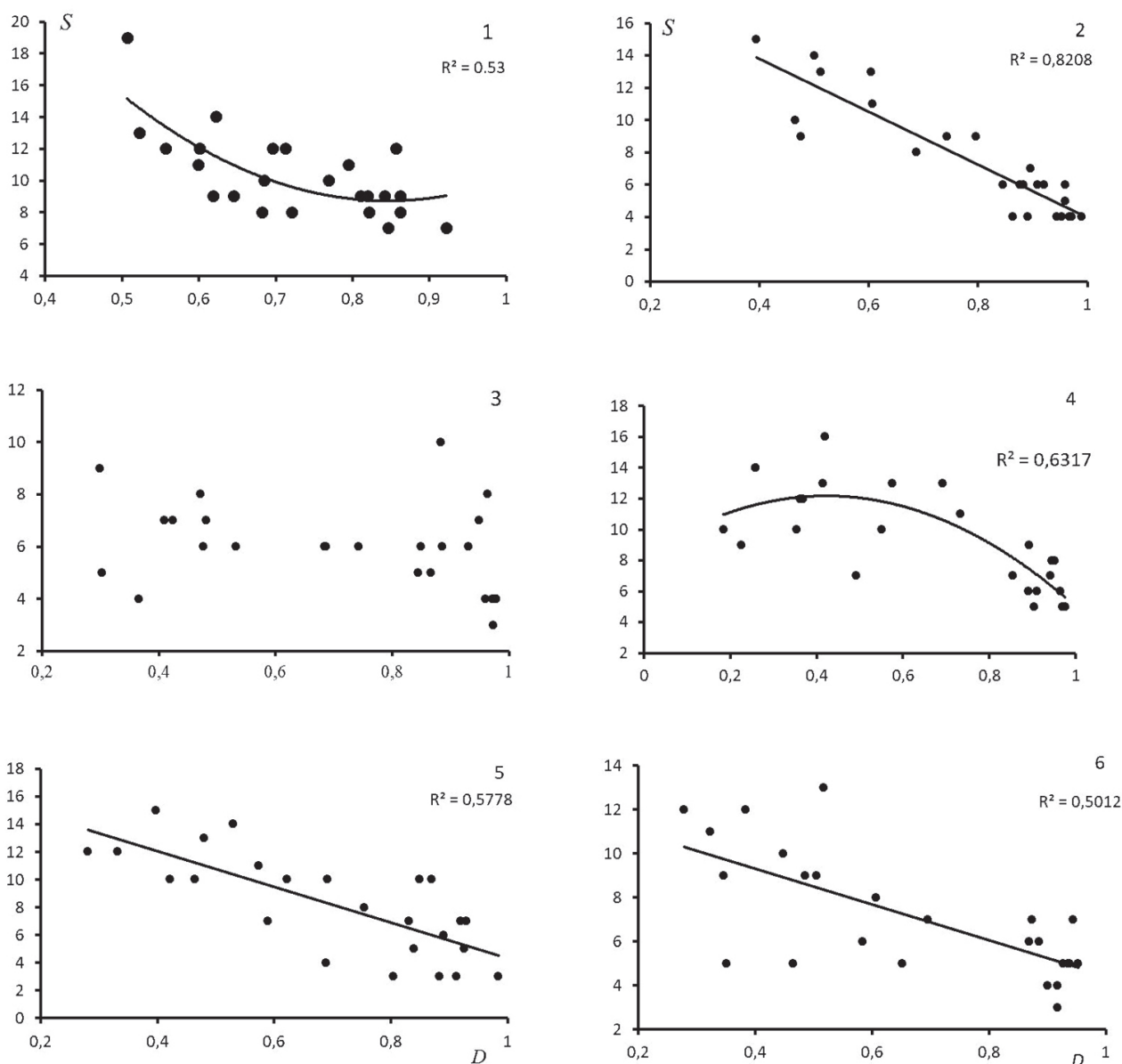
### Результаты

Результаты исследований приведены на рисунках и в таблицах. На рисунке 1 показано соотношение между степенью доминирования *S. canadensis* ( $D$ ) и видовым богатством ( $S$ ) на микроучастках ценозов, сформированных на местообитаниях разных типов. Из него видно, что связь между значениями этих характеристик на пяти из шести участков является преимущественно отрицательной и статистически значимой. На участках 2, 5 и 6 (залежь, лесные опушки) она линейная, 1 и 4 (залежь и участок, расположенный вдоль дороги) – криволинейная (в обоих случаях квадратичные компоненты полиномиальных моделей являются статистически значимыми на уровне  $P < 0.01$ ). Наиболее тесная связь между  $D$  и  $S$  выявлена на участке залежи 2. На участке 3 (расположен вдоль лесной дороги) она, напротив, не обнаружена. В целом же полученный результат позволяет предположить, что в большинстве сообществ рост степени доминирования *S. canadensis* ведёт к снижению числа сопутствующих видов на микроучастках. В частности, в сообществе 2 рост доли биомассы этого вида

на микроучастках от 40–50% до более чем 90% ведёт к снижению числа сопутствующих видов на 0.25 м<sup>2</sup> от 9–15 до 4–6; в сообществе 5 – от 10–15 до 3–7 видов.

В таблице 1 представлены данные о среднем видовом богатстве отдельных проб и общем числе видов в их группах, сформированных на основе двух признаков: 1) разное участие *S. canadensis* (наиболее низкое и наиболее высокое), 2) равная суммарная (для групп проб) биомасса сопутствующих видов растений. Группы проб с низким участием золотарника состояли из одной, двух, трёх, четырёх и пяти штук (варианты 1–5); с высоким участием этого вида – 3–10, 6–13, 8–16, 10–16 и 11–18 штук, соответственно. Как видно из таблицы, среднее число видов в пробах с низким участием *S. canadensis* ожидаемо выше, чем с высоким (в пятом варианте в 1.1–2.2 раза). Однако общее число видов в сравниваемых группах проб отличается в значительно меньшей степени и разнонаправленно. В среднем для первого варианта общее число видов в группах проб с низким и высоким участием золотарника составило 12.7 и 12.8, соответственно, для второго – 15.5 и 16.0, третьего – 17.8 и 17.3, четвёртого – 19.3 и 20.0, пятого – 20.8 и 21.0. При этом, как видно из рисунка 2, разные участки несколько отличаются в этом отношении друг от друга. Так в разных вариантах первого и второго участков (залежи) общее число видов в сравниваемых группах проб отличается минимально (на 2–3 вида) и в разном направлении. На третьем и четвёртом участках (расположены вдоль лесных дорог) в группах проб с высоким участием золотарника обнаружено несколько большее число видов, чем с низким его участием (на 2–5 видов). На пятом и шестом участках (лесные опушки) – наоборот. Причём наибольшее различие наблюдается на пятом участке: в группах из трёх, четырёх и пяти проб с низким участием золотарника было обнаружено 25, 27 и 28 видов растений, против 18, 20 и 22 видов в соответствующих группах проб с высоким его участием.

В таблице 2 сведены списки видов с их постоянством для пяти проб с каждого участка с наиболее низким участием *S. canadensis* и



**Рис. 1.** Соотношение между степенью доминирования *Solidago canadensis* ( $D$ ) и числом сопутствующих видов ( $S$ ) на микроучастках сообществ разных типов местообитаний. В поле графика приведены статистически значимые на уровне  $P < 0.05$  значения нескорректированного коэффициента детерминации ( $R^2$ ). На участке 3 статистически значимая связь между  $D$  и  $S$  не обнаружена.

**Таблица 1.** Видовое богатство в группах проб с разным участием *Solidago canadensis*, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов

№	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
SG	с низким участием <i>S. canadensis</i>						с высоким участием <i>S. canadensis</i>					
Вариант 1												
$n$	1	1	1	1	1	1	3	10	7	5	5	5
$D$	0.51	0.39	0.30	0.19	0.28	0.28	0.86	0.95	0.95	0.94	0.93	0.93
$W_s$	276.5	285.2	150.4	209.4	144.2	231.4	266.8	276.4	154.5	209.4	145.0	237.6
$S$	16	15	9	10	14	12	8	5	5.1	6.6	6.6	5.2
$N$	16	15	9	10	14	12	13	13	13	15	13	10
Вариант 2												
$n$	2	2	2	2	2	2	6	13	12	10	8	8



<i>D</i>	0.52	0.43	0.35	0.21	0.31	0.30	0.85	0.93	0.91	0.92	0.91	0.92
<i>W<sub>s</sub></i>	545.9	458.8	371.0	473.2	343.6	411.8	537.4	448.8	371.5	476.4	344.4	411.0
<i>S</i>	13.5	12.5	8.0	9.5	14.5	11.5	5.1	7.8	5.2	6.7	6.8	5.4
<i>N</i>	18	18	12	13	18	14	16	17	15	17	19	12

Вариант 3

<i>n</i>	3	3	3	3	3	3	8	16	14	12	10	10
<i>D</i>	0.53	0.45	0.34	0.26	0.34	0.32	0.85	0.91	0.89	0.91	0.86	0.91
<i>W<sub>s</sub></i>	754.2	672.0	410.4	634.6	549.4	605.2	744.2	658.2	410.4	628.6	548.2	601.0
<i>S</i>	12.7	13.0	7.0	9.7	15.3	10.7	7.9	5.3	5.4	6.9	6.5	5.2
<i>N</i>	19	22	12	14	25	15	20	20	15	18	18	13

Вариант 4

<i>n</i>	4	4	4	4	4	4	10	16	15	13	12	12
<i>D</i>	0.55	0.45	0.35	0.26	0.36	0.32	0.83	0.89	0.87	0.87	0.86	0.87
<i>W<sub>s</sub></i>	948.0	828.6	586.0	810.8	708.6	835.1	960.5	822.7	580.2	814.8	704.8	828.6
<i>S</i>	12.3	10.8	6.3	12.0	15.0	9.3	8.1	5.9	5.7	7.9	6.3	5.3
<i>N</i>	19	22	13	20	27	15	22	24	17	24	20	13

Вариант 5

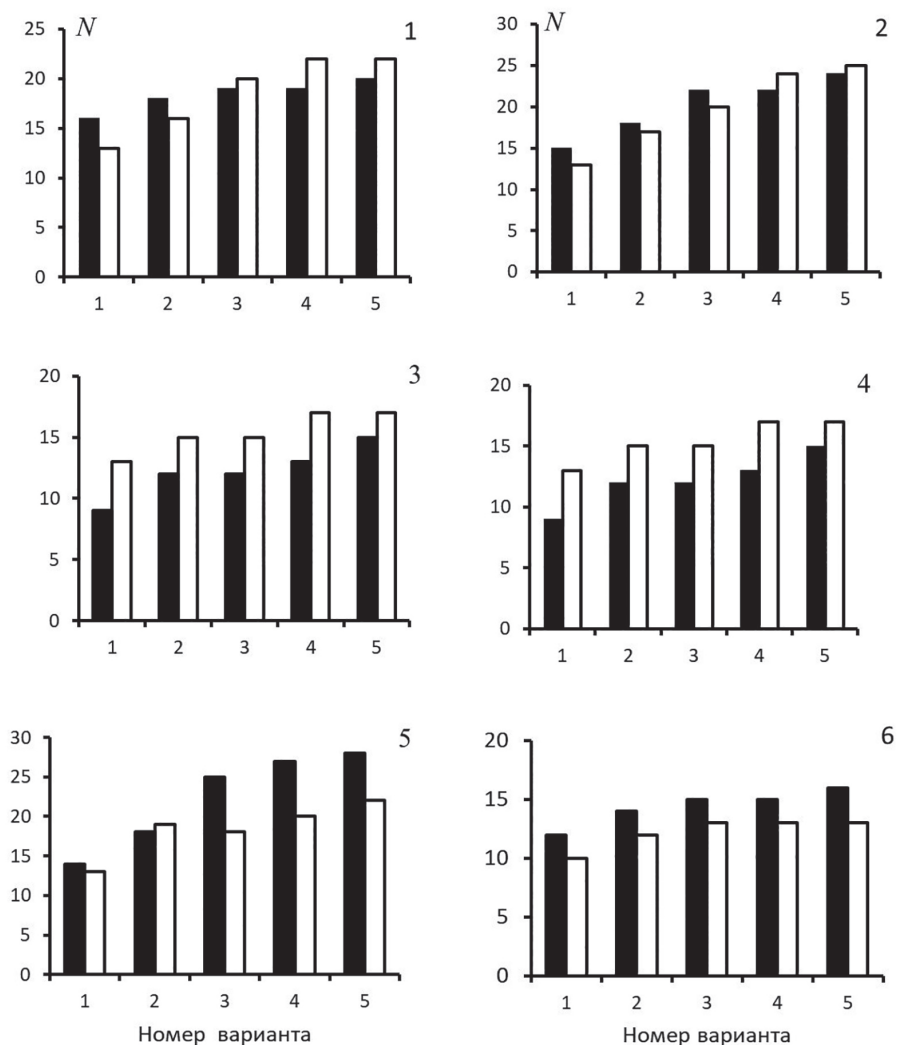
<i>n</i>	5	5	5	5	5	5	11	18	17	14	14	14
<i>D</i>	0.56	0.46	0.36	0.26	0.38	0.34	0.83	0.87	0.83	0.85	0.85	0.86
<i>W<sub>s</sub></i>	1089.0	1042.0	806.6	1075.0	857.8	1009.0	1101.0	1042.0	806.2	1083.0	855.8	1002.0
<i>S</i>	12	11.4	6.4	11.4	14.4	9.8	8.3	6.1	5.8	8.1	6.9	5.4
<i>N</i>	20	24	15	22	28	16	22	25	17	27	22	13

*Примечание:* № – номер участка, SG – группы проб с высоким и низким участием *S. canadensis*, *n* – число проб в группах (группы проб с низким участием *S. canadensis* состоят из одной, двух, трёх, четырёх и пяти штук – варианты 1, 2, ... 5), *D* – средняя для пробы степень доминирования (относительная биомасса) *S. canadensis*, *W<sub>s</sub>* – суммарная в группах проб биомасса сопутствующих видов, *S* – среднее для пробы число сопутствующих видов, *N* – общее число сопутствующих видов в группах проб.

большого числа проб с каждого участка с высоким его участием. Средняя доля биомассы золотарника в пробах сравниваемых групп для всех участков равна  $0.39 \pm 0.02$  ( $n=30$ ) и  $0.85 \pm 0.01$  ( $n=88$ ), суммарная биомасса сопутствующих видов: 5878.8 г и 5888.4 г, соответственно. Из таблицы видно, что все виды, встреченные в трёх пробах из пяти с низким участием золотарника, хотя бы на одном участке (то есть с постоянством на участке 55% и более), присутствуют в пробах с высоким участием этого вида, но их постоянство в этих пробах существенно ниже. Среди видов с более низким постоянством, 23 встречены в пробах с разным участием *S. canadensis*, 9 – только в пробах первой группы и 10 – второй. При этом среди редких видов, встреченных только в пробах с низким участием золотар-

ника, присутствуют два вида, которые можно рассматривать как рудеральные: *Helianthus tuberosus* (родина Северная и Южная Америка) и *Cirsium incanum* (аборигенный); с высоким присутствием золотарника – только один вид: *Convolvulus arvensis*. Всего в 30 пробах с низким участием *S. canadensis* (отобраны с площади 7.5 м<sup>2</sup>) было выявлено 56 видов, в 88 пробах с высоким его участием (отобраны с площади 22 м<sup>2</sup>) – 57 видов.

Виды с низким постоянством в группах проб с разным участием *Solidago canadensis* представлены в табл. 2: *Ranunculus sp.*, *Medicago lupulina*, *Juncus tenuis*, *Plantago major*, *Mentha longifolia*, *Glechoma hederacea*, *Geranium sanguineum*, *Agrimonia eupatoria*, *Coronilla varia*, *Cruciata laevipes*, *Asclepias syriaca*, *Holcus lanatus*, *Rumex conglomeratus*, *Trifo-*



**Рис. 2.** Число видов в группах проб ( $N$ ) с разной степенью доминирования *Solidago canadensis*, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов. Чёрный столбик – группы проб с низким участием *Solidago canadensis*, белый – с высоким. Группы проб с низким участием *S. canadensis* состоят из одной, двух, трёх, четырёх и пяти штук – варианты 1, 2, ... 5.

**Таблица 2.** Постоянство видов (%) в группах проб с разной степенью доминирования *Solidago canadensis*, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов

Участие <i>S. canadensis</i> ( $D$ )	Низкое						Высокое					
	0.26	0.38	0.347	0.46	0.56	0.36	0.85	0.85	0.86	0.87	0.83	0.83
Число проб	5	5	5	5	5	5	14	14	14	18	11	17
Суммарная $W_s$	1075	857.8	1009	1042	1089	806.6	1082	855.8	1002	1042	1101	806.2
Номер участка	4	5	6	2	1	3	4	5	6	2	1	3

**Виды с высоким постоянством на трех и более участках**

<i>Solidago canadensis</i>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Elytrigia repens</i>		100	100	100	100	100		100	100	94	91	94
<i>Erigeron annuus</i>	100	100		60		20	93	71	14	11		18
<i>Poa pratensis</i>	100	20	80	100	100	60	93	7	57	100	100	71
<i>Vicia sepium</i>	60	40	100	60	20	40	29	21	43	11	18	12
<i>Carex michelii</i>	100	60	80			20	100	57	64			29
<i>Trifolium repens</i>	40	40	40	40			7	7		17		

<i>Daucus carota</i>		<b>100</b>	<b>100</b>		<b>60</b>		7	21	21		18	6
Виды с высоким постоянством на одном-двух участках												
<i>Cyathium intybus</i>	<b>60</b>	40	20	20		20	36	7		6		
<i>Verbena officinalis</i>	<b>60</b>	<b>60</b>	20				7	7				
<i>Prunella vulgaris</i>	40	<b>80</b>					29	43				
<i>Viola sp.</i>		<b>100</b>				40		43				6
<i>Potentilla recta</i>		<b>60</b>	<b>80</b>	20	40	40	21	7	43		18	35
<i>Cynodon dactylon</i>			<b>60</b>						7			
<i>Calamagrostis epigeios</i>			40	<b>60</b>	20	20	36		<b>57</b>	17	9	18
<i>Fragaria viridis</i>				<b>80</b>						<b>61</b>	18	
<i>Eryngium campestre</i>				<b>100</b>	40					11		
<i>Galium verum</i>				<b>80</b>	<b>60</b>					22	36	
<i>Festuca ovina</i>				40	<b>60</b>		29			11	9	
<i>Equisetum telmateia</i>					<b>80</b>						27	
<i>Salvia tesquicola</i>					<b>80</b>						27	
<i>Thesium arvense</i>				20	<b>60</b>			21		6	18	
<i>Carex contigua</i>					<b>60</b>						<b>64</b>	
<i>Rubus cespitosus</i>	40	40			<b>60</b>	<b>100</b>	14	43		6	<b>55</b>	<b>100</b>

Примечания. В таблице **полужирным** шрифтом выделены значения постоянства, превышающие 55%. Виды с низким постоянством в группах проб с низким участием *Solidago canadensis*: *Hypericum perforatum*, *Cirsium incanum*, *Inula helenium*, *Plantago lanceolata*, *Populus alba*, *Achillea millefolium*, *Crataegus sp.*, *Koeleria laursseni*.

Виды с низким постоянством в группах проб с высоким участием *Solidago canadensis*: *Filipendula vulgaris*, *Verbascum chaixii subsp. orientale*, *Lysimachia vulgaris*, *Juncus inflexus*, *Falcaria vulgaris*, *Seseli sp.*, *Convolvulus arvensis*, *Cornus australis*, *Geum urbanum*, *Potentilla argentea*. Названия видов даны по: [Зернов, 2006].

*lium pratense*, *Galeopsis tetrachit*, *Carex sp.*, *Galium aparine*, *Lotus corniculatus*, *Lathyrus tuberosus*, *Lythrum salicaria*, *Euophorbia sp.*, *Inula germanica*.

Средние значения коэффициента видового сходства Сьеренсена между участками ценозов с низким участием *S. canadensis* составили  $0.44 \pm 0.02$ ,  $n = 15$ , с высоким –  $0.46 \pm 0.02$ ,  $n = 15$ . То есть различие между ними небольшое и статистически не значимое (ANOVA,  $F_{4,20} = 0.30$ ,  $P = 0.05$ ). При этом, как видно из таблицы 2, рост участия золотарника ведёт к снижению в сообществах числа видов, которые можно рассматривать в качестве диагностических, например, имеющих относительно высокое постоянство (более 55–60%) на одном-двух участках. В результате сообщества с высокой степенью доминирования *Solidago canadensis*, расположенные в разных местообитаниях, практически не дифференцируются на типы на основе этого подхода, в отличие от ценозов с низким его участием.

## Обсуждение

Таким образом, полученные результаты могут быть сведены к следующему:

1. Рост степени доминирования *S. canadensis* ведёт к снижению числа сопутствующих видов на микроучастках большинства изученных растительных сообществ.

2. Участки сообществ с разной степенью доминирования, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов (благодаря их разной площади) в среднем включают примерно равное число таких видов. Это может означать, что сопутствующие виды слабо отличаются друг от друга по устойчивости к золотарнику, а поэтому рост его участия в ценозах ведёт к исключению из разных микроучастков, главным образом, разных видов. Соответственно, размер видового пула участков сообществ с разной степенью его доминирования должен быть примерно одинаковым. В результате рост участия *S. canadensis* в сообществах может

угрожать другим видам только в случае, если их площадь относительно невелика.

3. При этом, на одном из участков (№ 5, лесная опушка) группы проб с высоким участием *S. canadensis* включают существенно меньшее число сопутствующих видов, чем группы проб с низким его участием, но с примерно равной суммарной биомассой других видов. Это может свидетельствовать о некотором проявлении эффекта избирательного вытеснения видов из микроучастков сообщества. Похожая ситуация наблюдается на участке 6 (также лесная опушка), однако различие между числом видов в сравниваемых группах проб здесь выражено в меньшей степени. Обратим также внимание, что на участках 3 и 4, расположенных вдоль лесных дорог, отобранные с них пробы с более высоким участием золотарника включают несколько большее число видов, чем с низким его участием. Наиболее вероятно, что это результат более слабого воздействия *S. canadensis* на видовое богатство микроучастков этих ценозов, по сравнению с другими (рис. 1, табл. 1). Как видно из таблицы 1, среднее число видов на микроучастках этих ценозов с высоким участием *S. canadensis* выше, чем с низким в 1.1–1.4 раза; других – в 1.5–2.1 раза.

4. Поскольку на большинстве изученных участков воздействие *S. canadensis* ведёт преимущественно к случайному исключению сопутствующих видов и не влияет на размер видового пула ценозов, то соотношение площади участков сообществ с разной степенью его доминирования, но включающих примерно равное число сопутствующих видов, может быть спрогнозировано по соотношению площади участков с равной суммарной биомассой этих видов. В нашем случае, как это следует из таблицы 1, в среднем для 1-го – 4-го участков оно варьирует примерно от 1:3 (пятый вариант, где относительная биомасса золотарника в среднем равна 0.41 и 0.85, соответственно) до 1:6 (первый вариант,  $D = 0.35$  и 0.92).

5. Если бы в составе растительных сообществ с высоким участием *S. canadensis* были способны произрастать в основном только определённые (устойчивые к данному фактору) виды, то можно было бы ожидать, что

влияние особенностей местообитаний на их видовой состав было бы слабее, чем на состав сообществ с низким участием данного вида. Соответственно, видовой состав ценозов со значительным участием золотарника был бы более однородным, чем с низким. Однако мы не обнаружили проявления этого эффекта. При этом, как следует из наших данных, рост участия *S. canadensis* ведёт к снижению встречаемости (постоянства) многих сопутствующих видов растений и, как следствие, снижению числа видов в ценозах, которые можно рассматривать в качестве диагностических. Результатом этого процесса является снижение ценотического разнообразия (гомогенизация) участков растительного покрова, подверженных заселению *S. canadensis*, если оно оценивается путём выделения типов сообществ на основе таких видов.

Наши результаты согласуются с выводами, которые были сделаны ранее в некоторых других работах. В частности, в обзорах Гертнер с соавторами и Пауэлл с соавторами показано, что хотя чужеродные доминанты часто снижают видовое богатство на небольших участках ценозов, сила этого эффекта ослабевает по мере увеличения пространственного масштаба исследования, а на участках более 25–100 м<sup>2</sup> его воздействие становится практически незаметным [Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011]. Аналогичные выводы были сделаны Пауэлл с соавторами [Powell et al., 2013] в результате сравнения участков лесных биомов разных типов (штаты Гавайи, Миссури и Флорида, США) с доминированием чужеродных видов растений (проективное покрытие > 90%) со сходными по условиям произрастания участками лесов, но с доминированием аборигенных растений, участие которых было ниже. Воздействие чужеродных и аборигенных видов на биоразнообразие в разном пространственном масштабе оценивали путём сопоставления кривых регрессии «площадь – число видов». Результаты показали, что сообщества с доминированием чужеродных видов характеризуются относительно низким видовым богатством на небольших участках, но более высокой скоростью накопления видов при увеличении их площади, по сравнению с сообществами с доминирова-

нием аборигенных видов. В итоге на крупных участках сообществ с доминированием чужеродных и аборигенных видов видовое богатство оказывается близким. Авторы делают вывод, что выявленная ими закономерность имеет универсальный характер и с этим согласны Чейз с соавторами [Chase et al., 2015].

Однако известны и другие результаты. В частности, по мнению Риджала с соавторами [Rijal et al., 2017], в растительных сообществах северной Скандинавии с доминированием *Heracleum persicum* (родина Иран) способны произрастать лишь несколько наиболее высоких аборигенных видов, что, по-видимому, является результатом избирательного вытеснения им других видов. В работе Стандиш с соавторами [Standish et al., 2001] показано, что местные виды широколиственных лесов Новой Зеландии отличаются своей устойчивостью к вторжению чужеродного вида *Tradescantia fluminensis* (родина Южная Америка), преимущественно благодаря разной теневыносливости. В Чехии было оценено влияние 13 чужеродных видов растений (в том числе, *Solidago gigantea*), большинство из которых достигали высокого проективного покрытия ( $n = 130$ , медиана покрытия – 90%), на видовое богатство фитоценозов на отдельных участках площадью 16 м<sup>2</sup> и в сериях из 10 таких участков (160 м<sup>2</sup>) [Hejda et al., 2009]. В качестве эталона использовались аналогичные серии участков с доминированием аборигенных видов, характеризующихся преимущественно более низким покрытием ( $n = 130$ , медиана покрытия – 40%). Результаты показали, что внедрение в сообщества иноземных доминантов, достигающих более высокого покрытия, чем аборигенные, привело к большему или меньшему (в зависимости от вида растения), но примерно пропорциональному снижению их видового богатства на отдельных участках и в их сериях. Аналогичный результат был получен ранее [Рушек, Рушек, 1995] на примере сообществ с доминированием *Heracleum mantegazzianum*.

Ричардсон с соавторами обнаружили, что сообщества биома «финбош» (Fynbos Biome, Южная Африка) с доминированием чужеродных видов деревьев и кустарников характе-

ризуются более низким видовым богатством на небольших участках, чем те, в которых доминируют аборигенные виды. При этом наклон линий регрессии «площадь – число видов» на участках с доминированием видов разного происхождения существенно не отличался [Richardson et al., 1989]. Рейманек и Стохлгрэн на основе анализа двух больших групп данных по лесным, луговым и пустынным ценозам территории Северной Америки (США) пришли к выводу, что имеет место широкий континуум в соотношении реакции растительных сообществ на воздействие чужеродных доминантов в разном пространственном масштабе [Stohlgren, Rejmánek, 2014; Rejmánek, Stohlgren, 2015].

Неоднозначность результатов по данной проблеме может быть вызвана особенностями характера воздействия разных чужеродных доминантов на местные виды [Richardson et al., 2000; Standish et al., 2001; Hejda, Pyšek, 2006; Hejda et al., 2009; Rejmánek et al., 2013]. В одних случаях это выражается в сокращении ими на микроучастках пространства и объёма ресурсов, в других – в трансформации местообитаний путём накопления слоя опада, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы и т. д. Сделано предположение, что среди чужеродных видов растений только около 10% могут быть отнесены к таким «трансформерам» [Rejmánek et al., 2013]. Но пример *S. canadensis*, а этот вид тоже относят к этой категории [Виноградова и др., 2009], показывает, что, по-видимому, не все из них способны избирательно вытеснять другие виды, а, соответственно, оказывать значительное воздействие на видовое богатство крупных участков растительных сообществ.

Кроме того, воздействие одних и тех же чужеродных доминантов может иметь разные последствия в разных условиях среды, либо в сообществах разных типов [Hejda et al., 2017; Vítková et al., 2017]. Об этом свидетельствуют и наши результаты, поскольку на одном из шести изученных участков признаки избирательного вытеснения золотарником других видов, по-видимому, все же были обнаружены. Но в целом знания об этом аспекте рассматриваемой проблемы также остаются ограниченными.

## Благодарности

Мы благодарны профессору М. Рейманеку (Rejmánek M.) за рекомендацию обратить внимание на роль доминантов в ограничении видового богатства на крупных участках растительного покрова и за помощь в поиске публикаций по этой проблеме.

## Финансирование работы

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 16-04-00228 и 20-04-00364).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Степень доминирования и видовое богатство в растительных сообществах с высокой и низкой интенсивностью межвидовой конкуренции // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78. № 4. С. 52–64 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Degree of dominance and species richness in plant communities with high and low intensity of interspecies competition // Biol. Bull. Rev. 2018. Vol. 8. No. 5. P. 389–400].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью // Сиб. экол. журнал. 2018а. № 4. С. 397–410 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Relationship between Degree of Dominance and Species Richness in Grass Communities with Different Productivities // Contemp. Probl. Ecol. 2018. Vol. 11, No. 4. P. 355–365].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. 2018б. № 4. С. 264–274 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // Russ. J. Ecol. 2018. Vol. 49. No. 4. P. 296–305].
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494с.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Морозова О.В., Виноградова Ю.К. *Solidago canadensis* – Золотарник канадский // Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебугадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. С. 207–211.
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Házi J., Zimmermann Z., Molnár Cs., Dancza I., Margóczy K., Pál R., Purger D., Schmidt D., Óvári M., Komoly C., Sutyinszki Zs., Szabó G., Csathó A.I., Juhász M., Penksza K., Molnár Zs. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Applied vegetation science. 2014. Vol. 17. No. 2. P. 201–213.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. No. 2. P. 433–436.
- Chase J.M., Powell K.I., Knight T.M. 'Bigger data' on scale-dependent effects of invasive species on biodiversity cannot overcome confounded analyses: a comment on Stohlgren and Rejmánek (2014) // Biol. Lett. 2015. 10, 20150103. (doi:10.1098/rsbl.2015.0103).
- Csergő A.M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, No. 8: e73533. doi:10.1371.
- Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis // Progress in Physical Geography. 2009. Vol. 33. P. 319–338.
- Gross K., Cardinale B.J. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. P. 409–418.
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biological Conservation. 2006. Vol. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 3393–3403.
- Hejda M., Štajerová K., Pyšek P. Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? // Journal of Biogeography. 2017. Vol. 44. P. 18–27.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology. 2008. Vol. 89. No. 6. P. 1510–1520.
- Houlahan J.E., Findlay C.S. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // Conservation Biology. 2004. Vol. 18. No. 4. P. 1132–1138.
- Liu Y., Oduor A.M.O., Zhang Z., Manea A., Tooth I.M., Leishman M.R., Xu X., Kleunen M.V. Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? // Global Change Biology. 2017. Vol. 23. No. 8. P. 3363–3370. doi: 10.1111/gcb.13579

- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // *Ecography*. 2001. Vol. 24. P. 633–644.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am J Bot*. 2011. Vol. 98. No. 3. P. 539–548.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *SCIENCE*. 2013. Vol. 339. P. 316–318.
- Pyšek P., Pyšek, M. Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic // *J. Veget. Sci*. 1995. 6. 711–718.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology, Second Edition / Eddy van der Maarel and Janet Franklin*. Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
- Rejmánek M., Rosèn E. Cycles of heterogeneity during succession: a premature generalization? // *Ecology*. 1992. Vol. 73. No. 6. 2329–2331.
- Rejmánek M., Simberloff D. Origin matters // *Environmental Conservation*. 2017. Vol. 44. No. 2. P. 97–99.
- Rejmánek M., Stohlgren T.J. Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. // *Biol. Lett*. 2015. Vol. 11: 20150402. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0402>.
- Richardson D.M., Macdonald I.A.W., Forsyth G.G. Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome // *South African Forestry Journal*. 1989. Vol. 149. P. 1–8.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Rijal D.P., Alm T., Inger L.N., Alsos G. Giant invasive *Heracleum persicum*: Friend or foe of plant diversity? // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7. P. 4936–4950.
- Seabloom E.W., Borer E.T., Buckley Y.M. et al. Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands // *Nature Communications*. 2015. 6. 1–8.
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S. Extinction and ecosystem function in the marine benthos // *Science*. 2004. Vol. 306. P. 1177–1180.
- Somodi I., Virágh K., Podani J. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland // *Applied Vegetation Science*. 2008. Vol. 11. P. 187–194.
- Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // *American Naturalist*. 1998. Vol. 152. 510–529.
- Standish R.J., Robertson A.W., Williams P.A. The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native forest regeneration // *Journal of Applied Ecology*. 2001. 38. 1253–1263.
- Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // *Biol. Lett*. 2014. Vol. 10: 20130939. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0939>.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 384. P. 287–302.
- Weber E. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. // *Flora*. Switzerland. 2000. Vol. 195. P. 123–134.
- Wright D.H. Species-energy theory – an extension of species-area theory // *Oikos*. 1983. Vol. 41. P. 496–506.

# INFLUENCE OF *SOLIDAGO CANADENSIS* L. ON SPECIES DIVERSITY OF PLANT COMMUNITIES AT DIFFERENT SPATIAL SCALE

© Akatov V.V.<sup>a, \*</sup>, Akatova T.V.<sup>b</sup>, Chefranov S.G.<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Maikop State Technological University, Maikop 385000, Russia;

<sup>b</sup> Caucasian State Biosphere Nature Reserve, Maikop 385000, Russia;

e-mail: \*akatovmgti@mail.ru

It is known that alien dominants can significantly limit the species richness of plant communities on the small plots. But it remains unclear whether they affect the species richness of large sites of vegetation. We examined this issue in terms of 6 sites of plant communities with dominance of *Solidago canadensis* located in habitats of different types (Belaya River Valley, Western Caucasus, 190–210 m above sea level). Within each of them, biomass samples were taken from 25 sites of 0.25 m<sup>2</sup> and then sorted by species and weighed. The results of the analysis of the data obtained showed: 1) *S. canadensis* significantly reduces the number of accompanying species in the small plots of plant communities, however, the process of crowding out these species is predominantly non-selective (random); 2) differently sized sites of communities with a high and low degree of dominance of *S. canadensis*, containing a similar total biomass of accompanying species, include an approximately equal number of such species; 3) the species similarity of plant communities located in habitats of different types does not depend on the participation of *S. canadensis* in them. It was concluded that the size of the species pools of cenoses with a high and low participation of *S. canadensis* is approximately the same. Accordingly, an increase in the participation of this species in communities can directly threaten other species only if the area of these communities is relatively small.

**Key words:** grass communities, alien dominants, biomass, species richness, species similarity, species pool.



## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЛИХЕТ-ВСЕЛЕНЦЕВ В БИОТОПАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2020 Болтачева Н.А.\*, Лисицкая Е.В.\*\*\*, Подзорова Д.В.\*\*\*

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь 299011, Россия;  
e-mail: \*nboltacheva@mail.ru, \*\*e.lisitskaya@gmail.com, \*\*\*podzorova@imbr-ras.ru

Поступила в редакцию 04.08.2020. После доработки 27.10.2020. Принята к публикации 09.11.2020.

На основании собственного материала, собранного в 1998–2019 гг., и литературных данных проанализировано распространение полихет-вселенцев в северной части Чёрного моря. Зарегистрировано 10 видов, относящихся к 5 семействам. Наибольшим количеством видов (5) представлено семейство Spionidae, 2 вида относятся к семейству Serpulidae, по 1 – к семействам Pilargiidae, Scalibregmatidae, Sabellidae. В биотопах северной части Чёрного моря полихеты-вселенцы распределились следующим образом: на рыхлых грунтах в мелководной зоне полузакрытых бухт, лиманов и портов широко распространились *Polydora cornuta* Bosc, 1802 и *Streblospio gynobranchiata* Rise & Levin, 1998. *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) также отмечен на рыхлых грунтах мелководной зоны, однако он обитает преимущественно у открытых побережий. Единственный вселенец, освоивший глубоководную зону Чёрного моря – *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883). Виды *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 и *Hyboscolex cf. pacificus* (Moore, 1909) обнаружены на рыхлых грунтах единично. В обрастании твёрдых субстратов зарегистрированы *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) и *Pseudopotamilla cf. reniformis* (Bruguière, 1789), а также *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), статус которого как вселенца требует уточнения. Два вида – *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 и *H. dianthus*, которые поселяются на створках моллюсков, отрицательно влияют на них и могут быть отнесены к инвазивным видам. В черноморский бассейн полихеты-вселенцы, вероятно, завезены на пелагической стадии с балластными водами либо в обрастании на днищах судов. Виды *F. enigmaticus*, *P. cornuta*, *S. tentaculata*, вселившиеся в Чёрное море более 60 лет назад, можно считать полностью натурализовавшимися.

**Ключевые слова:** Annelida, виды-вселенцы, полихеты, Spionidae, Serpulidae, Чёрное море.

### Введение

Описание фауны полихет Чёрного моря в основном было завершено к середине XX в.: в 1940-х гг. в таксономический состав Polychaeta входило около 150 видов [Виноградов, 1949], в 1960-х – 192 вида [Мордухай-Болтовской, 1972]. Последняя сводка включала 195 видов, из которых 33 указаны только для Прибосфорского района, имеющего специфические экологические условия [Киселёва, 2004]. Учитывая, что Чёрное море является практически внутренним, соединённым с Атлантикой через Средиземное море узкими проливами Босфор и Дарданеллы, и характеризуется пониженной солёностью и обеднённой, по сравнению со Средиземным морем, фауной, а также имеет длительную (с середины XIX в.) историю изучения биоразнообразия, любое появление нового вида

становится заметным. Из полихет первым вселенцем в Чёрное море ряд исследователей считает *Ficopomatus enigmaticus*, который впервые зарегистрирован в бассейне в 1920-х гг. [Annenkova, 1929]. Типовое местообитание данного вида неясно, видимо, на момент описания вид уже расселился за пределы нативного ареала, поэтому его статус как вселенца вызывает сомнения [Styan et al., 2017; Yee et al., 2019]. Вид *Sigambra tentaculata*, впервые отмеченный в Чёрном море в 1960-х гг. [Киселёва, 1964], имел разорванный ареал, и в настоящее время его относят к «достоверным» видам-вселенцам [Зайка и др., 2010]. Также в 1960-х гг. резкую вспышку численности в северо-западной части моря дал представитель рода *Polydora*, таксономическая принадлежность которого длительное время вызывала споры [Лосовская, Нестеро-

ва, 1964; Киселёва, 2004]. Впоследствии этот вид идентифицировали как *Polydora cornuta* и отнесли к экзотическим [Болтачева, Лисицкая, 2007; Radashevsky, Selifonova, 2013], но его статус вселенца вызывает сомнения у отдельных исследователей [Surugiu, 2012]. Около 6 видов (*Hesionides arenaria*, *Streptosyllis varians*, *Nephtys ciliata*, *Capitellethus dispar*, *Magelona mirabilis*, *Streblospio shrubsolii*), довольно произвольно включённых некоторыми авторами в списки вселенцев в Чёрное море, можно классифицировать как «сомнительные» виды-вселенцы [Заика и др., 2010; Виноградов и др., 2018]. Некоторые из них лишь однажды отмечены в Прибосфорском районе, таксономический статус других нуждается в подтверждении, а в отдельных случаях и их идентификация вызывает сомнения. Особенно сложное положение с выделением вселенцев среди мелких полихет, относящихся к мейобентосу и входящих в таксоны с недостаточно разработанной систематикой. Когда биогеографическое происхождение вида и его морфологическая изменчивость

неизвестны, идентификация обнаруженных образцов часто остаётся неоднозначной и неопределённой. Кроме того, список видов полихет расширяется не только благодаря вселению новых видов, но и за счёт развития систематики, изменения статуса таксонов, выделения и описания новых видов [Surugiu, Martín, 2017].

Процесс формирования фауны полихет Чёрного моря продолжается. В начале XXI века в северной части моря было зарегистрировано 7 новых видов, которых можно отнести к экзотическим, или «дальнеморским» вселенцам (в отличие от «ближних» вселенцев – из сопредельных акваторий, в первую очередь, из Средиземного моря) (таблица). Известно, что основными причинами распространения новых видов являются интенсификация судоходства, рыболовства, аквакультуры, гидростроительства. Существенное влияние также оказывают климатические изменения и повышение температуры воды в море. Попадая в благоприятные условия, вид начинает активно размножаться, формирует

**Таблица.** Полихеты-вселенцы, обнаруженные в северной части Чёрного моря

Семейство, вид	Первая находка в Чёрном море	Литература
Pilargiidae		
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	1964 г.	Киселёва, 1964
Spionidae		
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	1962 г.	Лосовская, Нестерова, 1964
<i>Polydora websteri</i> Hartman in Loosanoff & Engle, 1943	2005 г.	Surugiu, 2005a
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rise & Levin, 1998	2007 г.	Болтачева, 2008
<i>Dipolydora quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	2003 г.	Todorova & Panayotova, 2006, цит. по: Surugiu, 2009
<i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004	2015 г.	Syomin et al., 2017
Scalibregmatidae		
<i>Hyboscolex</i> cf. <i>pacificus</i> (Moore, 1909)	2017 г.	Lisitskaya et al., 2019
Sabellidae		
<i>Pseudopotamilla</i> cf. <i>reniformis</i> (Bruguière, 1789)	2003 г.	Boltachova, Lisitskaya, 2016
Serpulidae		
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	1929 г.	Annenkova, 1929
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)	2009 г.	Болтачева и др., 2011

устойчивые популяции с высокой плотностью и в дальнейшем становится постоянным компонентом фауны водоёма [Киселёва, 2004]. Последствия вселения в Чёрное море новых видов могут быть как отрицательные, так и положительные [Александров, 2015]. Отслеживать изменения, происходящие в донных сообществах, позволяют регулярные наблюдения за состоянием зообентоса и в том числе, полихет. Накопленный в первые десятилетия XXI в. материал о натурализации «старых» и появлении новых вселенцев, множество указаний о нахождении их в тех или иных районах Чёрного моря вызывает необходимость анализа и обобщения этих данных.

Цель настоящей работы – проанализировать распространение полихет-вселенцев в биотопах северной части Чёрного моря. При этом к вселенцам мы отнесли виды, которые вряд ли могли быть упущены исследователями до момента их появления в бассейне, причём последнее достаточно чётко документировано.

### Материал и методика

Материалом для наших исследований послужили сборы макробентоса из рейсов НИС «Maria S. Merian» (май 2010 г.) и рейсов НИС «Профессор Водяницкий» (2010–2017 гг.). Использованы материалы дночерпательных проб, собранных с 300 станций. Исследования проведены на шельфе северо-западной части Чёрного моря и Крыма от берегов Румынии до Керченского пролива. Также использованы материалы сухопутных экспедиций, проведённых сотрудниками отдела экологии бентоса и отдела аквакультуры и морской фармакологии в мелководных районах побережья Крыма в 1998–2019 гг. Этими исследованиями охвачено практически всё черноморское побережье Крыма, однако их большая часть выполнена у западного побережья, в бухтах Севастополя и в акватории Карадага. В целом проанализирован материал с 588 прибрежных станций. Кроме того использованы данные, полученные при обследовании мидийно-устричных ферм в бухте Казачья (2009 г.), в акватории посёлка Кацивели (Южный берег Крыма) (2009–2010

гг.), в Севастопольской бухте и на внешнем рейде Севастополя (2010–2019 гг.), в лимане Донузлав (2018–2019 гг.). Для анализа распространения видов использованы имеющиеся современные литературные данные.

### Результаты и обсуждение

В период исследований в биотопах северной части Чёрного моря обнаружено 10 видов полихет-вселенцев, относящихся к 5 семействам (таблица).

#### *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941)

Представитель семейства Pilargiidae *Sigambra tentaculata* описан из Атлантического побережья Северной Америки (Новая Англия). Впоследствии отмечен в 1964 г. в Красном море и в Чёрном море у побережий Крыма (44°48'42" с. ш., 34°47'25" в. д.) и Кавказа [Киселёва, 1964], затем в 1981 г. у берегов Грузии [Микашавидзе, 1981]. В настоящее время *S. tentaculata* находят у Атлантического побережья Северной Америки и Европы [Moreira, Parapar, 2002], у берегов Греции [Çinar et al., 2014], у побережья Австралии [Hocknull, Glasby, 2009]. Нами этот вид обнаружен также в Персидском заливе [Al-Yamani et al., 2009].

Данных по развитию этого вида нет, имеется только одно упоминание о предположительном наличии у него пелагической личинки [Achari, 1975]. За прошедшие годы вид широко распространился вдоль побережий Крыма и Кавказа (рис. 1), что даёт основание предположить, что он действительно имеет пелагическую стадию. Большинство исследователей бентоса северо-восточной части моря, а именно, Кавказского шельфа, в списках обнаруженных видов указывают *S. tentaculata* [Загорская, 2014; Фроленко и др., 2019]. Этого нельзя сказать о бентосе северо-западной части моря – указаний о нахождении данного вида у берегов Румынии и в Одесском регионе нет.

Нами *S. tentaculata* обнаружен на ракушечнике и заиленном песчано-ракушечном грунте, на глубинах преимущественно от 7 до 30–40 м, однако 2 экземпляра были зарегистрированы на глубине 50 м, а один – на 83

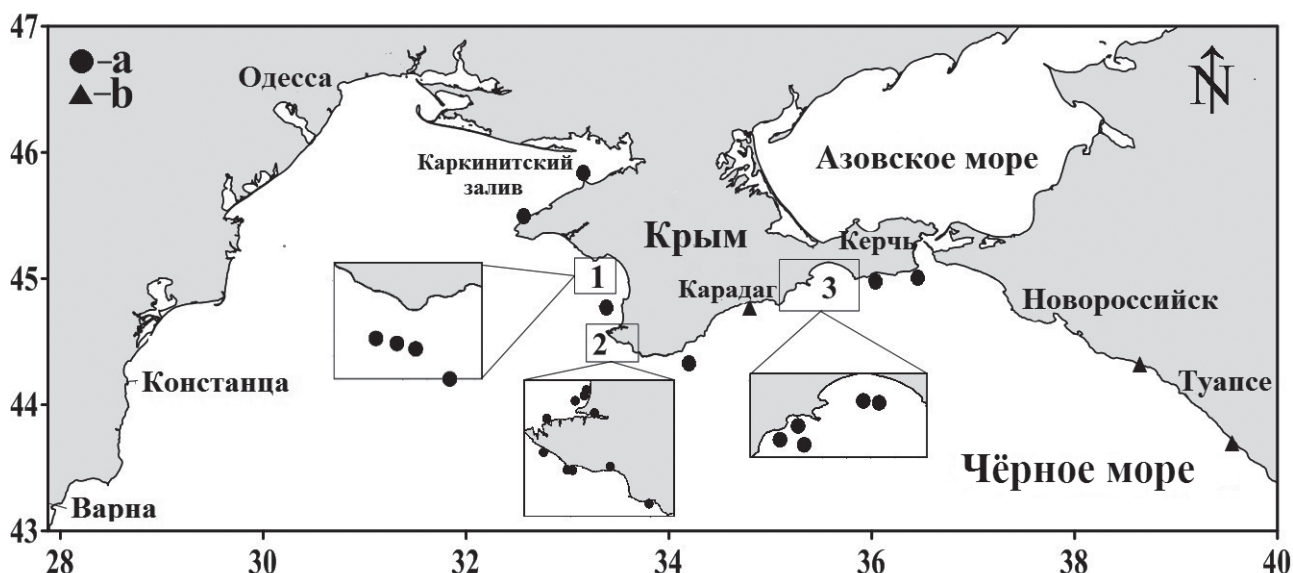


Рис. 1. Места находок *Sigambra tentaculata* в северной части Чёрного моря: 1 – Каламитский залив, 2 – юго-западный Крым, 3 – Феодосийский залив; (a – собственные данные, b – [Киселёва, 1964]).

м. Обычно встречается единично, но иногда, на глубине 10–30 м черви могут образовывать скопления. У побережья Карадага в ноябре 2010 г. на глубине 22 м зарегистрирована плотность этого вида 144 экз.·м<sup>-2</sup>, в Балаклавской бухте в летний сезон 2005 г. – 200 экз.·м<sup>-2</sup>, 2007 г. – 250 экз.·м<sup>-2</sup> (глубина 17 м). Грунт в этих биотопах содержал большое количество ракуши или щебня. В Чёрном море у крымских берегов *S. tentaculata* встречен, как правило, в биоценозах *Chamelea gallina*, *Gouldia minima*, *Pitar rudis* – *Upogebia pusilla*, у кавказских берегов также и в биоценозах *Pitar rudis*, *Mytilus galloprovincialis* [Киселёва, 1981].

Среди зарегистрированных в северной части Чёрного моря полихет-вселенцев пять видов относятся к широко распространённому в Мировом океане семейству Spionidae.

### ***Polydora cornuta* Bosc, 1802**

Вид был первоначально описан из Атлантического побережья Северной Америки (Чарльстон-Харбор, США). Впоследствии сообщали о его нахождении в устьях рек и портовых акваториях по всему миру [Radashevsky, 2005]. В настоящее время *P. cornuta* широко распространён у берегов Северной и Южной Америки, Австралии, Европы и Азии, указан в списке видов, интродуцированных в Средиземное море [Cinar et al., 2005; Radashevsky, 2005; Radashevsky, Selifonova, 2013].

Полидора, впервые обнаруженная Г.В. Лосовской в 1962 г. в Сухом лимане в районе Черноморского порта (46°20'20.82" с. ш., 30°39'08.43" в. д.), вначале была идентифицирована как *Polydora limicola* [Лосовская, Нестерова, 1964]. Впоследствии, при участии В.И. Радашевского, она была отнесена к виду *Polydora cornuta* [Radashevsky, Selifonova, 2013]. Вселение *P. cornuta* оказало существенное влияние на донную фауну в северо-западной части Чёрного моря. В 1963 г. в акватории г. Одессы численность этого вида достигала 1155 экз.·м<sup>-2</sup>, а в 2001 г. – уже 6600 экз.·м<sup>-2</sup> на рыхлых грунтах и 9600 экз.·м<sup>-2</sup> в обрастании пирса [Лосовская и др., 2004]. В последние годы в Одесском морском регионе встречаемость *P. cornuta* составляла 16.7–66.7% [Бондаренко, 2017]. У побережья Румынии *P. cornuta* найден на илистых грунтах на глубине до 18.5 м в диапазоне солёности 6.4–17.9‰. Плотность поселения в последние десятилетия составляла 6–22 тыс. экз.·м<sup>-2</sup>, а в сильно загрязнённых районах достигала 95 тыс. экз.·м<sup>-2</sup> и биомассы 157.4 г·м<sup>-2</sup> [Surugiu, 2005a, 2005b].

В 2004 г. полидоры, обнаруженные нами в макрозообентосе на рыхлых грунтах Балаклавской бухты, были идентифицированы как *P. cornuta* [Болтачева, Лисицкая, 2007]. Их численность составляла 40 экз.·м<sup>-2</sup>. В 2008–2009 гг. проведена съёмка в мелководной и

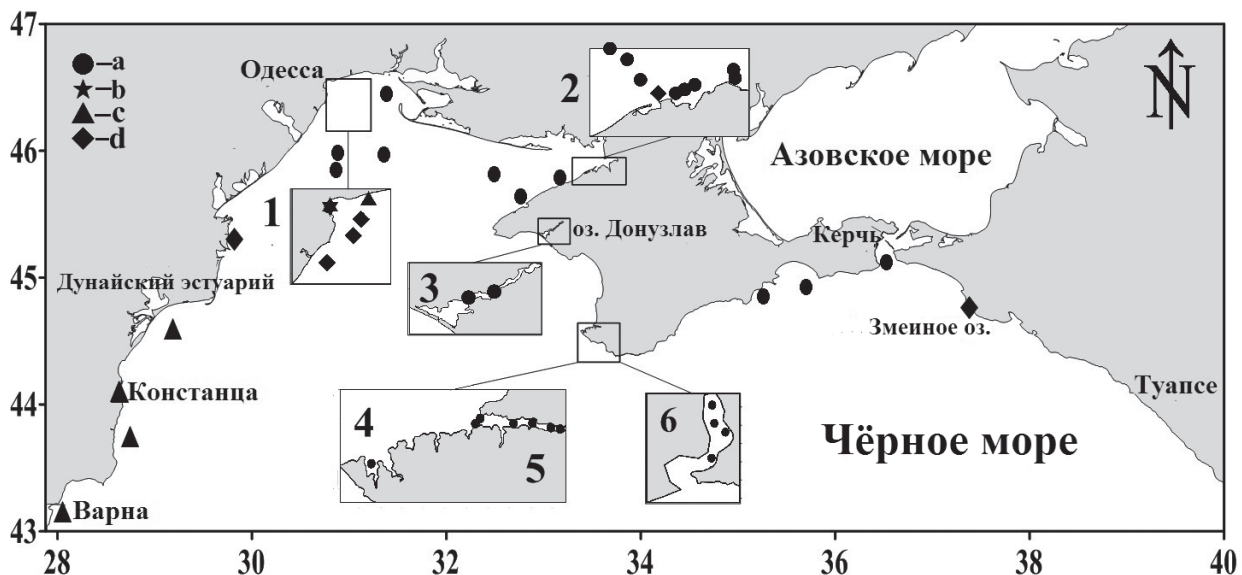


Рис. 2. Места находок *Polydora cornuta* в северной части Чёрного моря: 1 – Одесский регион, 2 – Каркинитский залив, 3 – оз. Донузлав, 4 – Казачья бухта, 5 – Севастопольская бухта, 6 – Балаклавская бухта; (a – собственные данные; b – [Бондаренко, 2017]; c – [Surugiu, 2012]; d – [Radashevsky, Selifonova, 2013]).

распреснённой на значительной площади кустовой части Каркинитского залива. При солёности 8.0‰ плотность полидоры достигала 113 экз.·м<sup>-2</sup>, при 18.3‰ – 325 экз.·м<sup>-2</sup>. Необходимо отметить, что на станциях с солёностью 1.5–6.1‰ вид обнаружен не был. В настоящее время вид широко распространился и стал массовым в донных сообществах северной части Чёрного моря (рис. 2).

У берегов Крыма *P. cornuta* отмечен на глубине от 0.5 м до 31 м. Вид толерантен к широкому диапазону солёности и температуры. В Чёрном море *P. cornuta* размножается практически круглый год, продолжительность пелагической стадии – 4–5 недель. Максимальная численность личинок в планктоне (890 экз.·м<sup>-3</sup>) зарегистрирована в мае 2002 г. в кустовой части Балаклавской бухты. При этом на выходе из бухты плотность личинок была на порядок меньше, а в открытом море они встречались единично. Необходимо отметить, что у румынского побережья в заливе Мангалия плотность *P. cornuta* достигала 150 тыс. экз.·м<sup>-2</sup>, тогда как в открытом море колебалась от 500 до 6500 экз.·м<sup>-2</sup> [Surugiu, 2012]. Известно, что плотность поселения *P. cornuta* в северо-западной части Чёрного моря обычно выше в спокойных водах прибрежных солоноватых озёр, чем на открытых участках [Лосовская, Золотарёв, 2003]. Вероятно, распределение личинок в планктоне косвенно

отражает распределение взрослых полихет в бентосе.

#### *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943

Нативный ареал вида – Атлантическое побережье Северной Америки. В настоящее время *P. websteri* широко распространён в Мировом океане, встречается вдоль Атлантического и Тихоокеанского побережий Северной Америки, в Персидском заливе, на Гавайях, у западного побережья Южной Америки, у берегов Европы, Юго-Восточной Австралии [Blake, 1969; Read, 2010].

В Чёрном море *P. websteri* впервые указан в 2005 г. из сборов у румынского побережья (44°01'15.7" с. ш., 28°38'36.9" в. д.) в камнях на глубине 0.5–1.2 м [Surugiu, 2005a]. Этот вид перфорирует известковые субстраты, раковины многих видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков, в том числе и культивируемых на устричных фермах [Read, 2010]. Оседая на раковину моллюска, *Polydora* строит в ней U-образные ходы. В ответ на раздражение моллюск вырабатывает слой конхиолина, который ограждает повреждённые участки. В результате в створке образуется изолированная полость – блистер, в котором и обитают полидоры [Haigler, 1969].



Рис. 3. Места находок в северной части Чёрного моря: *Polydora websteri* (a – собственные данные, b – [Surugiu, 2012]); *Marenzelleria neglecta* (c – собственные данные, d – [Syomin et al., 2017]); *Streblospio gynobranchiata* (e – собственные данные, f – [Radashevsky, Selifonova, 2013]).

В 2009 г. полихеты, идентифицированные нами как *P. websteri*, были обнаружены при исследовании устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), выращиваемых на мидийно-устричных фермах у берегов юго-западного Крыма (рис. 3). Солёность морской воды в районах размещения устричных ферм изменялась в диапазоне 17.2–18.2‰. По литературным данным *P. websteri* может переносить понижение солёности воды до 1‰ [Loosanoff, Engle, 1943]. В раковинах устриц, начиная с годовалого возраста, были отмечены блистеры, занимающие до половины площади всей створки. Интенсивность поражения увеличивалась с возрастом моллюсков. Количество полидор в блистере – до 4–7 экз. [Лисицкая и др., 2010]. *P. websteri* зарегистрирован также в устрицах, выращиваемых в Севастопольской бухте и в оз. Донузлав. Кроме того, *P. websteri* были обнаружены в раковинах брюхоногого моллюска *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 и в створках черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. Также полидоры этого вида найдены в камнях (глубина 0.3–0.5 м) в Севастопольской бухте и в акватории Карадагского природного заповедника.

Для *P. websteri* характерно личиночное развитие с пелагической стадией. Однако в условиях Чёрного моря их жизненная стра-

тегия отличается от таковой в полносолёных морях [Blake, 1969]. По нашим данным, в кладках только 10–15% яиц развивались, остальные яйца использовались как кормные – растущие личинки съедали их в течение 2–3 недель, после чего выходили из капсул. После выхода из кладок большинство личинок сразу оседали на субстрат и перфорировали его, а часть личинок вела пелагический образ жизни. Вероятно, жизненная стратегия *P. websteri* направлена как на расселение вида на пелагической стадии, так и на удержание молоди в исходном биотопе.

#### *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883)

Типовое местообитание – Атлантическое побережье Северной Европы (Кильский канал). *D. quadrilobata* – арктическо-бореальный вид, распространён у Атлантического побережья Европы и Северной Америки [Fauvel, 1927; Blake, 1971; Dauvin et al., 2003], у Тихоокеанского побережья Северной Америки [Blake, 1996], в Белом море [Khaitov et al., 1999], в Охотском, Японском морях [Ушаков, 1955; Radashevsky, 1993], а также в Адриатическом море [Castelli et al., 1995].

Первые указания о нахождении *D. quadrilobata* в сборах 2003 г. в Чёрном море относятся к водам Болгарии (43°08.17' с. ш.,

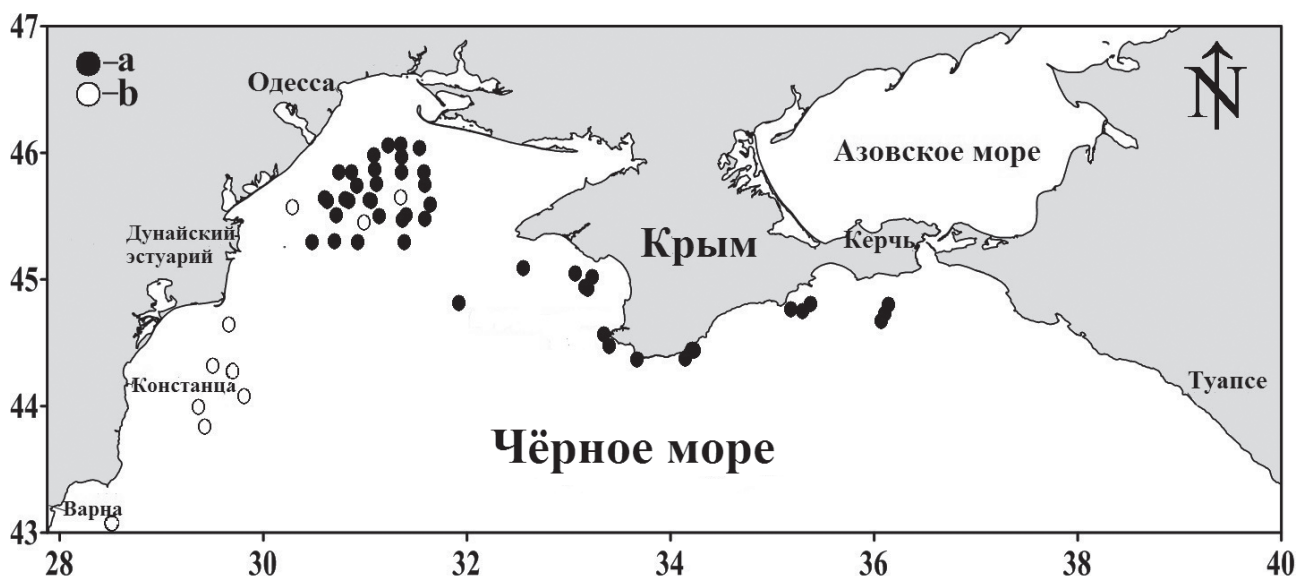


Рис. 4. Места находок *Dipolydora quadrilobata* в северной части Чёрного моря (а – собственные данные, б – [Surugiu, 2012]).

28°14.41' в. д.) [Todorova, Panayotova, 2006, цит. по: Surugiu, 2009]. Затем, в 2007–2008 гг. этот вид был обнаружен у берегов Румынии [Surugiu, 2009; 2012], в районе устья Дуная [Бондаренко, 2012; Surugiu, 2012]. У южного побережья Крыма *D. quadrilobata* впервые отмечен в 2010 г., а в 2013 г. зарегистрирован в районе Керченского предпроливья [Болтачева, Лисицкая, 2014] (рис. 4).

Полихеты живут в трубках, построенных из мелких песчинок, ила и частиц детрита, которые стоят в субстрате вертикально, приподнимаясь на 15–20 мм над поверхностью [Begun et al., 2010; Болтачева, Лисицкая, 2014]. *D. quadrilobata* способен обитать в морях с пониженной солёностью. Так в оз. Гревелинген в Нидерландах, куда вселился данный вид, солёность колебалась в пределах 12–18‰, а плотность *D. quadrilobata* достигала 6900 экз.·м<sup>-2</sup> [Lambeck, Valentijn, 1987]. О размножении данного вида в Чёрном море сведений нет, личинки в планктоне не отмечены, однако среди обнаруженных экземпляров в осенних сборах (ноябрь 2010 г., глубина 36–46 м) и летних (июнь 2016 г., глубина 84 м) встречены половозрелые самки с яйцами. Быстрое распространение вида в Чёрном море свидетельствует о том, что *D. quadrilobata* хорошо переносит солёность

воды 17–18‰ и способен размножаться в этих условиях.

У румынского побережья Чёрного моря *D. quadrilobata* широко распространился на рыхлых грунтах на глубинах более 10 м, но преимущественно 40–60 м, и стал характерным видом в сообществе *Modiolula phaseolina*, где его средняя плотность составляла 974, а максимальная – 23 тыс. экз.·м<sup>-2</sup> [Begun et al., 2010; Surugiu, 2012]. В наших материалах *D. quadrilobata* зарегистрирован на глубинах от 17 до 100 м, как на ракушечных грунтах с разной степенью заиливания, так и на пелитово-алевритовых илах. Наибольшей плотности (до 1184 экз.·м<sup>-2</sup>) популяция этого вида достигала в северо-западной части моря в районе филофорного поля Зернова на глубине 30–50 м в сообществе *Mytilus galloprovincialis*. У южного берега Крыма *D. quadrilobata* обнаружен преимущественно на больших глубинах, предельных для обитания макробентоса в Чёрном море (80–100 м), в сообществе *M. phaseolina*, а в районе Керченского предпроливья также в сообществах *Pachycerianthus solitarius*, *Terebellides stroemi* [Ревков и др., 2013]. Численность его на этих глубинах была невелика, однако встречаемость в сообществе *M. phaseolina* достигала 50%. Представляет интерес такое широкое

батиметрическое распространение этого вида в Чёрном море. Известно, что *D. quadrilobata* имеет две экологические формы, отличающиеся типом репродуктивного развития [Blake, 1969; 1971]. Обе формы размножаются в зимнее время, а их оптимальный температурный режим развития колеблется в пределах соответственно 6–10 и 10–15 °С [Blake, 1969]. Основная зона сообщества иловой мидии в Чёрном море располагается на глубине 20–50 м с ядром в районе 30–40 м [Заика и др., 1990]. Вертикальная структура вод Чёрного моря отличается тем, что верхний слой (до 50–55 м) значительно прогревается в летний сезон, в самом поверхностном слое температура воды в летнее время может достигать 28–29 °С, на глубине 35–40 м она поднимается лишь до 11–13 °С, глубже 50–55 м залегает квазиоднородный слой с температурой воды около 8 °С [Иванов, Белокопытов, 2011]. Именно на глубине более 40–50 м в Чёрном море существуют устойчивые поселения *M. phaseolina* и одноимённое сообщество [Киселёва, 1981; Заика и др., 1990]. Если в Чёрном море присутствуют обе экологические формы *D. quadrilobata*, то можно предположить, что именно температурными условиями объясняется то, что экологическая ниша, занятая этим видом в Чёрном море приурочена к сообществам *M. galloprovincialis* и *M. phaseolina*.

### *Streblospio gynobranchiata*

Rise & Levin, 1998

Вид впервые описан из Мексиканского залива [Rice, Levin, 1998]. Он был выделен из известного ранее вида *Streblospio benedicti* Webster, 1879, от которого отличается как морфологией, так и особенностями биологии и экологии. В настоящее время *S. gynobranchiata* обнаружен у Атлантического побережья Северной и Южной Америки [Mahon et al., 2009], у берегов Турции в Эгейском и Мраморном морях [Cinar et al., 2005; Çinar et al., 2009]. В 2004 г. популяция этого вида обнаружена в южной части Каспийского моря [Taheri et al., 2008]. В Чёрном море *S. gynobranchiata* зарегистрирован в 2007 г. в сборах макрозообентоса из Севастопольской бухты (44°37'25" с. ш., 33°33'36" в. д.) [Болтачева, 2008]. В 2001 г. в Новороссийском

порту обнаружено поселение *Streblospio* sp. [Мурина и др., 2008]. Дальнейшие исследования показали, что эти полихеты также относятся к виду *S. gynobranchiata* [Radashevsky & Selifonova 2013].

Единственная находка представителя этого рода была отнесена к виду *Streblospio shrubsolii* (Buchanan, 1890), указанному из распреснённого оз. в Болгарии [Маринов, 1977]. Впоследствии при регулярных исследованиях донной фауны Чёрного моря, в том числе Севастопольской бухты, представители данного рода обнаружены не были [Kurt-Şahin, Çinar, 2012]. Таким образом, поскольку *S. gynobranchiata* не был указан в более ранних биологических исследованиях, проведённых в Чёрном море, он был классифицирован как вселенец [Radashevsky, Selifonova 2013; Boltachova et al., 2015; Виноградов и др., 2018].

*S. gynobranchiata* присуще развитие с планктотрофной личинкой, продолжительность планктонной стадии в Чёрном море составляла 9–10 суток (при температуре 17–18 °С), а при отсутствии подходящего субстрата задерживалась до 1 месяца [Boltachova et al., 2015]. В связи с этим появление *S. gynobranchiata* в Эгейском, Каспийском, Чёрном морях, скорее всего, связано с переносом его личинок с балластными водами [Cinar et al., 2005; Taheri et al., 2008]. В настоящее время *S. gynobranchiata* обнаружен в северо-западной части Чёрного моря (Сухой лиман, район Одессы), у кавказского побережья – Большой Утриш, Змеиное оз. (Bolshoi Utrish, Snake Lake) [Radashevsky, Selifonova 2013], в акватории порта Сухуми (Абхазия) [Selifonova, Bartsits, 2018] (рис. 3). Он зарегистрирован также в Керченском проливе, распространился в южной части Азовского моря [Болтачева, Лисицкая, 2019].

В Севастопольской бухте в первые несколько лет после вселения *S. gynobranchiata* плотность его популяции увеличивалась и достигла максимума (703±43 экз.·м<sup>-2</sup>) в 2009 г. В 2013 г. она снизилась до 465±56 экз.·м<sup>-2</sup>, однако встречаемость этого вида оставалась высокой – около 80%. Полихеты обитают на глубине 2–17 м, на заиленных грунтах (содержание алевритово-пелитовой фракции от



52.5 до 94.5%). Максимальная численность червей (2275 экз.·м<sup>-2</sup>) отмечена в вершинной части бухты в эстуарной зоне, где солёность воды снижалась с 17.7 до 14.3‰ [Boltachova et al., 2015]. В эстуарии р. Цемес (Новороссийск) черви обнаружены при солёности 12.9‰ [Radashevsky, Selifonova, 2013], а в устье Дуная при солёности от 17.5 до 0.9‰ [Виноградов и др., 2018]. Полихеты данного рода являются детритофагами, населяющими верхние слои рыхлых грунтов. Они хорошо переносят органическое загрязнение, особенно высокой плотности популяции *S. gynobranchiata* достигают в портовых акваториях. В акватории Новороссийского порта их численность составляла 10 000 экз.·м<sup>-2</sup> [Radashevsky, Selifonova, 2013], в Alsancak Harbour (Izmir Bay, Aegean Sea) – 34 270 экз.·м<sup>-2</sup> [Çinar et al., 2005]. В илистых грунтах глубоководного судового канала Дунай – Чёрное море в 2016 г. на глубине 5.5 м отмечена численность 46 470 экз.·м<sup>-2</sup> [Виноградов и др., 2018].

#### ***Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004**

Нативный ареал вида – предположительно, атлантическое побережье либо Европы, либо Северной Америки. Типовое местообитание – Балтийское море. Также вид указан для Северного моря, побережья Канады и Калифорнии [Sikorski, Bick, 2004; Syomin et al., 2017]. Балтику активно осваивают несколько морфологически очень схожих видов рода *Marenzelleria*, в том числе, *M. neglecta* [Максимов, 2010; Кочешкова, Ежова, 2018]. Определение этих близкородственных видов на основе морфологических признаков вызывает некоторые затруднения, и в настоящее время определение видов рода *Marenzelleria* желательно подтверждать методами генетического анализа [Sikorski, Bick, 2004].

В 2014 г. черви рода *Marenzelleria* были обнаружены в Таганрогском заливе Азовского моря, куда они попали, по-видимому, с балластными водами судов, идущих из северной Атлантики и Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы [Сёмин и др., 2016]. В дальнейшем полихеты распространились в другие районы Азовского моря, и уже были зарегистрированы в Чёр-

ном море – в Керченском проливе (45°09'34" с. ш., 36°35'59" в. д.) и у побережья Таманского п-ова [Syomin et al., 2017]. В результате генетических исследований экземпляры из Азовского моря были определены как *Marenzelleria neglecta* [Syomin et al., 2017]. Нами *Marenzelleria* обнаружена в 2016 г. у западного побережья Крыма, на глубине 25 м, на песчано-ракушечном грунте (рис. 3).

Учитывая возможность проникновения вида на черноморский шельф Крыма из Азовского моря, мы предполагаем, что это – *M. neglecta*, однако в дальнейшем необходимы детальные, включая генетические, исследования образцов из Чёрного моря. Принимая во внимание, что этот вид освоил как Балтийское, так и Азовское моря, видимо, уже в ближайшие годы следует ожидать широкого распространения его в Черноморском бассейне.

#### ***Hyboscolex cf. pacificus* (Moore, 1909)**

Типовое местообитание – залив Монтерей (Тихоокеанское побережье Северной Америки). *H. cf. pacificus* – тихоокеанский низкобореальный амфиацифический вид, распространён у берегов Канады, в Японском море, у южных Курильских островов, в прибрежье Японии и Сахалина [Бужинская, 1985; Lisitskaya et al., 2019]. Сведений о биологии скалибрегматид крайне мало, так как они в сборах встречаются редко [Blake, 1981]. Известно, что эти полихеты предпочитают обитать на илистых грунтах, трубок не строят. Для некоторых видов есть данные о том, что они поднимаются в толщу воды в период размножения, размножаются на первом году жизни, живут не менее двух лет [Blake, 2015; Pamungkas, 2015]. О личиночном развитии представителей этого семейства сведений нет.

В 2017 г. впервые в Чёрном море в одной из бухт Севастополя (44°36'29.6" с. ш., 33°26'32.3" в. д.) обнаружен *H. cf. pacificus*. Вид относится к семейству Scalibregmatidae, представителей которого ранее не отмечали в Азово-Черноморском бассейне [Kurt-Şahin, Çinar, 2012]. Полихета найдена на песчаном грунте на глубине 15 м, при температуре воды 19.3 °С, солёности – 17.7‰ [Lisitskaya et al., 2019]. С учётом слабой изученности

биологии развития полихет этого семейства, сложно строить предположения о путях проникновения *H. cf. pacificus* в Чёрное море.

*H. cf. pacificus* найден нами в бентосных пробах в живом виде и впоследствии содержался в аквариуме с черноморской водой около полугода, что свидетельствует о возможности обитания данного вида в водах с пониженной солёностью. *H. cf. pacificus* – крупная полихета с характерными морфологическими особенностями была обнаружена в акватории, где проводятся многолетние регулярные исследования донной фауны. То, что её никогда не находили ранее, позволяет полагать, что данный вид отсутствовал в Чёрном море и его следует считать возможным вселенцем.

### *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873)

Первоначально вид был описан для Атлантического побережья Северной Америки, позже обнаружен в Мексиканском заливе, у берегов Европы, Западной Африки, в Средиземном море, а затем у берегов Южной Америки, Японии и Китая [Zibrowius, 1971; Sun et al., 2017]. Некоторые исследователи считали *H. dianthus* вселенцем в Средиземное море, другие – криптогенным видом [Streftaris, Zenetos, 2006].

В 2009 г. на устрицах *Crassostrea gigas*, выращиваемых в районе Севастополя (44°35'06" с. ш., 33°24'16" в. д.), обнаружен новый для Чёрного моря вид семейства Serpulidae – *H. dianthus* [Болтачева и др., 2011]. Детальный генетический анализ черноморских экземпляров *H. dianthus* при сравнении их с материалом из разных районов Мирового океана показал, что они наиболее близки к особям из Мексиканского залива (Техас), и интродуцированы в Чёрное море напрямую из американской популяции [Sun et al., 2017].

Черви строят трубки из углекислого кальция, приросшие к субстрату по всей длине. В плотных поселениях полихеты образуют корку на субстрате. В Средиземном море *H. dianthus* встречается от уреза воды до глубины 30 м в обрастании моллюсков, камней, причалов и может образовывать рифы высотой до 1 м [Bianchi, Morri, 2001]. Обитает в широком диапазоне температур (от 5 до 30 °С) и солёности (от 1 до 50‰) [Bastida-Zavala, Ten Nove, 2002; Zibrowius, 1971].

В Чёрном море в настоящее время полихеты этого вида обнаружены на каменистых субстратах по всей акватории бухт Севастополя, в Балаклавской бухте, у западного побережья Крыма (Донузлав) (рис. 5). Также они найдены на раковинах двустворчатых

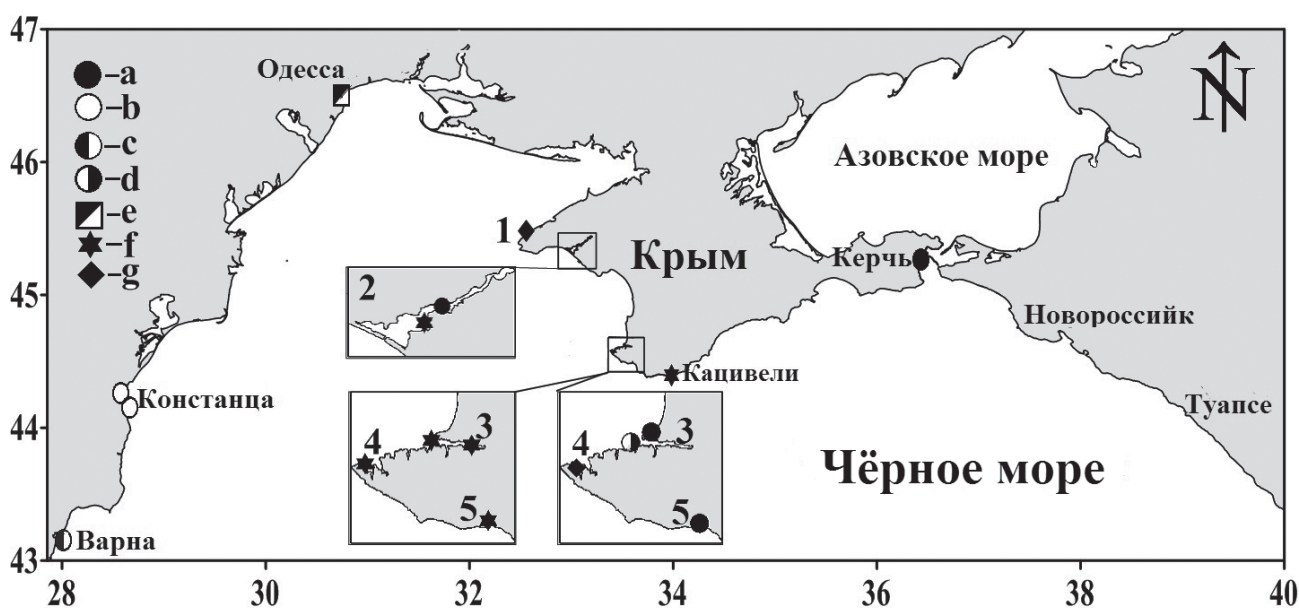


Рис. 5. Места находок в северной части Чёрного моря: *Ficopomatus enigmaticus* (a – собственные данные; b – [Surugiū, 2005a]; c – [Маринов, 1977]; d – [Гринцов, Мурина, 2002]; e – [Шурова, Лосовская, 2003]); *Hydroides dianthus* (f – собственные данные); *Pseudopotamilla cf. reniformis* (g – собственные данные). Районы: 1 – мыс Тарханкут, 2 – оз. Донузлав, 3 – Севастопольская бухта, 4 – Казачья бухта, 5 – Балаклавская бухта.

моллюсков – *M. galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889). Оседая на раковины моллюсков *H. dianthus* формирует трубки, которые по мере роста препятствуют раскрытию створок раковины. В 2009 г. на устричной ферме в Севастопольской бухте максимальная плотность этого вида достигала 30 экз. на створку мидии *M. galloprovincialis*. В 2015 г. в биотопе камней в этом же районе на глубине 0–2 м встречаемость *H. dianthus* составляла 34%, а плотность достигала 252 экз.·м<sup>2</sup>.

Серпулиду *H. dianthus* относят к опасным инвазивным видам, в настоящее время активно распространяющимся в различные районы Мирового океана [Sun et al., 2017]. В случае дальнейшего расселения в Чёрном море, этот вид может оказать негативное воздействие на аборигенные виды моллюсков, объекты маркикультуры и гидротехнические сооружения.

### ***Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923)**

Данный представитель семейства Serpulidae впервые описан из морского канала у города Кан (устье Сены, Франция) [Fauvel, 1927]. О нативном ареале *F. enigmaticus* нет общепринятого мнения [Styan et al., 2017]. Эта рифообразующая полихета вторглась в эстуарии по всему миру, за исключением тропиков, оказывая экологический и экономический вред. В настоящее время вид очень широко распространён, его ареал охватывает Атлантику, моря Средиземноморского бассейна, Индийский и Тихий океаны, побережье Австралии, Новой Зеландии [Dittmann et al., 2009; Charles et al., 2018; Yee et al., 2019]. В связи с тем, что вид имеет давнюю историю расселения, начальные этапы которого не были задокументированы, его статус как вселенца вызывает сомнения. Однако, учитывая, что *F. enigmaticus*, как и другой, распространённый повсеместно вид-обрастатель *Amphibalanus improvisus*, многие исследователи традиционно относят к вселенцам, в настоящей работе мы приводим данные по распространению этого вида в Чёрном море.

В Чёрном море *F. enigmaticus* впервые был найден в пресноводном реликтовом оз. Палеостоми на западном побережье Кав-

каза (42°07'44.81" с. ш., 41°43'03.70" в. д.) [Annenkova, 1929]. В дальнейшем вид отмечен в озёрах и лиманах на болгарском и румынском побережьях [Маринов, 1977]. В 2001 г. *F. enigmaticus* был зарегистрирован в обрастании в Одесском порту [Шурова, Лосовская, 2003] и на волнорезах в районе Севастополя, где численность полихеты достигала 1242 экз.·м<sup>2</sup> [Гринцов, Мурина, 2002]. *F. enigmaticus* – эвригалинный вид, выживает при широком диапазоне солёности от 0.5 до 55‰, оптимальными условиями являются температура 9.6–27.2 °С, солёность 9.5–30‰ [Шурова, Лосовская, 2003]. При пониженной солёности (0.5–18‰) образует массовые поселения на субстратах различного типа: пластике, металле, дереве, камне [Charles et al., 2018]. Довольно устойчивый к загрязнению, *F. enigmaticus* чувствителен к волновому воздействию и предпочитает обитать в акваториях со спокойным ветро-волновым режимом [Dittmann et al., 2009].

Нами данный вид зарегистрирован в небольших количествах (до 50 экз.·м<sup>2</sup>) в оз. Донузлав, в Севастопольской и Балаклавской бухтах. Скопление полихет с высокой численностью обнаружено в 2015 г. на глубине 1.5 м в довольно закрытой Камышбурунской бухте в районе Керчи (рис. 5). В 2019 г. крупные колонии этого вида также были зарегистрированы в этом же районе на глубине 0.2 м. В последние десятилетия *F. enigmaticus* постоянно отмечают в обрастании стенок аквариумов севастопольского Аквариум-музея.

### ***Pseudopotamilla cf. reniformis* (Bruguère, 1789)**

Длительное время *P. reniformis* (сем. Sabellidae) – вид, первоначально описанный из Исландии, считали широко распространённым от арктических широт до субтропических вод, в том числе его указывали для Средиземного моря [Fauvel, 1927; Жирков, 2001; Kolbasova et al., 2013]. В настоящее время систематический статус представителей этого вида из различных местообитаний пересмотрен, черви отнесены к разным видам рода *Pseudopotamilla* [Сапа, 2007; Knight-Jones et al., 2017]. В результате распространение *P. reniformis* ограничивают холодными северными водами, а вид,

обитающий в умеренных и тропических водах (в Великобритании, Франции, Испании, Адриатике, Красном море, Аравийском заливе), относят к *Pseudopotamilla saxicava* [Knight-Jones et al., 2017]. Находки *P. reniformis* в восточном Средиземноморье, видимо, также надо относить к *P. saxicava* [Faulwetter et al., 2017]. Эти два вида отличаются экологическими особенностями, *P. reniformis* образует плотные агрегации на твёрдых субстратах среди зарослей ламинарии, а *P. saxicava* является видом, сверлящим раковины моллюсков и известковые субстраты [Kolbasova et al., 2013; Faulwetter et al., 2017].

В 2003 г. в районе Севастополя в бухте Казачья (44°34'41.33" с. ш., 32°24'29.86" в. д.) на глубине 3 м были обнаружены полихеты, идентифицированные как *P. reniformis* (рис. 5). В 2011 г. у мыса Тарханкут (западное побережье Крыма) этот вид был найден на глубине 2–3 м [Boltachova, Lisitskaya, 2016]. Полихеты обнаружены в материалах, собранных в зоне каменистых россыпей, причём в пробах были организмы, как эпифауны, так и инфауны, поэтому трудно сказать, откуда были извлечены черви. Полихеты находились в тонких, полупрозрачных трубках, инкрустированных мелкими песчинками.

*P. reniformis* – обитатель каменистых грунтов верхней сублиторали морей с океанической солёностью. Полихеты строят тонкие кожистые трубки, могут образовывать агрегации с губками, асцидиями. В Белом море этот вид образует плотные поселения на глубинах 6–25 м, хорошо переносит низкие температуры и солёность 24–25‰ [Kolbasova et al., 2013]. В Чёрном море температура воды во время сбора материала составляла 23–24 °С, солёность 17–18‰, в зимнее время температура на такой глубине опускается до 6–8 °С [Иванов, Белокопытов, 2011]. Размножение *P. reniformis* изучено недостаточно, предполагают, что они размножаются половым путём и имеют лецитотрофных личинок, а также бесполом путём (архитомия) [Knight-Jones et al., 2017]. В Белом море бесполое размножение, по-видимому, играет решающую роль для формирования агрегаций *P. reniformis*, и в течение зимы 95% популяции размножается бесполом путём [Kolbasova et al., 2013].

Представляют интерес способы инвазии этого вида в Чёрное море. Можно предположить, что *P. cf. reniformis* проник в Чёрное море либо с обрастаниями судов, либо на стадии пелагической личинки с балластными водами. Впервые *P. cf. reniformis* был найден недалеко от портовой зоны г. Севастополя, а спустя 8 лет обнаружен в другом районе моря, удалённом от портов и населённых пунктов. Это может свидетельствовать о том, что *P. cf. reniformis* уже распространился у побережья западного Крыма и, возможно, имеет планктонную расселительную стадию в своём жизненном цикле.

Учитывая новые данные о систематике рода, требуется уточнение видовой принадлежности черноморских образцов *Pseudopotamilla*, для чего необходимы дальнейшие исследования морфологии червей и их образа жизни.

### Обсуждение

Среди десяти черноморских полихет-вселенцев лишь два вида – *P. websteri* и *H. dianthus* представляют опасность для моллюсков, живущих в природных биотопах, а также выращиваемых на мидийно-устричных фермах, и могут быть отнесены к инвазивным видам.

В систематическом плане наибольшим количеством видов (5) представлено сем. Spionidae, что не удивительно, так как многие виды этого семейства являются эврибионтными и легко приспосабливаются к новым условиям среды, в том числе с высоким уровнем эвтрофирования [Surugiu, 2005b; Cinar et al., 2009; Radashevsky, Selifonova, 2013]. Среди полихет-вселенцев в морских экосистемах широко представлены также виды семейств Serpulidae и Sabellidae [Звягинцев и др., 2011; Sun et al., 2017]. Кроме обсуждаемых выше черноморских вселенцев *F. enigmaticus*, *H. dianthus* и *P. reniformis*, представляет интерес задокументированная находка *Sabella pavonina* Savigny, 1920 [Boltachova et al., 2017]. Вид *S. pavonina*, обнаруженный в прибосфорском районе, известен из Средиземного моря, и, в связи с этим, его можно рассматривать как криптогенный вид. Дальнейшее распространение этой крупной сабеллиды в

акватории Чёрного моря обогатило бы фауну полихет данного бассейна.

Способы проникновения чужеродных видов полихет в Чёрное море могли быть различными (рис. 6). Большая часть из них могла быть завезена на пелагической стадии развития с балластными водами судов. Так, при исследовании балластных вод семи танкеров, пришедших в Севастопольский морской рыбный порт в 2002 г., в двух были обнаружены личинки чужеродных донных беспозвоночных. В пробе танкера «Arisbe» обнаружены личинки полихет численностью более 10 тыс. экз.·м<sup>-3</sup>, абсолютное большинство их принадлежало к семейству Spionidae, из них около 90% – личинки полидориин [Болтачев и др., 2003]. Представители данного семейства, как правило, имеют длительную пелагическую стадию развития, что способствует их активному расселению. Полихета-перфоратор *P. websteri*, помимо балластных вод, могла быть экспортирована в Чёрное море с объектами марикультуры. Для *P. cf. reniformis* личиночная стадия развития неизвестна. Если всё же данный вид имеет пелагическую стадию, то

проникновение его, как и другой сабеллиды *S. pavonina*, в Чёрное море могло произойти естественным путём, так как данные виды обитают в Средиземном море. Учитывая, что *P. cf. reniformis* и *H. dianthus*, как и *F. enigmaticus*, являются обрастателями, эти виды могли быть завезены также с обрастанием на днищах судов.

В пространственном плане чужеродные виды полихет распределились в бентали северной части Чёрного моря следующим образом: 4 вида (*P. websteri*, *P. cf. reniformis*, *H. dianthus*, *F. enigmaticus*) – в биотопе скал и каменистых россыпей, 6 видов (*S. tentaculata*, *P. cornuta*, *S. gynobranchiata*, *D. quadrilobata*, *M. neglecta*, *H. cf. pacificus*) – в биотопе рыхлых грунтов, причём на рыхлых грунтах виды заняли отличающиеся по глубине экологические ниши (рис. 6).

К сожалению, исследования бентоса на твёрдых субстратах проводят гораздо реже, чем на рыхлых грунтах, что связано как с методической сложностью, так и с меньшей представленностью этих субстратов в Чёрном море по сравнению с рыхлыми грунтами.



Рис. 6. Схема векторов вселения экзотических видов полихет и их распространения в биотопах Чёрного моря

*F. enigmaticus* – наиболее «старый» из вселенцев, обитающий здесь около 100 лет, его редко обнаруживают, видимо, как раз по этой причине. Данный вид, как правило, присутствует в небольших количествах в обрастаниях гидротехнических сооружений, днищ судов, но иногда образует обширные поселения в маргинальных биотопах. Два других вида – *P. websteri* и *H. dianthus* первоначально были обнаружены на культивируемых устрицах, и лишь позже, вследствие исследований специальной направленности – с целью поиска этих червей, найдены и на каменистых субстратах. Возможно, крайней редкостью проведения исследования полихет в зоне каменистых россыпей объясняется всего два случая обнаружения *P. cf. reniformis*. Видимо, более детальные исследования фауны твёрдых субстратов, особенно мелких видов полихет, могут принести много нового. В отношении *H. dianthus* следует отметить, что на каменистых субстратах в районе юго-западного Крыма (где проведено относительно большое количество исследований), данный вид обладает высокой встречаемостью и стал характерным видом в сообществе *Mytilaster lineatus*.

На рыхлых грунтах в мелководной зоне бухт, лиманов, в акваториях портов широко распространены *P. cornuta* и *S. gynobranchiata*. В эвтрофированных полузамкнутых акваториях они являются массовыми, нередко доминирующими по численности видами макробентоса. *P. cornuta* характеризуется способностью заселять нарушенные и загрязнённые биотопы и создавать в короткий срок популяции высокой плотности [Radashevsky, 2005]. По своей устойчивости к дефициту кислорода и присутствию сероводорода *P. cornuta* конкурирует с полихетой *Capitella capitata* [Виноградов и др., 2018]. В северо-западной части Чёрного моря *P. cornuta* стала массовым видом в эвтрофированных акваториях на чёрных и тёмно-серых илах с запахом сероводорода. В акватории Одесского порта *P. cornuta* является одним из руководящих видов. В Каркинитском заливе *P. cornuta* входит в состав сообществ *M. lineatus*, *Chlamys glabra*, *Loripes lacteus*. Вид *S. gynobranchiata* стал массовым в бентосе Севастопольской и Новороссийской бухт. В Севастопольской

бухте *S. gynobranchiata* является характерным видом в сообществах *Cerastoderma glaucum* и *Anadara kagoshimensis*.

На рыхлых грунтах мелководной зоны распространён также *S. tentaculata*, однако он обитает преимущественно у открытых побережий (вдоль берегов Крыма и Кавказа). Этот вид встречается на заиленном ракушечнике, песчано-илистом грунте в сообществах *Chamelea gallina*, *Gouldia minima*, *Pitar rudis*, *Pitar rudis* – *Upogebia pusilla*. Единственный вселенец, освоивший глубоководную зону обитания в бентосе Чёрного моря – *D. quadrilobata*. Диполидора не зарегистрирована на глубине менее 20 м, наибольшие скопления образует в сообществе иловой мидии *Mytilus galloprovincialis* (на глубине 30–50 м), а также стала характерным видом в наиболее глубоководных черноморских сообществах *Modiolula phaseolina*, *Pachycerianthus solitarius*, *Terebellides stroemi*.

После регистрации чужеродного организма в водоёме встаёт вопрос о дальнейшей его судьбе. Известно, что вселение чужеродных организмов проходит несколько стадий (этапов) [Зенкевич, 1940] и может закончиться натурализацией данного вида в водоёме или его исчезновением. У нас нет данных регулярных наблюдений об этапах вселения полихет, вследствие чего мы можем лишь приблизительно оценить стадию натурализации полихет-вселенцев в Черноморском бассейне. Достаточно уверенно можно судить только о *P. cornuta* и *S. tentaculata*, которые находятся на стадии стабилизации (по [Зенкевич, 1940]). Это виды, вселившиеся в Чёрное море более 60 лет назад.

Имея относительно длинный ряд наблюдений по Севастопольской бухте, мы можем предположить, что здесь *S. gynobranchiata* завершил стадию «экологического взрыва». Однако, данные из других районов Чёрного моря свидетельствуют, что в настоящее время происходит активное расселение *S. gynobranchiata* по бухтам и заливам. Отсутствие регулярных исследований бентоса на шельфе северо-западной части не позволяет оценить состояние популяции *D. quadrilobata*, однако по данным, полученным за 10 лет у южного побережья Крыма, можно с большой

осторожностью предположить, что этот вид находится на стадии замедления размножения. В отношении *H. dianthus* можно лишь утверждать, что данный вид, как и обсуждаемые выше пять видов-вселенцев, стал постоянным представителем донной фауны Чёрного моря. Какова же будет дальнейшая судьба таких видов, как *P. websteri*, *M. neglecta*, *P. cf. reniformis*, *H. cf. pacificus*, покажет будущее.

Мы полагаем, что, в условиях обеднённости видового состава донных сообществ северной части Чёрного моря, полихеты-вселенцы стали потреблять недоиспользуемые ресурсы и вселение большинства из них обогатило ценотические системы бентали Чёрного моря.

### Заключение

В биотопах северной части Чёрного моря зарегистрировано 10 экзотических видов многощетинковых червей, относящихся к 5 семействам. Наибольшим количеством видов (5) представлено семейство Spionidae, 2 вида относятся к семейству Serpulidae, по 1 – к семействам Pilargiidae, Scalibregmatidae, Sabellidae. Лишь 2 вида – *Polydora websteri* и *Hydroides dianthus*, поселяясь на (в) раковинах аборигенных видов моллюсков, а также на культивируемых устрицах и мидиях, представляют для них опасность и могут быть отнесены к инвазивным. Большинство видов могли быть завезены в черноморский бассейн на пелагической стадии с балластными водами, а некоторые – в обрастании на днищах судов. В бентали северной части Чёрного моря полихеты-вселенцы распределены следующим образом: 4 вида – в биотопе скал и каменистых россыпей, 6 видов – в биотопе рыхлых грунтов. На рыхлых грунтах в мелководной зоне закрытых бухт, лиманов и портов широко распространены *Polydora cornuta* и *Streblospio gynobranchiata*. Вид *Sigambra tentaculata* также отмечен на рыхлых грунтах мелководной зоны, но преимущественно у открытых побережий. *Dipolydora quadrilobata* обитает в Чёрном море в широком диапазоне глубин – от 20 до 100 м. В обрастании твёрдых субстратов зарегистрированы *Ficopotamus enigmaticus*, *Pseudopotamilla cf. reniformis* и *Hydroides dianthus*. Полихе-

ты-вселенцы находятся на разных стадиях инвазии, виды *F. enigmaticus*, *P. cornuta*, *S. tentaculata*, *D. quadrilobata*, *S. gynobranchiata*, *H. dianthus* натурализовались и стали характерными в ряде донных сообществ Чёрного моря. *Marenzelleria neglecta* и *Hyboscolex cf. pacificus* обнаружены единично и нуждаются в дальнейших детальном исследовании. Следовательно, приведённый нами список чужеродных видов полихет включает и «сомнительные» виды. Очевидно, что этот список может быть изменён в результате уточнения статуса того или иного вида, а также дополнен уже в ближайшее время новыми видами, которые могут появиться в Чёрном море вследствие интенсификации антропогенной деятельности, увеличивающей перенос морских организмов.

### Благодарности

Выражаем благодарность глубокоуважаемому рецензенту за ценные советы и комментарии, которые позволили улучшить финальный вариант рукописи.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам: «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2) и «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. рег. ААА-А-А18-118021350003-6).

### 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

- Александров Б.Г. Закономерности вселения новых видов в Чёрное море и некоторые подходы к их изучению // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Биол. 2015. № 3–4 (64). С. 29–32.
- Болтачев А.Р., Загородняя Ю.А., Болтачева Н.А., Колесникова Е.А., Романов А.С. Балластные воды как основной антропогенный фактор биологического загрязнения Чёрного моря // Рибне господарство України. 2003. Вып. 1. С. 11–15.
- Болтачева Н.А. Обнаружение нового вида-вселенца *Streblospio gynobranchiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) в Чёрном море // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. №. 4. С. 12.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В. О видовой принадлежности *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) из Балаклавской бухты (Чёрное море) // Морской экологический журнал. 2007. Т. 6. № 3. С. 33–35.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В. Обнаружение *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883) (Annelida: Spionidae) на шельфе Крыма (Чёрное море) // Морской экологический журнал. 2014. Т. 13. №. 1. С. 5–8.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В. Полихеты юго-западной части Азовского моря // Экосистемы. 2019. Т. 19. № 49. С. 133–141.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Лебедевская М.В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10. № 2. С. 34–38.
- Бондаренко А.С. Экология полихет северо-западной части Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2012. 23 с.
- Бондаренко О.С. Структура та багаторічна динаміка таксоцену поліхет Одеського морського регіону (Чорне море) // Наукові записки Тернопільського національного пед. ун-ту. Серія Біологія. 2017. № 3 (70). С. 70–74.
- Бужинская Г.Н. Многощетинковые черви (Polychaeta) Южного Сахалина и их экология. Л.: Наука, 1985. С.72–224. (Исследования фауны морей. Т. 30 (38)).
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. Роль портов и судоходства в формировании морских биот (неполносолёные моря Европы). Одесса: Астропринт, 2018. 500 с.
- Виноградов К.А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // Труды Карадагской биологической станции. 1949. Т. 8. С. 3–84.
- Гринцов В.А., Мурина В.В. Некоторые вопросы экологии полихет – обитателей искусственного рифа прибрежного района Севастополя // Экология моря. 2002. № 61. С. 45–48.
- Жирков И.А. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К, 2001. 632 с.
- Загорская А.С. Макрозообентос рыхлых грунтов северо-восточной части Чёрного моря (Джубга-Кудепста) // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2014. № 3. С. 64–71.
- Заика В.Е., Валовая Н.А., Ревков Н.К., Повчун А.С. Митилиды Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1990. 205 с.
- Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 5–22.
- 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.
- Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых для рыб беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюлл. МОИП. 1940. Т. 49. № 1. С. 19–22.
- Иванов В.А., Белокопытов В.Н. Океанография Чёрного моря. Севастополь: Морской гидрофизический институт, 2011. 212 с.
- Киселёва М.И. О нахождении полихеты *Ancistrosyllis tentaculata* в Чёрном и Красном морях // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 10. С. 1557–1558.
- Киселёва М.И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1981. 165 с.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. 409 с.
- Кочешкова О.В., Ежова Е.Е. Полихеты рода *Marenzelleria* (Spionidae) в юго-восточной Балтике (ИЭЗ РФ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 2. С. 20–29.
- Лисицкая Е.В., Болтачева Н.А., Лебедевская М.В. Новый для фауны Украины вид *Polydora websteri* Hartman, 1943 (Polychaeta: Spionidae) из прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 2. С. 74–80.
- Лосовская Г.В., Золотарёв В.Н. Многощетинковый червь *Polydora limicola* в бентосных сообществах Чёрного моря // Биология моря. 2003. Т. 29. №4. С. 281–283.
- Лосовская Г.В., Нестерова Д.А. О массовом развитии новой для Чёрного моря формы многощетинкового кольчатого червя *Polydora ciliata* sep. *limicola* Appenkova в Сухом лимане (северо-западная часть Чёрного моря) // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 10. С. 1559–1560.
- Лосовская Г.В., Синегуб И.А., Рыбалко А.А. Сравнение видового состава и количественного развития полихет обрастания и бентоса на примере одесского порта // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 51–58.
- Максимов А.А. Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta, Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 18–31.
- Маринов Т. Многощетинности червей (Polychaeta) – Фауна на България. София: Изд-во Бълг. АН, 1977. Т. 6. 258 с.
- Микашавидзе Э.В. О новых находениях некоторых видов полихет, моллюсков и ракообразных на шельфе юго-восточной части Чёрного моря // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, вып. 9. С. 1415–1417.



- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Общая характеристика фауны Чёрного и Азовского морей // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 316–324.
- Мурина В.В., Селифонова Ж.П., Мельник В.Ф. Находка многощетинкового червя *Streblospio* sp. (Polychaeta: Spionidae) в Новороссийском порту Чёрного моря // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 1. С. 46.
- Ревков Н.А., Болтачева Н.А., Алемов С.В. Макрозообентос / Геологические, геоэкологические, гидроакустические, гидроэкологические исследования шельфа и континентального склона украинского сектора Чёрного моря. Киев, 2013. С. 124–134.
- Сёмин В.Л., Сикорский А.В., Коваленко Е.П., Булышева Н.И. Вселение представителей рода *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Polychaeta: Spionidae) в дельту Дона и Таганрогский залив // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 109–120.
- Ушаков П.В. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР (Polychaeta). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 272–273.
- Фроленко Л.Н., Живоглядова Л.А., Ковалёв Е.А. Результаты исследований зообентоса северо-восточной части Чёрного моря по данным 2016–2017 гг. // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2. № 4. С. 85–97. (<http://journal.azniirkh.ru>, [www.azniirkh.ru](http://www.azniirkh.ru) ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online).
- Шурова Н.М., Лосовская Г. Новые данные о расселении черноморского интродуцента – полихеты *Mercierella enigmatica* // Вестник зоологии. 2003. Т. 37. № 6. С. 77–78. (<http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/3779>).
- Achari G.P. Kumaraswamy. Studies on new or little known polychaetes from the Indian seas 4. On a new record of *Sigambra tentaculata* (Treadwell) (Pilargidae), from the southwest coast of India along with observations on its early larval stages // Journal of the Marine Biological Association of India. 1975. Vol. 17. No. 2. P. 238–241.
- Al-Yamani F., Boltachova N., Revkov N., Makarov M., Grintsov V., Kolesnikova E., Murina V. Winter species composition, diversity and abundance of macrozoobenthos in Kuwait's waters, Arabian Gulf // ZooKeys. 2009. Vol. 31. P. 17–38.
- Annenkova N. Polychaeten aus dem Reliktsee Palaostom (West-Kaukasus) und den mit ihm verbundenen Flüssen / D A N SSSR. 1929. No. 6. P. 138–140.
- Bastida-Zavala J.R., Ten Hove H.A. Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Western Atlantic Region // Beaufortia. 2002. Vol. 52. No. 9. P. 103–178.
- Begun T., Teacă A., Gomoiu M.T. State of the macrobenthos within *Modiolus phaseolinus* biocoenosis from Romanian Black Sea continental shelf // Geo-Eco-Marina. 2010. Vol. 16. P. 5–18.
- Bianchi C.N., Morri C. The battle is not to the strong: Serpulida reefs in the lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy) // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2001. Vol. 53. P. 215–220.
- Blake J.A. Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta: Spionidae) // Ophelia. 1969. Vol. 7. P. 1–63.
- Blake J.A. Revision of the Genus *Polydora* from the East Coast of North America (Polychaeta: Spionidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. 1971. Vol. 75. P. 1–32.
- Blake J.A. The Scalibregmatidae (Annelida: Polychaeta) from South America and Antarctica collected chiefly during the cruises of the R/V Anton Bruun, R/ V Hero and USNS Eltanin // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1981. Vol. 94. No. 4. P. 1131–1162.
- Blake J.A. Family Spionidae Grube, 1850. Including a review of the genera and species from California and a revision of the genus *Polydora* Bosc, 1802 // In: Blake J.A., Hilbig B. & Scott P.H. (Eds.). Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 6. The Annelida Part 3. Polychaeta: Orbiniidae to Cossuridae. Santa Barbara, California: Santa Barbara Museum of Natural History, 1996. P. 81–223.
- Blake J.A. New species of Scalibregmatidae (Annelida, Polychaeta) from the East Antarctic Peninsula including a description of the ecology and post-larval development of species of *Scalibregma* and *Oligobregma* // Zootaxa. 2015. Vol. 4033(1). P. 57–93. doi.org/10.11646/zootaxa.4033.1.3
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V. The First Finding of *Pseudopotamilla reniformis* (Bruguière, 1789) (Annelida, Sabellidae) in the Subtidal Zone of the Black Sea // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 3. P. 205–208.
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V., Podzorova D.V. The population dynamics and reproduction of *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae), an alien polychaete worm, in the Sevastopol Bay (Black Sea) // Ecologica Montenegrina. 2015. No. 4. P. 22–28.
- Boltachova N., Lisitskaya E., Sergeeva N. The first finding of *Sabella pavonina* Savigny, 1920 (Annelida: Sabellidae) in the Black sea // Journal of Mediterranean / Black Sea Environment. 2017. Vol. 23. No. 3. P. 216–221. ([http://www.blackmedjournal.org/pdf/216-221\\_Boltachova.pdf](http://www.blackmedjournal.org/pdf/216-221_Boltachova.pdf)).
- Capa M. Taxonomic revision and phylogenetic relationships of apomorphic sabellids (Polychaeta) from Australia // Invertebrate Systematics. 2007. Vol. 21. P. 537–567.
- Castelli A., Abbiati M., Badalamenti F., Bianchi C.N., Cantone G., Gambi M.C., Giangrande A., Gravina M.F., Lanera P., Lardicci C., Somaschini A. & Sordino P. Annelida Polychaeta, Pogonophora, Echiura, Sipuncula // In: Minelli A., Ruffo S. & La Posta S. (Eds.). Checklist delle specie della fauna italiana. Vol. 19. Annelida: Polychaeta, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. Edizioni Calderini, Bologna, 1995. P. 1–45.
- Charles M., Faillettaz R., Desroy N., Fournier J., Costil K. Distribution, associated species and extent of biofouling “reefs” formed by the alien species *Ficopomatus enigmaticus* (Annelida, Polychaeta) in marinas // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2018. P. 164–175. doi.org/10.1016/j.ecss.2018.07.007.
- Çinar M.E., Balkis H., Albayrak S., Dağlı E., Karhan S.U. Distribution of polychaete species (Annelida: Polychaeta) on the polluted soft substrate of the Golden Horn Estuary (Sea of Marmara), with special emphasis on

- alien species // Cahiers de Biologie Marine. 2009. Vol. 50. (1). P. 11–17.
- Çınar M.E., Dağlı E., Kurt Şahin G. Checklist of Annelida from the coasts of Turkey // Turkish Journal of Zoology. 2014. Vol. 38. P. 734–764. doi:10.3906/zoo-1405-72.
- Çınar M.E., Ergen Z., Dağlı E., Petersen M.E. Alien species of spionid polychaetes (*Streblospio gynobranchiata* and *Polydora cornuta*) in Izmir Bay, eastern Mediterranean // Journal of the Marine Biological Associations of the United Kingdom. 2005. Vol. 85. P. 821–827.
- Dauvin J.C., Dewarumez J.M., Gentil F. Liste actualisée des espèces d'Annélides Polychètes présentes en Manche // Cahiers de Biologie Marine. 2003. Vol. 44. P. 67–95.
- Dittmann S., Rolston A., Bengler S.N., Kupriyanova E.K. Habitat requirements, distribution and colonisation of the tubeworm *Ficopomatus enigmaticus* in the Lower Lakes and Coorong. Report for the South Australian Murray-Darling Basin Natural Resources Management Board, Adelaide. 2009. 99 p.
- Faulwetter S., Simboura N., Katsiaras N., Chatzigeorgiou G., Arvanitidis C. Polychaetes of Greece: an updated and annotated checklist // Biodiversity Data Journal. 2017. Vol. 5. doi.org/10.3897/BDJ.5.e20997
- Fauvel P. Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Faune de France 16, Paul Lechevalier, Paris, 1927. 494 pp.
- Haigler S.A. Boring mechanism of Inhabiting *Crassostrea virginica* // Am. Zoologist. 1969. Vol. 9. P. 821–828.
- Hocknull Sh.A., Glasby Ch.J. Diversity and ecology of Pilargidae (Annelida: Polychaeta) from the Gulf of Carpentaria and Arafura Sea, northern Australia // Zoosymposia. 2009. Vol. 2. P. 537–550.
- Khaitov V.M., Fokin M.V., Nicolaeva A.M. Structure of communities associated with dense assemblages of the tube-dwelling polychaete *Polydora quadrilobata* Jacobi (Spionidae) in the White Sea // Hydrobiologia. 1999. Vol. 393. P. 221–226. doi.org/10.1023/A:1003500706183
- Knight-Jones P., Darbyshire T., Petersen M.E. & Tovar-Hernández M.A. What is *Pseudopotamilla reniformis* (Sabellidae)? Comparisons of populations from Britain, Iceland and Canada with comments on *Eudistylia* and *Schizobranchia* // Zootaxa. 2017. Vol. 4254 (2). P. 201–220.
- Kolbasova G.D., Tzetlin A.B., Kupriyanova E.K. Biology of *Pseudopotamilla reniformis* (Muller 1771) in the White Sea, with description of asexual reproduction // Invertebrate Reproduction & Development. 2013. Vol. 57. No. 4. P. 264–275.
- Kurt-Şahin G., Çınar M.E. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea // Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment. 2012. Vol. 18. No. 1. P. 10–48.
- Lambeek R.H.D., Valentijn P. Distribution, dynamics and productivity of a colonizing (*Polydora quadrilobata*) and an established (*P. ligni*) polydorid polychaete in Lake Grevelingen: An enclosed estuary in the SW Netherlands // Netherlands Journal of Sea Research. 1987. Vol. 21. P. 143–158.
- Lisitskaya E.V., Boltachova N.A., Nadolny A.A. *Hyboscolex* sp.: the first find of the family Scalibregmatidae (Annelida) in the Black Sea // Invert. Zool. 2019. Vol. 16. No. 3. P. 226–232. doi: 10.15298/invertzool.16.3.03
- Loosanoff V.L., Engle J.B. *Polydora* in oysters suspended in the water // Biol. Bull. 1943. Vol. 85. P. 69–78.
- Mahon A.R., Mahon H.K., Dauer D.M., Halanych K.M. Discrete genetic boundaries of three *Streblospio* (Spionidae, Annelida) species and the status of *S. shrubsolii* // Marine Biology Research. 2009. Vol. 5. No. 2. P. 172–178.
- Moreira J., Parapar J. Redescription of *Sigambra tentaculata* and reestablishment of *S. parva* (Polychaeta, Pilargidae) based upon type material // Cahiers de Biologie Marine. 2002. Vol. 43. P. 99–109.
- Pamungkas J. Species richness and macronutrient content of *wawo* worms (Polychaeta, Annelida) from Ambonese waters, Maluku, Indonesia // Biodiversity Data Journal. 2015. Vol. 3. P. 4251. https://doi.org/10.3897/BDJ.3.e4251
- Radashevsky V.I. Revision of the genus *Polydora* and related genera from the northwest Pacific (Polychaeta: Spionidae) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1993. Vol. 36. P. 1–60.
- Radashevsky V.I. On adult and larval morphology of *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Annelida: Spionidae) // Zootaxa. 2005. Vol. 1064. P. 1–24.
- Radashevsky V.I., Selifonova Zh.P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea // Mediterranean Marine Science. 2013. No.14 (2). P. 261–269.
- Read G.B. Comparison and history of *Polydora websteri* and *P. haswelli* (Polychaeta: Spionidae) as mud-blister worms in New Zealand shellfish // New Zealand J. Mar. Fresh. 2010. Vol. 44. No. 2. P. 83–100. DOI: 10.1080/00288330.2010.482969
- Rice S.A., Levin L.A. *Streblospio gynobranchiata*, a new spionid polychaete species (Annelida: Polychaeta) from Florida and the Gulf of Mexico with an analysis of phylogenetic relationships within the genus *Streblospio* // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1998. Vol. 111 (3). P. 694–707.
- Selifonova Zh.P., Bartsits L.M. First occurrence of the invasive alien species *Streblospio gynobranchiata* (Rice & Levin, 1998) and *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) on the coast of Abkhazia (Sukhum Bay, Black Sea) // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 18. P. 129–132.
- Sikorski A.V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta) // Sarsia. 2004. Vol. 89. P. 253–275. doi.org/10.1080/00364820410002460
- Streftaris N., Zenetos A. Alien Marine Species in the Mediterranean – the 100 ‘Worst Invasives’ and their Impact // Mediterranean Marine Science. 2006. Vol. 7. No. 1. P. 87–118.
- Styan C.A., McCluskey C.F., Sun Y., Kupriyanova E.K. Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida) // Aquatic Invasions. 2017. Vol. 12. No. 1. P. 53–65.
- Sun Y., Wong E., Keppel E., Williamson J.E., Kupriyanova E.K. A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive

- calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding // *Marine Biology*. 2017. Vol. 164: 28. doi.org/10.1007/s00227-016-3058-9
- Surugiu V. Inventory of inshore polychaetes from the Romanian coast (Black Sea) // *Mediterranean Marine Science*. 2005a. Vol. 6. 1. P. 51–73.
- Surugiu V. The use of polychaetes as indicators of eutrophication and organic enrichment of coastal waters: A study case – Romanian Black Sea coast // *Analele Științifice ale Universității “Al.I. Cuza” Iași, s. Biologie animală*. 2005b. Vol. 51. P. 55–62.
- Surugiu V. Data regarding the occurrence of *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883) (Polychaeta: Spionidae) in the Romanian sector of the Black Sea / Aquatic Biodiversity International Conference, 8–11 October 2009. Sibiu, România, 2009. P. 29.
- Surugiu V. Systematics and ecology of species of the *Polydora*-complex (Polychaeta: Spionidae) of the Black Sea // *Zootaxa*. 2012. Vol. 3518. No. 1. P. 45–65.
- Surugiu V., Martín G.S. Taxonomic contribution to the genus *Sphaerosyllis* (Annelida: Syllidae: Exogoninae) in the Black Sea // *Zootaxa*. 2017. Vol. 4329. No. 3. P. 281–291.
- Syomin V., Sikorski A., Bastrop R., Köhler N., Stradomsky B., Fomina E., Matishov D. The invasion of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don river mouth and the Taganrog bay: morphological and genetic study // *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2017. Vol. 97. No. 5. P. 975–984.
- Taheri M., Seyfabadi J., Abtahi B., Foshtomi M.Y. Population changes and reproduction of an alien spionid polychaete, *Streblospio gynobranchiata*, in shallow waters of the south Caspian Sea // *JMBA2 – Biodiversity Records*. 2008. Published on-line: 1–5.
- Yee A., Mackie J., Pernet B. The distribution and unexpected genetic diversity of the non-indigenous annelid *Ficopomatus enigmaticus* in California // *Aquatic Invasions*. 2019. Vol. 14. No. 2. P. 250–266. https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.2.06
- Zibrowius H. Les especes Mediterraneennes du genre *Hydroides* (Polychaeta Serpulidae). Remarques sur le pretendu polymorphisme de *Hydroides uncinata* // *Tethys*. 1971. Vol. 2. P. 691–746.

## DISTRIBUTION OF ALIEN POLYCHAETES IN BIOTOPES OF THE NORTHERN PART OF THE BLACK SEA

© 2020 Boltachova N.A.\*, Lisitskaya E.V.\*\* , Podzorova D.V.\*\*\*

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

e-mail: \*nboltacheva@mail.ru, \*\*e.lisitskaya@gmail.com, \*\*\*podzorova@imbr-ras.ru

On the basis of home material collected in 2001–2019 and literary data the distribution of polychaetes in the northern part of the Black Sea was analyzed. Ten species belonging to five families were registered. The family of Spionidae was represented by five species, two species belonged to the family of Serpulidae, and the families Pilargiidae, Scalibregmatidae, Sabellidae were represented by one species each. In the biotopes of the northern part of the Black Sea, polychaetes were distributed as follows: *Polydora cornuta* Bosc, 1802 and *Streblospio gynobranchiata* Rise & Levin, 1998 were widely distributed on the soft bottom sediments in the shallow zone of semi-closed bays, estuaries and ports. *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) was also recorded on soft sediments in shallow waters, but it lives mainly near the open coasts. *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883) is the only inhabitant of the deep-water zone of the Black Sea. The species *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 and *Hyboscolex* cf. *pacificus* (Moore, 1909) were found sporadically on soft sediments. *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) and *Pseudopotamilla* cf. *reniformis* (Bruguière, 1789) were recorded in fouling of hard substrates, as well as *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), whose status as an invader needs clarification. Two species, *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 and *H. dianthus* that settle on the shells of mollusks, negatively affect them and can be classified as invasive species. In the Black Sea basin, polychaetes were probably introduced at the pelagic stage with ballast waters or in the fouling of ships. The species *F. enigmaticus*, *P. cornuta*, and *S. tentaculata*, which introduced to the Black Sea more than 60 years ago, can be considered fully naturalized.

**Key words:** Annelida, alien species, Polychaeta, Spionidae, Serpulidae, the Black Sea.

## СТРОЕНИЕ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА ВИДОВ РОДА *SYMPHYOTRICHUM* NEES КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ ИНВАЗИВНОСТИ

© 2020 Виноградова Ю.К.<sup>а,\*</sup>, Григорьева О.В.<sup>б,\*\*</sup>, Вергун Е.Н.<sup>б,\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Главный Ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва 127276, Россия

<sup>б</sup> Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришка Национальной академии наук Украины,  
Киев 01014, Украина

e-mail: \*gbsad@mail.ru, \*\*olgrygorieva@gmail.com, \*\*\*en\_vergun@ukr.net

Поступила в редакцию 11.06.2020. После доработки 13.09.2020. Принята к публикации 26.10.2020

Цель исследования – сравнение морфометрических признаков устьичного аппарата культивируемых видов *Symphyotrichum* Nees для оценки адаптационной способности этих чужеродных таксонов. Объект изучения – 11 видов *Symphyotrichum* из коллекции ботанического сада Падуи (Италия): *S. novi-belgii*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. lateriflorum*, *S. puniceum*, *S. × salignum*, *S. × versicolor*, *S. chilense*, *S. cordifolium*, *S. tradescantii*. Приведены оригинальные сведения по морфометрическим признакам устьичного аппарата изученных видов (21 количественный признак). По индексу относительной площади транспирации виды делятся на группы: с высокой (12–14%) относительной площадью транспирации (*S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* и *S. × salignum*), средней (3–7%) площадью (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*) и низкой (0.2–2.0) относительной площадью транспирации (*S. chilense*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii*). Аналогично данным, полученным ранее для видов рода *Solidago*, выявлена положительная корреляция между относительной площадью транспирации и инвазивностью этих чужеродных видов. Выдвинута гипотеза, что высокое значение индекса относительной площади транспирации указывает на большую адаптивность чужеродных видов и может (наряду с другими признаками) быть использовано для прогнозирования дальнейшего расширения их вторичного ареала и повышения шансов стать инвазионным видом.

**Ключевые слова:** *Symphyotrichum*, устьица, чужеродные виды растений, инвазия.

### Введение

Инвазионный статус вида, то есть его способность внедряться в естественные растительные сообщества и наносить экономический или экологический ущерб определяется двумя параметрами – инвазивностью (инвазионной активностью), то есть способностью к инвазии самого вида (species invasiveness) и уязвимостью фитоценоза, то есть способностью растительного сообщества «впустить» этот вид в сообщество (community invasibility) [Richardson, Pyšek, 2006]. В данной статье мы обсуждаем первый параметр и его связь с микроморфологическими признаками растений.

Род *Symphyotrichum* Nees (Asteraceae) естественно произрастает в Северной Америке и включает более чем 90 видов. В Европе этот род представлен 16 чужеродными видами, которые попали сюда путём намеренной интродукции как декоративные растения. Таксономия рода затруднена, поскольку европейские популяции включают растения,

полученные как путём искусственной гибридизации при культивировании, так и путём последующей спонтанной гибридизации в натурализующихся популяциях [Gudžinskis, Petrulaitis, 2016]. Виды рода *Symphyotrichum* культивируются в европейских ботанических садах с XVII в. [Hoffmann, 1996; Jedlicka, Prach, 2006]. Наиболее полная коллекция видов этого рода представлена в старейшем ботаническом саду в г. Падуя (Италия).

В исторической части сада растут: *S. novi-belgii* (L.) G.L. Nesom, *S. novae-angliae* (L.) G.L. Nesom, *S. ciliolatum* (Lindl.) Á. Löve & D. Löve, *S. laeve* (L.) Á. Löve & D. Löve, *S. lateriflorum* (L.) Á. Löve & D. Löve, *S. puniceum* (L.) Á. Löve & D. Löve, *S. × salignum* (Willd. (pro sp.)) G.L. Nesom, *S. × versicolor* (Willd. (pro sp.)) G.L. Nesom, *S. chilense* (Nees) G.L. Nesom, *S. cordifolium* (L.) G.L. Nesom, *S. tradescantii* (L.) G.L. Nesom. Три из них (*S. novi-belgii*, *S. novae-angliae* и *S. × salignum*) относятся к группе инвазионных видов, поскольку широ-

ко расселились в Европе и внедрились в естественные фитоценозы, активно вытесняя из них аборигенные виды, в том числе и охраняемые.

*S. novi-belgii* завезен в Европу около 1710 г. и впервые отмечен одичавшим в Бельгии в 1865 г. [BFIS, 2010]. Этот таксон считается одним из наиболее часто встречающихся в Центральной Европе видов астрочек, где он «демонстрирует широту морфологических и репродуктивных стратегий, присущих агрессивным инвазионным видам». [Stace, 1991; Clement, Foster, 1994; Hoffmann, 1996; Rich, Woodruff, 1996; Hitchmough, Woudstra, 1999; Michalkova, 2004; Nováková, 2008]. Цветет в рудеральных и антропогенно нарушенных местообитаниях и расселяется, в основном, вегетативно [Meusel, Jager, 1992; BFIS, 2010]. Помимо Европы, отмечен как натурализовавшийся в Японии, Австралии и Новой Зеландии [GBIF, 2016]. В Московском регионе одна из наиболее редких американских астрочек [Майоров и др., 2020]. В азиатской России вид указан для Приморья, Сахалина и Хабаровского края [Vinogradova et al., 2020].

*S. × salignum* (*S. lanceolatum* × *S. novi-belgii*) – гибридогенный вид, возникший в Европе [Brouillet et al., 2006]. Уже при первоописании этого вида астрочек К.Л. Вильденов указывал на достаточно широкое его распространение в Центральной Европе: «Habitat in Germania ad ripas Albis, et in Hungaria» («Обитает в Германии по берегам Эльбы и в Венгрии») [Willdenow, 1804]. Известен более чем в половине стран Европы, причём в 19 регионах является инвазионным видом, а в Венгрии *S. × salignum* отнесён к так называемым «видам-трансформерам», то есть к видам – эдификаторам растительных сообществ. В Московском регионе один из самых распространённых таксонов американских астр. Растёт по сырым кюветам и на пустырях, иногда на лесных полянах, местами образует обширные заросли [Майоров и др., 2020]. Вид отмечен во всех флористических районах центра Европейской России [Цвелёв, 1994], занесён в список инвазионных видов северо-запада Европейской России [Гельтман, 2003] и Средней России [Виноградова и др., 2010] и включён в Топ-100 самых опас-

ных инвазионных видов России [Морозова, 2018].

*S. novae-angliae* дичает не столь стремительно, но, поскольку его культивируют в последнее время более широко, чем два предыдущих менее декоративных вида, его вторичный ареал в Европе неуклонно расширяется [Lakušić, Jovanović, 2012]. В Московском регионе немногочисленные находки вида вне современных посадок связаны, видимо, с сохранившимися растениями на месте заброшенных огородов или садов [Майоров и др., 2020]. В азиатской России указан для Сахалина и Хабаровского края [Vinogradova et al., 2020].

Отмечены в ряде стран Европы как натурализовавшиеся также *S. laeve* и *S. × versicolor* [Sârbu, Smarandache, 2015].

В Московском регионе начинают дичать и другие таксоны. Время от времени встречаются по рудеральным местообитаниям *S. laeve*, *S. lanceolatum* (Willd.) Nesom, *S. puniceum* и *S. × versicolor* [Майоров и др., 2020].

В таблице 1, сделанной по данным международной базы данных [Euro+Med, 2020], отражена инвазионная активность видов в Европе.

Устьица выполняют в листьях роль газообмена и значительно различаются по размерам и численности [Smith et al., 1989]. Число устьиц может варьировать как в пределах листа, так и в пределах отдельных особей одного вида [Al Afas et al., 2006]. Оно также может изменяться под влиянием факторов окружающей среды: света, влажности воздуха, влагообеспеченности и концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере [Woodward, Kelly, 1995]. Поскольку количественные характеристики устьиц очень сильно зависят от экологических условий, проводить сравнительный анализ разных таксонов по этим параметрам не всегда представляется возможным. Здесь, в ботаническом саду Падуи, растения произрастают рядом, на одинаковом агрофоне, в полутени, что позволяет сравнивать признаки устьичного аппарата различных видов. Известно, что по морфоанатомическому состоянию листьев можно оценить адаптационные возможности растений [Marin et al., 1988; Киселёва, 2009; Егорова и др., 2016].

Таблица 1. Инвазионная активность видов рода *Symphotrichum* в разных странах Европы

Страна	1	2	3	4*	5	6	7	8	9*	10	11*
Австрия	I	N	I		I			I			
Беларусь	I	I									
Бельгия	I	I	I		I			I			
Болгария	C	N	C								
Великобритания	N	N	N		N		N	N		I	
Венгрия	N	N	N					N			
Германия	N	N	N		N			N			
Греция	N										
Дания	E	I	E								
Ирландия	E	E			C			E			
Испания	C	I			I			I			
Италия	N	N	N	C	E	I		E	C		C
Латвия	E	N									
Литва	N	N									
Молдова	I	I	I								
Нидерланды	E	C	I		I			E			
Норвегия	N	N	E		E			E		E	
Польша	N	N	N	I	E		E	E			
Португалия					I						
Румыния	C	I	I		I			N			
Сербия		I	N					E			
Словакия	I	N	N		N						
Словения	I	I	I		I						
Украина	I	I	I					I			
Финляндия		I									
Франция	N	N	N		N	I		I			
Хорватия	I	I									
Черногория	I	I									
Чехия	N	N	E		E			N		E	
Швейцария	N	I	N			E		I			
Швеция	N	N	E		E						
Эстония	E	I	C								
Всего стран	29	30	22	2	17	3	2	17	1	3	1

Примечание. 1 – *S. novi-belgii*; 2 – *S. × salignum*; 3 – *S. novae-angliae*; 4 – *S. ciliolatum*; 5 – *S. laeve*; 6 – *S. lateriflorum*; 7 – *S. puniceum*; 8 – *S. × versicolor*; 9 – *S. chilense*; 10 – *S. cordifolium*; 11 – *S. tradescantii*; N – натурализовавшийся таксон, I – интродуцированный (чужеродный) таксон, E – единичные находки вида (casual), C – только в культуре. \* В базе данных Euro+Med вид отсутствует, инвазионная активность оценена по собственным данным авторов.

Например, небольшое число устьиц и их малый размер приводит к постоянному открытию устьиц и чрезмерной транспирации, что может свидетельствовать о низкой приспособленности растений к условиям освещённости и влажности.

У амфистоматических листьев численность устьиц обычно больше на нижней по-

верхности листа, чем на верхней, а отношение численности устьиц на верхней стороне листа к общей численности устьиц имеет тенденцию к снижению с уменьшением солнечной радиации [James, Bell, 2000]. У древесных растений плотность устьиц может колебаться от 30 до 1190 на 1 мм<sup>2</sup>, а длина устьица – от 10 до 50 мкм, и часто наблюда-

ется отрицательная корреляция между плотностью и размером устьиц [Hetherington, Woodward, 2003].

Наша предыдущая работа по сравнению параметров устьичного аппарата видов рода *Solidago* L. показала наличие у растений различных стратегий увеличения общей транспирационной площади [Vinogradova et al., 2019]. На клеточном уровне это увеличение размеров устьиц (*S. sempervirens*, *S. altissima*, *S. juncea*) и повышение численности устьиц (*S. altissima*) вплоть до формирования амфистоматических листьев (*S. lepida*, *S. graminifolia*). На организменном уровне стратегия чужеродных видов заключается либо в увеличении площади листовой пластинки, что особенно характерно для розеточных листьев (*S. sempervirens*, *S. juncea*, *S. uliginosa*), либо в увеличении числа листьев на побеге (*S. lepida*), либо в увеличении числа побегов (*S. serotinoidea*, *S. graminifolia*). Наиболее высокий индекс относительной площади транспирации был отмечен у видов, обладающих наиболее высокой инвазивностью (*S. altissima*, *S. serotinoidea*, *S. juncea*). Это позволило нам выдвинуть гипотезу, что этот показатель может (наряду с другими признаками) быть использован для прогнозирования дальнейшего расширения вторичного ареала чужеродных видов и повышения их шансов стать инвазионным видом.

Оценка адаптационных возможностей очень актуальна именно для чужеродных видов, поскольку даёт возможность анализировать темпы натурализации растений во вторичном ареале. Для видов рода *Symphyotrichum* это актуально вдвойне, так как уже несколько видов этого рода «сбежали» из культуры и стали активно внедряться в естественные ценозы.

Цель данной работы – сравнительная характеристика признаков устьичного аппарата культивируемых таксонов рода *Symphyotrichum* для оценки адаптационных возможностей этих чужеродных видов.

### Материалы и методика

Объекты исследования – образцы 11 чужеродных видов рода *Symphyotrichum* из кол-

лекции ботанического сада г. Падуя: *S. novibelgii*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. lateriflorum*, *S. puniceum*, *S. × salignum*, *S. × versicolor*, *S. chilense*, *S. cordifolium*, *S. tradescantii*. В ноябре 2019 г. во время посещения сада с каждого образца было собрано по 2 листа с нижней части побега.

Для изучения особенностей устьичного аппарата использовался метод получения лаковых реплик со свежих листьев. Анализировали следующие микроморфологические признаки: число замыкающих клеток устьиц, длина продольной оси устьица (L), длина экваториальной оси (D), форма устьиц (по соотношению L/D), площадь одного устьица ( $S_{yc}$ ), число устьиц на единицу площади, общая транспирационная площадь (средняя площадь одного устьица, умноженная на число устьиц в поле зрения микроскопа, nS). Эти семь признаков изучены как для верхней, так и для нижней стороны листа, а затем определено их соотношение. Таким образом, устьичный аппарат 11 таксонов характеризуется по 21 количественному признаку.

Морфометрические признаки измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E. Объём пробы для определения размеров устьиц – 40–50 шт. Среднюю площадь устьиц вычисляли по формуле площади эллипса:  $S_{yc} = \pi \times \frac{1}{2}L \times \frac{1}{2}D$ , где L – средняя длина продольной оси устьица, D – средний экваториальный диаметр устьица. Число устьиц (n) подсчитывали не менее чем в 5 полях зрения микроскопа при увеличении  $\times 1500$  (размер поля зрения при этом увеличении составляет 39466.79 мкм<sup>2</sup>). Относительную площадь транспирации вычисляли по нижеприведённой формуле, где

$\sum S$  – сумма площадей всех исследованных полей зрения.

$$I_{ot} = \frac{\sum i \pi (0.5L \times 0.5D)}{\sum S} 100\%$$

Статистический анализ сделан с использованием программы PAST 3.15. Различия между видами устанавливали с помощью теста Tukey-Kramer ( $\alpha = 0.05$ ).

В этот же период были собраны листья *Symphyotrichum* и в других ботанических садах Европы: *S. cordifolium* и *S. shortii* (Lindl.)

G.L. Nesom в ботаническом саду Вены (Австрия), а также *S. dumosum* (L.) G.L. Nesom и *S. laeve* в ботаническом саду г. Нитра (Словакия). В сравнительный анализ мы эти данные по морфометрическим признакам устьиц не включили, поскольку растения росли в иных климатических условиях, но в качестве дополнительной информации мы их приводим.

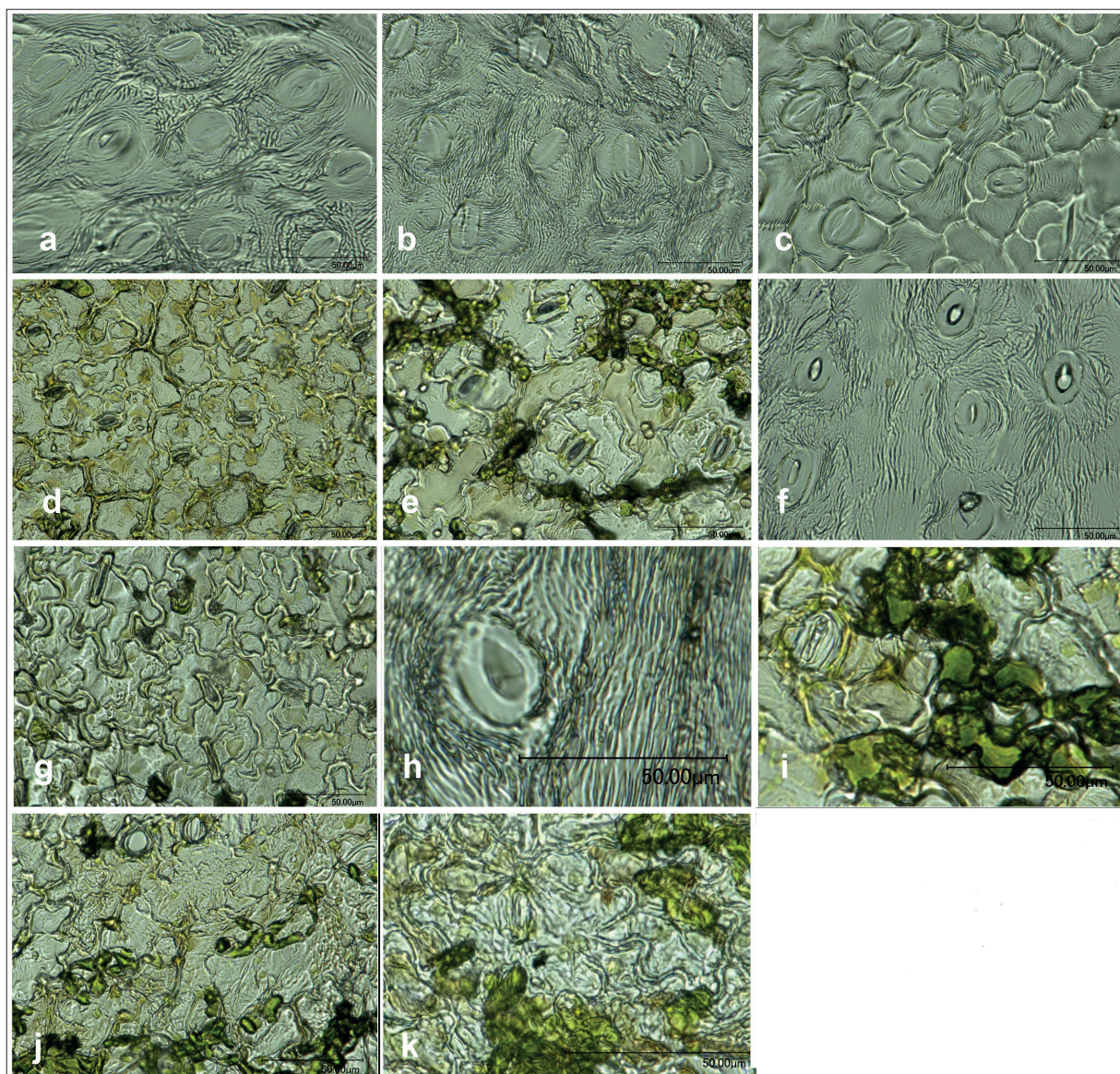
### Результаты исследований

У четырёх видов (*S. lateriflorum*, *S. × versicolor*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii*) листья гипостоматические, то есть устьица расположены только с нижней стороны листа, у остальных видов листья амфистоматические,

и устьица располагаются и на нижней, и на верхней стороне листовой пластинки (рис. 1). При этом на верхней стороне листа число устьиц всегда меньше, чем на нижней.

Из семи видов, имеющих амфистоматические листья, у трёх – *S. laeve*, *S. puniceum* и *S. chilense* – устьица на верхней стороне листа крупнее, чем на нижней (средняя площадь одного устьица 448.9 против 369.7 мкм<sup>2</sup>, 414.2 против 213.9 мкм<sup>2</sup> и 311.0 против 254.0 мкм<sup>2</sup>, соответственно), у остальных четырёх видов более крупные устьица расположены с нижней стороны листа.

По размеру устьиц с нижней стороны листа все виды достоверно разделились на 4



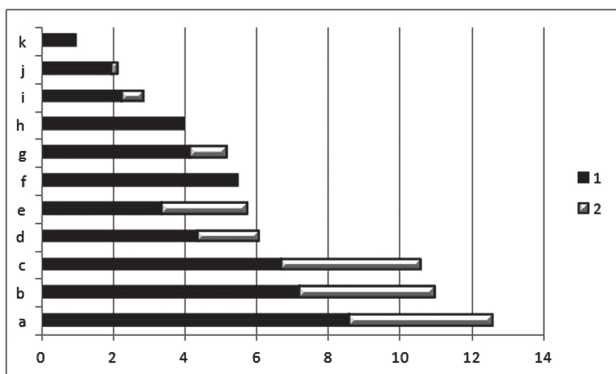
**Рис. 1.** Устьица различных видов рода *Symphyotrichum* на нижней стороне листа: а – *S. novi-belgii*; б – *S. × salignum*; в – *S. novae-angliae*; д – *S. ciliolatum*; е – *S. laeve*; ф – *S. lateriflorum*; г – *S. puniceum*; h – *S. × versicolor*; и – *S. chilense*; j – *S. cordifolium*; к – *S. tradescantii*.



Таблица 2. Количественные признаки устьиц у таксонов рода *Symphytotrichum*.

Наименование вида	Сторона листа	Длина продольной оси устьица (L), мкм	Экваториальная ось устьица (D), мкм	L/D	Площадь одного устьица, S <sub>ус</sub> , мкм <sup>2</sup>	Площадь всех устьиц, мкм <sup>2</sup>
<i>S. novi-belgii</i>	низ	$\frac{28.4 \pm 0.4}{22-32}$	$\frac{18.1 \pm 0.3}{14-24}$	$\frac{1.6 \pm 0.0}{1.2-2.1}$	$\frac{403.6 \pm 9.1}{301-603}$	3471
	верх	$\frac{27.9 \pm 0.5}{24-32}$	$\frac{17.0 \pm 0.4}{13-20}$	$\frac{1.7 \pm 0.0}{1.4-2.0}$	$\frac{372.5 \pm 10.7}{245-455}$	1490
<i>S. × salignum</i>	низ	$\frac{33.2 \pm 0.6}{27-45}$	$\frac{17.5 \pm 0.3}{14-22}$	$\frac{1.9 \pm 0.1}{1.3-3.2}$	$\frac{454.3 \pm 7.8}{364-567}$	3271
	верх	$\frac{28.9 \pm 0.7}{23-35}$	$\frac{16.1 \pm 0.4}{13-22}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{1.4-2.2}$	$\frac{366.0 \pm 14.1}{245-535}$	1391
<i>S. novae-angliae</i>	низ	$\frac{30.6 \pm 0.5}{23-38}$	$\frac{21.6 \pm 0.4}{16-28}$	$\frac{1.4 \pm 0.0}{1.0-1.8}$	$\frac{526.5 \pm 16.5}{307-763}$	3528
	верх	$\frac{29.0 \pm 0.5}{22-36}$	$\frac{21.4 \pm 0.3}{17-25}$	$\frac{1.4 \pm 0.0}{1.1-1.8}$	$\frac{489.6 \pm 14.4}{334-687}$	1909
<i>S. ciliolatum</i>	низ	$\frac{32.0 \pm 0.9}{24-39}$	$\frac{17.3 \pm 0.7}{11-23}$	$\frac{1.9 \pm 0.0}{1.5-2.3}$	$\frac{446.8 \pm 26.7}{207-686}$	1966
	верх	$\frac{24.8 \pm 1.3}{18-34}$	$\frac{14.3 \pm 0.7}{11-18}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{1.5-2.3}$	$\frac{282.4 \pm 27.5}{170-480}$	480
<i>S. laeve</i>	низ	$\frac{28.7 \pm 1.2}{21-40}$	$\frac{16.2 \pm 1.1}{12-28}$	$\frac{1.9 \pm 0.1}{0.9-2.8}$	$\frac{369.7 \pm 35.0}{231-722}$	1257
	верх	$\frac{27.8 \pm 0.6}{25-31}$	$\frac{20.6 \pm 0.6}{16-24}$	$\frac{1.4 \pm 0.1}{1.1-1.9}$	$\frac{448.9 \pm 14.9}{373-528}$	1077
<i>S. lateriflorum</i>	низ	$\frac{30.5 \pm 0.8}{25-37}$	$\frac{22.0 \pm 0.4}{19-27}$	$\frac{1.4 \pm 0.0}{1.1-1.7}$	$\frac{529.8 \pm 19.7}{403-784}$	2914
	верх	Устьица отсутствуют				
<i>S. puniceum</i>	низ	$\frac{29.0 \pm 1.0}{22-41}$	$\frac{9.2 \pm 0.5}{5-12}$	$\frac{3.3 \pm 0.2}{2.3-4.8}$	$\frac{213.9 \pm 15.4}{94-339}$	898
	верх	$\frac{29.8 \pm 3.0}{18-35}$	$\frac{17.0 \pm 2.3}{11-25}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{1.4-2.2}$	$\frac{414.2 \pm 84.5}{155-687}$	414
<i>S. × versicolor</i>	низ	$\frac{26.2 \pm 0.8}{20-31}$	$\frac{19.2 \pm 0.6}{14-25}$	$\frac{1.4 \pm 0.1}{1.1-1.8}$	$\frac{396.5 \pm 20.2}{275-569}$	1586
	верх	Устьица отсутствуют				
<i>S. chilense</i>	низ	$\frac{24.3 \pm 0.8}{17-32}$	$\frac{13.1 \pm 0.6}{10-21}$	$\frac{1.9 \pm 0.1}{1.5-2.6}$	$\frac{254.0 \pm 17.8}{133-527}$	584
	верх	$\frac{24.6 \pm 2.7}{17-32}$	$\frac{15.4 \pm 1.8}{11-22}$	$\frac{1.6 \pm 0.1}{1.4-1.9}$	$\frac{311.0 \pm 68.8}{147-553}$	187
<i>S. cordifolium</i>	низ	$\frac{18.6 \pm 1.2}{13-24}$	$\frac{14.5 \pm 1.1}{9-19}$	$\frac{1.3 \pm 0.1}{1.1-1.6}$	$\frac{220.0 \pm 29.0}{99-358}$	440
	верх	Отмечено всего одно устьице				
<i>S. tradescantii</i>	низ	$\frac{16.3 \pm 0.3}{16-17}$	$\frac{6.7 \pm 0.3}{6-7}$	$\frac{2.5 \pm 0.1}{2.3-2.7}$	$\frac{85.6 \pm 5.3}{75-93}$	86
	верх	Устьица отсутствуют				

Примечание. В числителе – среднее значение показателя, в знаменателе – амплитуда изменчивости.

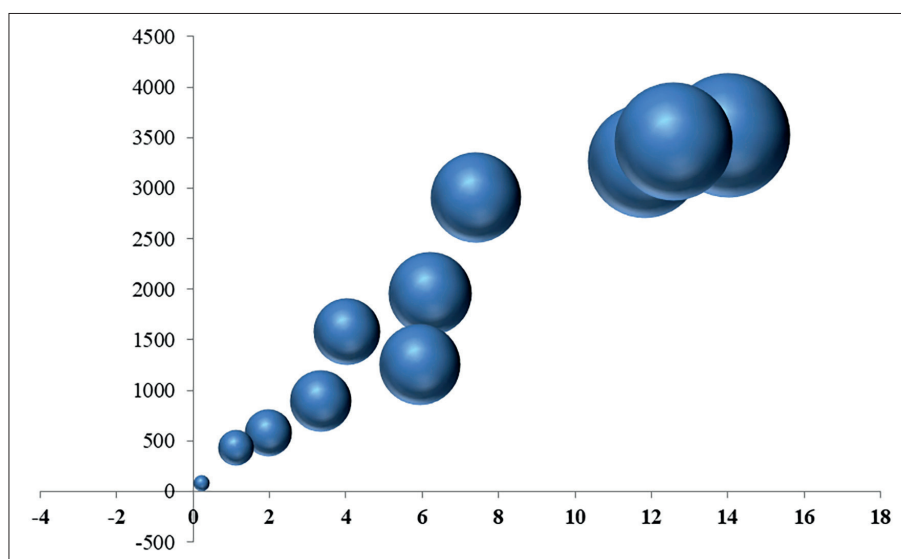


**Рис. 2.** Сумма средних чисел устьиц в поле зрения микроскопа на нижней (1) и на верхней (2) стороне листа: а – *S. novi-belgii*; б – *S. × salignum*; в – *S. novae-angliae*; д – *S. ciliolatum*; е – *S. laeve*; ф – *S. lateriflorum*; г – *S. puniceum*; h – *S. × versicolor*; и – *S. chilense*; j – *S. cordifolium*; k – *S. tradescantii*.

группы (рис. 1, табл. 2). В первую, с устьицами крупных размеров (средняя площадь одного устьица превышает 400 мкм<sup>2</sup>) входят *S. novi-belgii*, *S. × salignum*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum* и *S. lateriflorum*. В группу с устьицами средних размеров (средняя площадь устьица 300–400 мкм<sup>2</sup>) входят *S. laeve* и *S. × versicolor*. В группу видов с мелкими устьицами (средняя площадь одного устьица 200–300 мкм<sup>2</sup>) входят *S. puniceum*, *S. chilense* и *S. cordifolium*. Самыми мелкими и малочисленными устьицами, да ещё расположенными только с нижней стороны листа, отличается *S. tradescantii*, у этого вида средний размер одного устьица не превышает 100 мкм<sup>2</sup>.

Отмечено, что средняя площадь одного устьица в целом положительно коррелирует со средним числом устьиц ( $p=0.72$ ): у видов с крупными устьицами число их выше, чем у видов с мелкими устьицами (рис. 2, 3). Для того, чтобы провести корректное сравнение видов по площади транспирации введён индекс относительной площади транспирации – отношение общей средней транспирационной площади к общей площади на нижней стороне листа. По данному индексу  $I_{от}$  изученные виды выстраиваются в следующей последовательности: *S. novae-angliae* (14%), *S. novi-belgii* (13%), *S. × salignum* (12%), *S. lateriflorum* (7%), *S. ciliolatum* (6%), *S. laeve* (6%), *S. × versicolor* (4%), *S. puniceum* (3%), *S. chilense* (2%), *S. cordifolium* (1%) и *S. tradescantii* (0.2%).

У всех четырёх видов, собранных в Австрии и Словакии, листья амфистоматические, устьиц на нижней стороне больше, чем на верхней, форма устьиц эллиптическая. *S. dumosus* на нижней стороне листа имеет в среднем по 4.8 устьица размером  $31.7 \pm 0.6 \times 19.1 \pm 0.6$  мкм со средней площадью  $477.5 \pm 20.3$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней стороне листа – в среднем по 2.0 устьица размером  $30.8 \pm 0.5 \times 18.2 \pm 1.0$  мкм со средней площадью  $439.7 \pm 25.5$  мкм<sup>2</sup>. У *S. shortii* на нижней стороне листа отмечено в среднем по 5.8 устьица размером  $28.9 \pm 0.8 \times 18.1 \pm 0.5$  мкм со средней площадью  $414.1 \pm 20.8$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней



**Рис. 3.** Характеристика параметров транспирационной площади различных видов рода *Symphyotrichum*. По оси x – относительная площадь транспирации (%), по оси y – средняя площадь одного устьица, величина шара – общая площадь всех устьиц.

стороне листа – в среднем по 0.5 устьица размером  $24.8 \pm 1.4 \times 16.6 \pm 1.3$  мкм со средней площадью  $324.0 \pm 33.3$  мкм<sup>2</sup>. Собранный в ботаническом саду г. Нитра *S. laeve* имеет на нижней стороне листа в среднем по 5.0 устьиц размером  $33.1 \pm 0.6 \times 17.5 \pm 0.3$  мкм со средней площадью  $455.4 \pm 12.6$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней стороне листа – в среднем по 4.0 устьица размером  $30.7 \pm 0.4 \times 12.8 \pm 0.3$  мкм со средней площадью  $306.7 \pm 6.0$  мкм<sup>2</sup>. Произрастающий в ботаническом саду Вены *S. cordifolium* имеет на нижней стороне листа в среднем по 10.2 устьица размером  $19.1 \pm 0.4 \times 13.2 \pm 0.4$  мкм со средней площадью  $201.3 \pm 8.8$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней стороне листа – в среднем по 1.0 устьицу размером  $20.3 \pm 0.6 \times 15.2 \pm 0.4$  мкм со средней площадью  $242.8 \pm 9.5$  мкм<sup>2</sup>. Следовательно, первые три вида имеют крупные устьица (средняя площадь превышает 400 мкм<sup>2</sup>), тогда как *S. cordifolium* – мелкие устьица. Индекс относительной площади транспирации  $I_{ot}$  снижается в ряду *S. laeve* (9%) → *S. dumosus* (8%) → *S. shortii* (6%) → *S. cordifolium* (6%).

### Обсуждение

По сравнению с изученными нами ранее видами рода *Solidago*, устьица у *Symphyotrichum* имеют достоверно меньшие размеры, и средняя транспирационная площадь у них также ниже. У *Symphyotrichum* средняя площадь одного устьица положительно коррелирует со средним числом устьиц: у видов с крупными устьицами число их выше, чем у видов с мелкими устьицами, тогда как у видов рода *Solidago* эта зависимость обратная.

Морфометрические признаки устьичного аппарата значительно варьируют в пределах одного вида в зависимости от места произрастания растений. Так, у двух образцов *S. cordifolium* из разных пунктов сбора размеры устьиц достоверно не различаются, но образец из Падуи имеет гипостоматические листья с 1–2 устьицами в поле зрения микроскопа, а в Вене число устьиц на нижней стороне листа в пять раз выше и, более того, устьица (хотя и в небольшом числе) отмечены и на верхней стороне листа, то есть листья у данного образца амфистоматические. У двух образцов

*S. laeve* отмечены достоверные отличия и по размерам устьиц (в Вене устьица крупнее), и по их числу (в Вене их в два раза больше, чем в Падуе), и по соотношению размеров (в Вене более крупные устьица расположены с нижней стороны листа). Таким образом, сравнивать морфометрические признаки устьичного аппарата близких видов возможно лишь в случае их совместного произрастания. Но в природе обычно более двух-трёх видов одного рода рядом не растут, так что объектом подобного исследования могут быть только коллекционные посадки. Возможно поэтому в литературе мы не нашли сведений по сравнению морфометрических признаков устьиц нескольких видов одного рода.

Полученные нами данные по варьированию признаков устьичного аппарата у различных видов рода *Symphyotrichum* довольно хорошо согласуются с инвазивностью этих таксонов, особенно показателен в этом отношении индекс относительной площади транспирации. Широко распространённые инвазионные во вторичном ареале *S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* и *S. × salignum* имеют и наибольший индекс относительной площади транспирации (12–14%). Чужеродные виды, которые расселились во многих странах Европы, но не вторгаются пока в естественные сообщества (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*), имеют показатель от 3 до 7% и, по-видимому, способны хорошо адаптироваться к условиям Старого Света. Широкому расселению этих видов, по всей вероятности, препятствует (пока!) их невысокая представленность в культуре. Слабо приспособлены к условиям новой родины *S. chilense*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii* (показатель 0.2–2.0%): *S. chilense* и *S. tradescantii* встречаются только в культуре, а *S. cordifolium* отмечен как чужеродный только на территории Великобритании, тогда как из Норвегии и Чехии известны лишь единичные его находки.

Аналогичная тенденция выявлена ранее и для видов рода *Solidago* – наиболее агрессивные инвазионные виды (*S. altissima*, *S. serotinoidea*, *S. juncea*) имели и больший индекс относительной площади транспирации [Vinogradova et al., 2019].

Таким образом, по строению устьичного аппарата (наряду с другими признаками) возможно в какой-то степени прогнозировать расширение вторичного ареала чужеродных видов. Если у чужеродного вида индекс относительной площади транспирации превышает 12%, он имеет больше шансов стать инвазионным видом. Такие виды требуют повышенных мер контроля их расселения.

### Заключение

У культивируемых в ботаническом саду г. Падуя видов рода *Symphotrichum* размер устьиц в целом положительно коррелирует со средним числом устьиц.

По значению индекса относительной площади транспирации виды разделились на группы с высокой (12–14%) относительной площадью транспирации (*S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* и *S. × salignum*), средней (3–7%) площадью (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*) и низкой (менее 2%) относительной площадью транспирации (*S. chilense*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii*).

Высокое значение индекса относительной площади транспирации свидетельствует о большей приспособленности чужеродных видов и может (наряду с другими признаками) использоваться для прогнозирования дальнейшего расширения их вторичного ареала и повышения шансов стать инвазионным видом.

### Благодарности

Авторы выражают горячую признательность кураторам коллекций растений и директору Ботанического сада г. Падуи.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках проекта Министерства образования и науки РФ (проект 19-119080590035-9) при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00411.

### 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: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гельтман Д.В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ / Мат-лы науч. конф. под ред. В.С. Новикова, А.В. Щербакова. М.: Изд-во ботан. сада МГУ; Тула, Гриф и К°, 2003. С. 35–36.
- Егорова Д.А., Виноградова Ю.К., Горбунов Ю.Н., Молканова О.И. Клональное микроразмножение и оценка адаптивной способности белоцветковой формы *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. // Вестник Удмуртского ун-та. 2016. Т. 26, вып. 4. С. 25–31.
- Киселёва Н.С. Оценка адаптационной способности различных генотипов груши по морфоанатомическому и физиологическому состоянию листьев // С.-х. биология. Сер. Биология растений. 2009. № 3. С. 34–38.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 576 с.
- Морозова О.В. *Symphotrichum × salignum* – Американская астра ивовая // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Цвелёв Н.Н. *Astereae* Cass. // Флора европейской части СССР. Т. 7. 1994. С. 174–206.
- Al Afas N., Marron N., Ceulemans R. Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture // Environ. Exp. Bot. 2006. Vol. 58. P. 279–286.
- BFIS, 2010. *Aster novi-belgii*-Confused michaelmas daisy (Электронный ресурс) // (<http://ias.biodiversity.be/species/show/135>). Проверено 03.04.2020.
- Brouillet L., Semple J.C., Allen G.A., Chambers K.L., Sundberg D.S., *Symphotrichum* // In: Flora of North America north of Mexico. Oxford. 2006. Vol. 20. P. 465–530.
- Clement E.J., Foster M.C. Alien plants of the British Isles: a provisional catalogue of vascular plants (excluding grasses). Oundle, UK: Botanical Society of the British Isles, 1994. 590 p.
- Euro+Med (2006-): Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published on the Internet // (<http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/>). Accessed 03.04.2020.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility. 2016 // (<http://www.gbif.org/species>). Accessed 03.04.2020.

- Gudžinskas, Z., Petrulaitis, L. New alien plant species recorded in the southern regions of Latvia // *Botanica Lithuanica*. 2016. Vol. 22. No. 2. P. 153–160.
- Hetherington A.M., Woodward F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change // *Nature*. 2003. Vol. 424. P. 901–908.
- Hitchmough J., Woudstra J. The ecology of exotic herbaceous perennials grown in managed, native grassy vegetation in urban landscapes // *Landscape and Urban Planning*. 1999. Vol. 45. No. 2–3. P. 107–121.
- Hoffmann M.H. The central European wild and cultivated North American asters. (Die in Zentraleuropa verwilderten und kultivierten nordamerikanischen Asten) // *Feddes Repertorium*. 1996. Vol. 107. No. 3–4. P. 163–188.
- James A.S., Bell D.T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp *globulus* provenances // *Tree Physiol*. 2000. Vol. 20. P. 1007–1018.
- Jedlicka J., Prach K A comparison of two North-American asters invading in central Europe. *Flora (Jena)*. 2006. Vol. 201. No. 8. P. 652–657 // (<http://www.sciencedirect.com/science/journal/03672530>). doi: 10.1016/j.flora.2006.01.002. Accessed 03.04.2020.
- Lakušić D., Jovanović S. *Symphyotrichum novae-angliae* (Compositae) new alien species in Serbia // *Botanica Serbica*. 2012. Vol. 36. No. 1. P. 67–70.
- Marin J.A., Gella R., Herrero M. Stomatal Structure and Functioning as a Response to Environmental Changes in Acclimatized Micropropagated *Prunus cerasus* L. // *Annals of Botany*. 1988. Vol. 62. No. 6. P. 663–670.
- Meusel H., Jager E.J. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Jena, Germany: Gustav Fischer Verlag, 1992. Vol. 3.
- Michalkova D. The problem: North American Native Plants that Invade Slovakia and Central Europe // *The Native Plant Society of Northeastern Ohio*. 2004. Vol. 22. No. 4. P. 5 // ([http://ibot.sav.sk/usr/Danka/docs/Invasive\\_plants.pdf](http://ibot.sav.sk/usr/Danka/docs/Invasive_plants.pdf)). Accessed 03.04.2020.
- Nováková J., Vegetation changes in Prague's suburban forest during the last 40 years – human impact and legislative protection // *Urban Forestry & Urban Greening*. 2008. Vol. 7. No. 4. P. 301–314.
- Rich T.C.G., Woodruff E.R. Changes in the vascular plant floras of England and Scotland between 1930–1960 and 1987–1988: the BSBI monitoring scheme // *Biological Conservation*. 1996. Vol. 75. No. 3. P. 217–229.
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography*. 2006. Vol. 30. No. 3. P. 409–431.
- Sârbu A., Smarandache D. *Symphyotrichum ciliatum* an invasive species in the Romanian flora – contribution to the knowledge of the vegetative organs structure // *Acta Horti Bot. Bucurest*. 2015. Vol. 42. P. 5–22.
- Smith S., Weyers J.D.B., Berry W.G. Variation in stomatal characteristics over the lower surface of *Commelina communis* leaves // *Plant Cell Env*. 1989. Vol. 12. P. 653–659.
- Stace C. *New Flora of the British Isles*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1991.
- Vinogradova Yu., Grygorieva O., Vergun O. Stomatal structure in *Solidago* L. species as the index of their adaptation opportunities // *Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality*. 2019. P. 101–110.
- Vinogradova Yu.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O. A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk (Pimenova) E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A. Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservaton*. 2020. Vol. 9. No. 1. P. 1–27.
- Willdenow C.L. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus secundum systema sexuale digestas. Olim curante Carolo Ludovico Willdenow*. 1804. Berolini Impensis G.C. Nauk. Vol. 3. Part 3. P. 1477–2409.
- Woodward F.I., Kelly C.K. The influence of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal density // *New Phytol*. 1995. Vol. 131. P. 311–327.

# STOMATAL STRUCTURE IN *SYMPHYOTRICHUM* NEES SPECIES AS THE INDEX OF THEIR INVASIVENESS

© 2020 Vinogradova Yu.K.<sup>a,\*</sup>, Grygorieva O.V.<sup>b,\*\*</sup>, Vergun E.N.<sup>b,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow 127276, Russia;

<sup>b</sup> M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine, Kyiv, 01014, Ukraine;

e-mail: \*gbsad@mail.ru, \*\*olgrygorieva@gmail.com, \*\*\*en\_vergun@ukr.net

The purpose of this study is to compare morphometric features of cultivated *Symphyotrichum* Nees species for assessing the adaptive capacity of these alien taxa. Eleven species of *Symphyotrichum* from the collection of the Botanical Garden of Padua (Italy): *S. novi-belgii*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. lateriflorum*, *S. puniceum*, *S. × salignum*, *S. × versicolor*, *S. chilense*, *S. cordifolium*, *S. tradescantii* were the object of the study. The stomatal structures were characterized by 21 quantitative characteristics, and original data on morphometric features were given. According to the index of relative transpiration area, the species were divided into three groups: with a high (12–14%) relative transpiration area (*S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* and *S. × salignum*), medium (3–7%) area (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*) and low (0.2–2.0) relative transpiration area (*S. chilense*, *S. cordifolium* and *S. tradescantii*). Similar data were obtained earlier for the genus *Solidago*: a positive correlation between the relative transpiration area and the alien species invasiveness was revealed. The following hypothesis is put forward: the high index of the relative transpiration area indicates a greater adaptability of alien species and can (along with other features) be used to predict further expansion of their secondary distribution range and increase in the chances of transformation into an invasive species.

**Key words:** *Symphyotrichum*, stoma, alien species, invasion.

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРВОЙ ИНВАЗИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВОСТОЧНОЙ КОРБИКУЛЫ *CORBICULA FLUMINEA* (O. F. MÜLLER, 1774), НАТУРАЛИЗОВАВШЕЙСЯ В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ

© 2020 Ворошилова И.С.<sup>а,\*</sup>, Пряничникова Е.Г.<sup>а</sup>, Прокин А.А.<sup>а,б</sup>,  
Сабитова Р.З.<sup>а</sup>, Карабанов Д.П.<sup>а</sup>, Павлов Д.Д.<sup>а</sup>, Курина Е.М.<sup>с</sup>

<sup>а</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Борок, 152742, Россия;

<sup>б</sup> Череповецкий государственный университет, Череповец, 162600, Россия;

<sup>с</sup> Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, 445003, Россия;  
e-mail: \*issergeeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.12.2018. После доработки 01.10.2020. Принята к публикации 26.10.2020

Изучено генетическое разнообразие фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) и дана характеристика морфологических особенностей первой инвазионной популяции восточной корбикулы *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774), обнаруженной для бассейна р. Волги. С целью исключить ошибки при определении видовой принадлежности проведено сравнение с особями *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774) из бассейна р. Куры. Все проанализированные особи волжской популяции отнесены к наиболее широко распространённому морфотипу R. Единственный гаплотип нуклеотидной последовательности, обнаруженный нами, идентичен варианту, преобладающему в популяциях корбикулы из Европы, а также Северной и Южной Америки. В выборке присутствовали моллюски разных размерных групп, в качественных пробах зоопланктона и в жабрах взрослых особей – личинки корбикул. Следовательно, в бассейне р. Волги образовалась самовоспроизводящаяся популяция.

**Ключевые слова:** *Corbicula*, инвазии, мтДНК.

### Введение

Представители рода *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 (Bivalvia: Cyrenidae) стали одними из самых значимых в экономическом плане инвазионных видов, поскольку их вселение сопровождается необходимостью затрат на очистку подводных сооружений от скоплений моллюсков [Karatajev et al., 2005].

Современный нативный ареал корбикул – Азия, Австралия и Африка, ископаемые моллюски зарегистрированы в Европе, Северной Америке и Японии [Sousa et al., 2008]. В отношении числа видов этих моллюсков существуют разные точки зрения. Первоначально среди них выделяли около 200 таксонов, затем их число было существенно сокращено в ходе последующих таксономических ревизий [Pigneur et al., 2011].

Ранее для корбикул Северной и Южной Америки, а также Европы, где популяции имеют инвазионный статус, указы-

вали два вида: пресноводный (восточная корбикула) *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) и эстуарный (западная корбикула) *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774). Северная граница исходного ареала западной корбикулы (*C. fluminalis*) проходит по Средней Азии и южной части бассейна Каспийского моря, где представители этого вида встречаются в реках Азербайджана, тогда как восточная корбикула (*C. fluminea*) изначально обитала в более южных регионах, в эстуариях рек восточного и юго-восточного побережья Азии [Жадин, 1952]. Сейчас представителей обоих видов часто относят к одному виду *C. fluminea*. Поскольку мы не нашли в литературе публикаций, однозначно показывающих конспецифичность *C. fluminalis* и *C. fluminea*, в этой работе мы рассматриваем их как отдельные виды, хотя полностью не исключаем того, что их конспецифичность в дальнейшем будет доказана. Вполне возможно, что

для изучения этой группы моллюсков наиболее рациональным окажется подход, который заключается в том, что видовую принадлежность корбикул не определяют, а ограничиваются только указанием формы (морфотипа).

Все морфотипы подразделяют на следующие группы: седловидные (С и S) и округлые (А, R, В, Rlc и D), отличающиеся друг от друга скульптурой внешней поверхности, окраской и рисунком створок. Исследователи применяют две классификации морфотипов корбикул: американская (А, В, С, D) и европейская (R, Rlc и S) [Britton, Morton, 1986; Lee et al., 2005; Marescaux et al., 2010; Tiemann et al., 2017]. Две пары морфотипов по американской и европейской классификации (А и R, а также С и S) сходны между собой, поэтому их часто обозначают как А/R и С/S, соответственно.

Для корбикул выделяют четыре основные линии, обладающие характерными для них сочетаниями морфотипов и гаплотипов митохондриальной ДНК (А/R (гаплотип FW5), В/Rlc (FW1, FW4), С/S (FW17), D (FW5)) [Renard et al., 2000; Siripattrawan et al., 2000; Pfenninger et al., 2002; Lee et al., 2005; Marescaux et al., 2010; Peñarrubia et al., 2017; Tiemann et al., 2017]. Следует отметить, что в популяциях из Северной Америки у особей с наиболее широко распространённым морфотипом А был обнаружен вариант нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена цитохром с-оксидазы COI (AF 196280, соответствует гаплотипу FW5), идентичный таковому, найденному у представителей вида *C. leana* (Prime, 1864) (AF 196268), нативному для Японии [Siripattrawan et al., 2000; National Center..., 2020]. Таким образом, можно предположить, что наряду с восточной корбикулой могло происходить расселение и представителей вида *C. leana*. В этой публикации, основываясь на анализе всех, доступных нам сведений о нуклеотидных последовательностях ДНК *C. fluminea* и *C. leana*, мы обсуждаем предположение о возможном расселении *C. leana* из Японии в Америку, Западную Европу, а затем и в р. Волгу.

Успешная натурализация корбикул за пределами нативного ареала прежде всего связана с их способностью быстро увеличивать

численность при благоприятных условиях. В популяциях моллюсков обычно преобладают гермафродитные особи, поэтому даже в случае инвазии несколькими особями-основателями, они способны за относительно небольшой промежуток времени основать новую колонию [Sousa et al., 2008; Pigneur et al., 2012]. Период, когда вышедшие личинки наиболее доступны для поедания хищниками, существенно сокращён за счёт того, что основную часть своего развития они проводят в жабрах и полости тела взрослой особи. Эти особенности репродуктивного цикла, а также раннее половое созревание (3–6 месяцев) и высокая плодовитость способствуют их успешной инвазии в новые местообитания [Sousa et al., 2008].

Корбикулы способны обитать в пресных и солоноватых водах, с солёностью до 10–17‰. Основным условием, ограничивающим их расселение в северном направлении, считаются неблагоприятные температурные условия. Для начала роста и развития моллюска необходим прогрев воды до +10... +11 °С, их температурный минимум составляет +2 °С. Тем не менее, самовоспроизводящиеся северные популяции обычно находят в водных объектах, используемых для охлаждения нагретых циркуляционных вод из систем оборотного водоснабжения тепловых и атомных электростанций или промышленных предприятий [Karatajev et al., 2005].

Моллюски чувствительны к гипоксии, поэтому их распространение приурочено к литоральным и сублиторальным участкам, где они предпочитают песчаные субстраты или заиленные пески с примесью гравия. Особи обитают на поверхности или же закапываются в грунт, на глубину до 8 см, что позволяет им переносить периоды с низким уровнем воды [Araujo et al., 1993].

Распространение корбикул происходит благодаря переносу течением или балластными водами личинок, вышедших из полости тела взрослых особей. Также возможен завоз взрослых моллюсков вместе с песком и гравием, добываемых для строительства, перенос аквариумистами с последующим выпуском в естественные водоёмы, случайная транспортировка моллюсков с рыболовны-



ми снастями или же в качестве приманки для рыб [McMahon, 1982].

За пределами нативного ареала пустые створки корбикул впервые обнаружены в 1924 г. на побережье Тихого океана в Северной Америке, вблизи г. Нанаймо, о. Ванкувер. В 1938 г. первые поселения найдены в устье р. Колумбии, где работали китайские иммигранты, которые, возможно, привезли с собой этих моллюсков для употребления в пищу. Затем корбикула быстро распространилась с северо-западного побережья Тихого океана на юг и далее в восточном направлении по Атлантическому побережью США. В 1957–1970-х гг. этих моллюсков находили по Атлантическому побережью Северной Америки и в Великих озёрах [McMahon, 1982].

В Европе корбикулы впервые найдены на побережье Атлантического океана в реках Дордонь (Франция) и Тахо (Португалия) [Mouthon, 1981]. В 1988 г. моллюски обнаружены в бассейне Северного моря, в Рейне и Маасе [Vaate, Greijdanus-Klaas, 1990], а затем в других реках Германии, Нидерландов, Австрии, Бельгии, Люксембурга, Швейцарии, Соединенного Королевства, а также в бассейнах Кельтского (в Ирландии), Чёрного (в Румынии, Болгарии, Чехии, Венгрии, Украине), и Средиземного морей (в Северной Италии) [Vaate, Greijdanus-Klaas, 1990; Araujo et al., 1993; Howlett, Baker, 1999; Rajagopal et al., 2000; Renard et al., 2000; Vaate, Hulea, 2000; Skolka, Gomoiu, 2001; Pora, Pora, 2006; Сон, 2007; Cianfanelli et al., 2007; Paunović et al., 2007; Elliott, Ermgassen, 2008; Munjiu, Shubernetski, 2010; Minchin, 2014].

В России, в Азово-Черноморском бассейне (канал Новочеркасской ГРЭС, р. Дон), в 2017 г. найдено несколько живых экземпляров и створок *S. fluminea* [Живоглядова, Ревков, 2018]. Кроме того, особей *S. fluminea* обнаружили в бассейне Белого моря, в водоёме-охладителе на р. Юрас [Bespalaya et al., 2018]. Совсем недавно в 2013–2015 гг. в российском секторе Каспийского бассейна были собраны пустые створки *S. fluminalis*, куда моллюски, предположительно, проникли из бассейна р. Куры [Набоженко, Набоженко, 2016].

В 2015 г. на участке Горьковского вдхр., в месте впадения канала водоёма-охлади-

теля Костромской ГРЭС (57°28.618' с. ш., 41°12.704' в. д.) нами впервые обнаружен живой ювенильный экземпляр корбикулы, в 2016 г. – несколько взрослых особей, а в 2017 г. – крупное поселение, включающее как молодь, так и взрослых моллюсков. Целью нашей работы стал анализ размерной структуры и описание морфологических особенностей популяции *S. fluminea* Горьковского вдхр.

Поскольку в предыдущих исследованиях изучение генетического разнообразия корбикул с широким охватом ареала видов проводили преимущественно путём анализа фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI, мтДНК), в нашей работе также выбран этот маркер.

## Материалы и методы

Моллюски собраны с помощью прямоугольной драги на глубине от 2 до 12 м и гидробиологическим скребком в прибрежной зоне охладительного канала Костромской ГРЭС. Качественные сборы зоопланктона проводили малой сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеей 120 мкм) в 2017 г. тотально от дна до поверхности. Пробы фиксировали 96%-м этанолом. Идентификацию велигеров проводили по определительному ключу Никольса и Блэка [Nichols, Black, 1994]. Для того, чтобы исключить ошибки при определении видовой принадлежности, нами проанализированы моллюски из популяции *S. fluminalis*, обитающей в бассейне р. Куры.

Координаты пунктов сбора материала: 57°28.618' с. ш., 41°12.704' в. д. (Россия, охладительный канал Костромской ГРЭС), 41°13'42.6" с. ш. 45°24'22.7" в.д. и 40°24'50.0" с. ш. 47°12'37.8" в. д. (Азербайджан, бассейн р. Куры).

Для взрослых особей (86 экз. из канала-охладителя Костромской ГРЭС и 3 экз. из протоки р. Куры) измеряли длину (L), ширину (h) и выпуклость двух створок (Vp2) штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Рассчитывали индексы, характеризующие форму раковины (L/h, Vp2/L). Число рёбер на 1 см длины раковины определяли для мол-

люсков из размерных групп более 10 мм. В нашей работе указаны морфотипы корбикул в соответствии с европейской классификацией [Marescaux et al., 2010].

Объём выборки для анализа фрагмента гена COI составил 20 экземпляров *C. fluminea*, собранных в 2017 г. в канале-охладителе Костромской ГРЭС и 1 экземпляр *C. fluminalis* из протоки р. Куры. Моллюсков замораживали при  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Тотальную ДНК выделяли коммерческим набором Diatom™ DNA Prep 200 («Изоген») согласно инструкции производителя. Фрагмент COI, длиной 703 пары нуклеотидов (пн), был амплифицирован с использованием следующей пары праймеров: LCO1490 5/-GGTCAACAATCATAAAGATATGG-3/ [Folmer et al., 1994] и COI-H5/-TCAGGGTGAC SAAAAAATCA-3/ [Machordom et al., 2003]. Общий объём смеси ПЦР 25  $\mu\text{L}$  содержал 2.5  $\mu\text{L}$  10 х буфера для ПЦР (СибЭнзим) с 20 mM  $\text{MgCl}_2$ , 1  $\mu\text{L}$  каждого из олигонуклеотидных праймеров (10 pM), 2.5  $\mu\text{L}$  смеси каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов (0.2  $\mu\text{M}$  каждого), 100–200 ng тотальной ДНК, 0.7 U Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим) и бидистиллированную воду. Амплификацию проводили в программируемом термостате «Терцик» (ДНК-Технология). Программа амплификации включала следующие стадии: 95  $^{\circ}\text{C}$  (4 мин), 32 цикла по 94  $^{\circ}\text{C}$  (1 мин), 58  $^{\circ}\text{C}$  (45 с), 72  $^{\circ}\text{C}$  (1 мин), и заключительный этап – (+72  $^{\circ}\text{C}$ , 7 мин). После электрофореза в 1.5%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием (0.5 мкг/мл), продукт ПЦР визуализировали в ультрафиолете. Двустороннее секвенирование проводили с использованием амплификационных праймеров. Секвенировали в ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems) на базе ИБВВ РАН согласно инструкции производителя. Нуклеотидные последовательности просматривали с использованием пакета программ MEGA6 [Tamura et al., 2013], для сравнения полученных нами последовательностей с последовательностями, имеющимися в базе данных NCBI использовали встроенную в неё программу BLAST [Johnson et al., 2008]. Полученные нами варианты нуклеотидных последовательностей депонированы в NCBI (MG924917, MK071615) [National Center..., 2020].

## Результаты

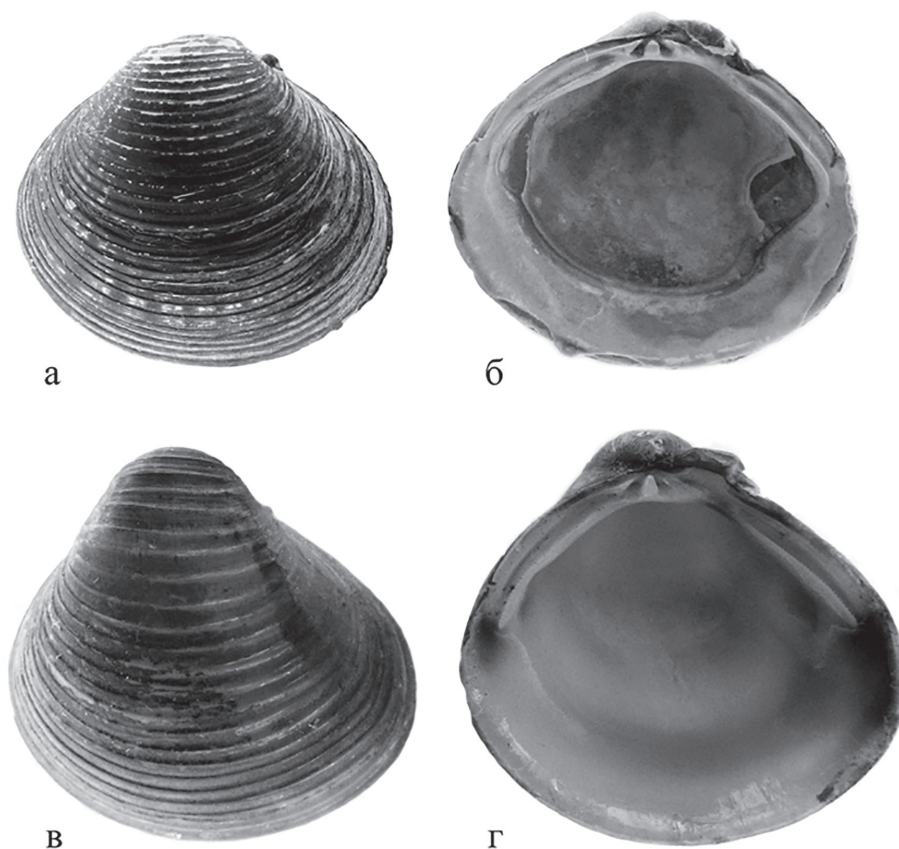
Все проанализированные нами особи из Горьковского вдхр. можно отнести к единственному морфотипу, округлой форме R со светлой или тёмной оливково-жёлтой окрашенной внешней поверхности раковины. Внутренняя поверхность створок белого цвета с пурпурными концентрическими полосами (рис. 1).

Все моллюски из бассейна Волги имели грубые рёбра с широкими промежутками, число которых не превышало 10–12 на 1 см длины раковины (количество изученных особей,  $n=75$ ). Значения этого признака для створок *C. fluminalis*, собранных предыдущими авторами [Набоженко, Набоженко, 2016] в р. Шура-Озень ( $n=117$ ) и нами в бассейне Куры ( $n=3$ ) составило 14–15. В жабрах моллюсков, а также в качественных пробах зоопланктона обнаружены личинки корбикул, длина которых в жабрах моллюсков составляла от 175 до 225 мкм, а в толще воды – 315 мкм.

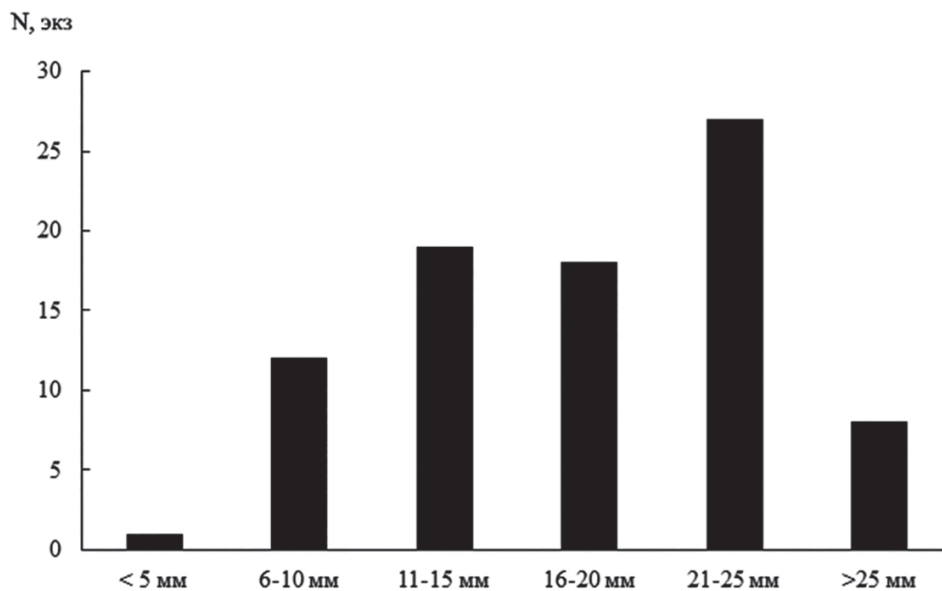
Длина взрослых особей в пробах варьировала от 4.27 до 28.37 мм. Большинство раковин *C. fluminea* имели овально-треугольную форму, соотношение длины раковины к её высоте – 0.97–1.31 ( $n=89$ ). Более удлинённая раковина отмечена у моллюсков от 4 до 9 мм ( $l/h = 1.08\text{--}1.31$ ,  $n=10$ ). Соотношение выпуклости к длине составило 0.52–0.74 ( $n=89$ ). Следует отметить, что у особей длиной до 14 мм ( $n=32$ ) не наблюдалась явно выраженная асимметрия положения макушки, хорошо заметная у более крупных корбикул. В августе 2017 г. в пробах преобладали размерные группы 10–13, 14–17 и 22–25 мм (рис. 2).

Три особи *C. fluminalis* из бассейна Куры (длина раковин 11.67–19.79) имели округло-овальную форму, соотношение длины раковины к её высоте составляло 1.12–1.14, а выпуклости к длине – 0.58–0.61 (рис. 1). Асимметрия положения макушки не выражена. Внутренняя поверхность створок светло-сиреневого, а внешняя – тёмно-оливкового цвета.

В исследуемой выборке из Горьковского вдхр. нами обнаружен единственный вариант нуклеотидной последовательности фраг-



**Рис. 1.** Раковины корбикул. а, б – наружная и внутренняя поверхности створок *C. fluminalis* из бассейна р. Куры; в, г – наружная и внутренняя поверхности створок *C. fluminea* из канала-охладителя Костромской ГРЭС.



**Рис. 2.** Размерная структура популяции *C. fluminea* из канала-охладителя Костромской ГРЭС (август 2017).

мента гена COI, соответствующий гаплотипу FW5 (AF196268). В протоке Куры – гаплотипу FW17 (AF269095) [National Center..., 2020; Park., Kim, 2003].

### Обсуждение

#### *Морфологические и генетические особенности популяции из бассейна Волги*

Наличие всех размерных групп, присутствие личинок в жабрах взрослых моллюсков

и планктонных пробах свидетельствуют о том, что корбикулы натурализовались в бассейне р. Волги. Небольшое количество моллюды до 6 мм (рис. 2) может быть связано с тем, что сбор материала нами проведён во время начала летне-осеннего периода размножения. Преобладающие по численности размерные группы с 6 до 25 мм включают моллюсков, подросших после весенне-летнего пика размножения этого года и, вероятно, двух-трёхлетних особей. Небольшое число корбикул длиной более 25 мм возможно обусловлено малой численностью популяции на начальном этапе инвазии или же высокой смертностью в этой возрастной группе. Учитывая, что в более северных условиях, в водах с искусственным подогревом в р. Юрас (бассейн Белого моря), в июле преобладали особи, длиной более 30 мм. [Bespalaya et al., 2018], наиболее вероятным видится предположение о невысокой численности моллюсков в начальном периоде инвазии. Учитывая благоприятные температурные условия, присутствие моллюсков разных возрастных групп и преобладание особей, которые, судя по размерам, способны к размножению, можно считать, что в бассейне р. Волги сформировалась самовоспроизводящаяся популяция.

Все исследуемые нами особи корбикул по гаплотипу (FW5) и по морфотипу (R) соответствовали инвазионной линии A/R, преобладающей в большинстве выборок *C. fluminea* из Европы, Северной и Южной Америки [Renard et al., 2000; Siripatrawan et al., 2000; Park, Kim, 2003; Lee et al., 2005; Gomes et al., 2016]. В другой, недавно обнаруженной популяции из бассейна Белого моря (р. Юрас), обитающей в водах с искусственным подогревом найдено два гаплотипа: FW5 и FW17 [Bespalaya et al., 2018]. Несмотря на то, что у особей в нашей выборке и у моллюсков из бассейна Белого моря был одинаковый гаплотип (FW5), они различались по окраске раковины (морфотипы R и R1c, соответственно). Тогда как у корбикул из р. Юрас, сходных с особями из охлаждающего канала Костромской ГРЭС по внешним признакам раковины (морфотип R), был обнаружен другой гаплотип (FW17). Следовательно, эти две

недавно возникшие популяции, скорее всего, имеют разное происхождение.

### ***Почему особей с гаплотипом FW5 (COI, мтДНК) идентичным таковому у C. leana мы определили, как C. fluminea?***

Единственный, обнаруженный нами в бассейне Волги гаплотип FW5, наиболее широко распространённый в американских и европейских популяциях ранее был найден у особей *C. leana*, обитающей в водных объектах Японии и Северной Америки [Siripatrawan et al., 2000]. Исходя из этого можно предположить, что линия корбикул A/R (с FW5 гаплотипом), могла сформироваться в результате расселения японского вида. Однако такому предположению противоречит то, что корбикулы формы R со светлой внутренней поверхностью (иногда с тёмными полосами) и асимметричной формой раковины не соответствуют морфологическим признакам, указанным в первоописании *C. leana*, данным Праймом [Prime, 1867], где отмечена равнобедренная раковина с тёмным цветом внутренней поверхности.

Следует отметить, что для корбикул характерен андрогенез, при котором происходит оплодотворение яйцеклетки невосстановленными сперматозоидами, содержащими число хромосом равное таковому в соматических клетках. Материнская ядерная ДНК при этом экструдируется. В том случае, когда яйцеклетки и сперматозоиды принадлежат особям разных видов, образуются потомки с митохондриальной ДНК, характерной для материнского организма, а ядерной – преимущественно для отцовского [Hedtke et al., 2008]. Более того, возможно формирование клональных линий с чужеродным для вида гаплотипом, причём такой гаплотип в некоторых случаях может даже преобладать в выборке. Например, последовательность нуклеотидов у гаплотипа FW17, наиболее часто встречающаяся у особей с признаками, характерными для *C. fluminalis*, идентична нуклеотидной последовательности IV гаплотипа, отмеченному в р. Рона (AF269095, 562 пн) [National Center..., 2020]. Однако по морфологическим признакам все корбикулы в выборке из Роны однозначно идентифициро-

ваны авторами как *C. fluminea* [Renard et al., 2000]. Сходная ситуация, вероятно, сложилась и в популяции из бассейна Белого моря [Bespalaya et al., 2018]. Примечательно, что как в Роне, так и в Юрасе в выборках присутствовали особи с чужеродным для *C. fluminea* гаплотипом FW17, тогда как типичные по форме и окраске раковины *C. fluminalis* (с морфотипом S) отсутствовали.

Инвазионные линии корбикулы (A/R, B/R1c, C/S, D) могли сформироваться ещё в нативном ареале, до вселения вида в Европу, Северную и Южную Америку. Поскольку генетическое разнообразие *C. fluminea* в нативном ареале мало изучено, то ранее этот гаплотип там не находили. Таким образом, актуален вопрос о том, действительно ли митохондриальный гаплотип FW5 характерен именно для *C. leana*?

Считается, что *C. fluminea* проникла в водоёмы и водотоки Японии совсем недавно, в 1980-х гг. В настоящее время восточная корбикула широко распространена, часто встречается в совместных поселениях и вытесняет нативный для Японии вид *C. leana* [Okawa et al., 2016]. Вероятно, после вселения *C. fluminea* в Японию и его скрещивания с нативным видом, в совместных поселениях у особей *C. leana* в результате гибридизации мог присутствовать (и даже, вероятно, преобладать) чужеродный для них гаплотип FW5, который был обнаружен исследователями. Как указано выше, подобные случаи с преобладанием чужеродного гаплотипа известны в других инвазионных популяциях корбикул. Исследователи, обнаружившие общий для двух видов *C. fluminea* и *C. leana* гаплотип FW5 (AF196268), возможно, отнесли его к *C. leana*, поскольку он существенно отличался (2.6%) от другого варианта нуклеотидной последовательности *C. fluminea* (FW4) восточной корбикулы (AF 519509) [National Center..., 2020].

Исследования нуклеотидных последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК особей в совместных поселениях этих двух видов позволили бы проверить предположение о преобладании общего для двух видов гаплотипа, который мог быть чужеродным для *C. leana*. Однако подобных исследова-

ний выборок из совместных поселений этих двух видов с применением фрагмента гена COI и ядерных маркеров авторы предыдущих публикаций не проводили, а анализировали участок другого митохондриального гена *cyt b*.

Установлено, что в выборках из совместных поселений у *C. leana* и *C. fluminea* действительно преобладают общие варианты *cyt b* мтДНК [Hedtke et al., 2011; Houki et al., 2011; Komaru et al., 2013; Okawa et al., 2016], а различия между несколькими, уникальными для каждого из двух видов гаплотипами по фрагменту гена *cyt b*, длиной 621 пн, невелики и составляют всего 0.16–1.77% (AB551535, AB551543, AB551545) [National Center..., 2020]. Кроме того, известно, что особи *C. leana* триплоидны, тогда как среди *C. fluminea* присутствуют как диплоидные, так и триплоидные моллюски. Следовательно, провести отчётливую генетическую границу между этими двумя видами сложно [Ishibashi et al., 2003]. Следует отметить, что некоторые исследователи не считают необходимым рассматривать *C. leana* как отдельный от *C. fluminea* вид [Araujo et al., 1993].

Таким образом, гаплотип FW5 мог исходно принадлежать именно восточной корбикуле, а не японскому виду. Более того, вполне возможно, что вид *C. leana* конспецифичен *C. fluminea*. Поэтому в нашей публикации, несмотря на полную идентичность нуклеотидной последовательности COI таковым у *C. leana*, моллюсков в бассейне Волги мы относим к виду *C. fluminea*.

### **Происходило ли расселение корбикул из бассейна Каспийского моря вверх по р. Волге?**

У трёх особей *C. fluminalis* из бассейна р. Куры отсутствовала явно выраженная седловидная форма, характерная для представителей этого вида в Европе, Северной и Южной Америке. Тем не менее, они отличаются от особей *C. fluminea* по числу рёбер на 1 см длины поверхности раковины и окраске её внешней и внутренней поверхностей. Наши образцы из бассейна р. Куры идентичны тем, которые известны из российской части бассейна Каспийского моря [Набоженко, Набоженко, 2016] и по числу рёбер на

1 см длины поверхности раковины (14–15) соответствуют лектотипу *C. fluminalis* из р. Евфрат [Korniushin, 2004]. Гаплотип FW17, ранее указанный для форм С и S *C. fluminalis*, известен в Северной и Южной Америке [Siripattrawan et al., 2000; Lee et al., 2005; Pigneur et al., 2014], в Европе он также присутствует в венгерской части Дуная (GQ401360) [National Center..., 2020]. В ходе нашей работы этот гаплотип впервые обнаружен у особей *C. fluminalis*, обитающих в нативном ареале. Различия между гаплотипами FW5, обнаруженным в бассейне Волги, и FW17 (MG924917, MK071615, 658 пн.) [National Center..., 2020] составляют 2.1%. Новых вариантов нуклеотидных последовательностей корбикул нами не обнаружено. Взаимосвязи между гаплотипами проанализированы путём построения медианной сети Network в публикациях других авторов [Reñarrubia et al., 2017; Bespalaya et al., 2018]. Таким образом, обнаруженная нами популяция в охлаждающем канале Костромской ГРЭС имеет иное происхождение, а предположение о возможном источнике этой инвазии из нативной популяции бассейна Каспийского моря вверх по р. Волге не подтвердилось.

### Заключение

Учитывая наличие разных возрастных групп морфотипа R, личинок корбикул в жабрах и толще воды можно считать, что вид *C. fluminea* натурализовался в бассейне Волги и обнаруженная нами популяция при возникновении благоприятных условий, вполне возможно, станет источником для дальнейшего расселения корбикул. На основании полученных результатов невозможно установить источник происхождения исследуемой популяции, поскольку обнаруженный нами гаплотип мтДНК FW5 с морфотипом R преобладают в большинстве изученных ранее популяций, обитающих за пределами нативного ареала. Вполне возможно, что в ходе дальнейших исследований при использовании маркеров, характеризующихся более высокой скоростью возникновения мутаций, источник инвазии будет установлен.

### Благодарности

Авторы выражают свою благодарность за помощь в сборе материала команде НИС «Академик Топчиев», искренне признательны анонимному рецензенту за ценные советы и замечания.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № ААА-А-А18-118012690105-0) при частичной поддержке РФФИ (проект №17-05-00782 А).

### 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

- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К. Инвазия двустворчатого моллюска *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (Bivalvia: Cyrenidae) в бассейн Нижнего Дона // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. № 1. С. 44–50.
- Набоженко М.В., Набоженко С.В. *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) – новый для Российского сектора Каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // Наука Юга России. 2016. Т. 12. № 1. С. 61–64.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe // Am. Malacol. Bull. 1993. No. 10. P. 39–49.
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. Aliens are moving to the Arctic frontiers: an integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia // Biol. Invasions. 2018. Vol. 20. P. 2227–2243.
- Britton J. C., Morton B. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from North America // Malacological Review. 1986. Vol. 19. P. 1–43.
- Cianfanelli S., Lori E., Bodon M. Non-indigenous freshwater mollusks and their distribution in Italy // Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Invading Nature / Ed. F. Gherardi. Dordrecht,

- The Netherlands: Springer Series in Invasion Ecology, Springer, 2007. P. 103–121.
- Elliott P., Ermgassen P.S. The Asian clam (*Corbicula fluminea*) in the River Thames, London, England // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. No. 1. C. 54–60.
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1994. Vol. 3. P. 294–299.
- Gomes C., Sousa R., Mendes T. et al. Low genetic diversity and high invasion success of *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae) (Müller, 1774) in Portugal // PLoS ONE. 2016. Vol. 11. No. 7. e0158108. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158108> [Accessed on 10.10.2018].
- Hedtke S.M., Stanger-Hall K., Baker R.J., Hillis D.M. All male asexuality: origin and maintenance of androgenesis in the Asian clam *Corbicula* // Evolution. 2008. Vol. 62. P. 1119–1136.
- Hedtke S.M., Glaubrecht M., Hillis D.M. Rare gene capture in predominantly androgenetic species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2011. Vol. 108. P. 9520–9524.
- Houki S., Yamada M., Honda T., Komaru A. Origin and possible role of males in hermaphroditic androgenetic *Corbicula* clams // Zool. Sci. 2011. Vol. 28. P. 526–531. doi: <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.28.526>
- Howlett D., Baker R. *Corbicula fluminea* (Müller): new to UK // J. Conchol. 1999. Vol. 36. No. 6. P. 83–84.
- Ishibashi R., Ookubo K., Aoki M. et al. Androgenetic reproduction in a freshwater diploid clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) // Zool. Sci. 2003. Vol. 20. P. 727–732.
- Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y. et al. NCBI BLAST: a better web interface // Nucleic Acids Res. 2008. Vol. 36. P. 5–9.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems / Eds. R.F. Dame, S. Olenin. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2005. P. 239–262.
- Komaru A., Yamada M., Houki S. Relationship between two androgenetic clam species, *Corbicula leana* and *Corbicula fluminea*, inferred from mitochondrial cytochrome b and nuclear 28S rRNA markers // Zool. Sci. 2013. Vol. 30. P. 360–365.
- Korniushin A.V. A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections // Hydrobiologia. 2004. Vol. 529. P. 255–270.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C.F., Foighil O.D. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World // Amer. Malac. Bull. 2005. Vol. 20. P. 113–122.
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Marescaux J., Pigneur L.-M., Van Doninck K. New records of *Corbicula* clams in French rivers // Aquat Invasions. 2010. Vol. 5. P. 35–39.
- McMahon R.F. The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), in North America: 1924–1982 // Nautilus. 1982. Vol. 96. P. 134–141.
- Minchin D. The distribution of the Asian clam *Corbicula fluminea* and its potential to spread in Ireland // Management of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 165–177.
- Mouthon J. Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie // Basteria. 1981. Vol. 45. P. 109–116.
- Munjiu O., Shubernetski I. First record of Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Republic of Moldova // Aquatic Invasions. 2010. Vol. 5. Suppl. 1. P. 67–70.
- National Center for Biotechnology Information // [<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>]. (Accessed on 25.01.2020).
- Nichols S.J., Black M.G. Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*) // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72. P. 406–417.
- Okawa T., Kurita Y., Kanno K. et al. Molecular analysis of the distributions of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774), and threatened native clam, *C. leana* Prime, 1867, on Kyushu Island, Japan // BioInvasions Records. 2016. Vol. 5. No. 1. P. 25–29.
- Park J.K., Kim W. Two *Corbicula* (Corbiculidae: Bivalvia) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. Vol. 29. P. 529–539 doi:10.1016/S1055-7903(03)00138-6.
- Paunović M., Csányi B., Knežević S. et al. Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 2. P. 99–106.
- Peñarrubia L., Araguas R.M., Vidal O. et al. Genetic characterization of the Asian clam species complex (*Corbicula*) invasion in the Iberian Peninsula // Hydrobiologia. 2017. Vol. 784. P. 349–365.
- Pfenninger M., Reinhardt F., Streit B. Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia) // J. Evol. Biol. 2002. Vol. 15. P. 1–13.
- Pigneur L.-M., Marescaux J., Roland K. et al. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western-Europe // BMC Evol. Biol. 2011. Vol. 11. 15 p. [<https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-147>] Accessed on 10.11.2018.
- Pigneur L.-M., Hedtke S.M., Etoundi E., Van Doninck K. Androgenesis: a review through the study of the selfish shellfish *Corbicula* spp. // Heredity. 2012. Vol. 108. P. 581–591.
- Pigneur L.M., Etoundi E., Aldridge D.C. et al. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic *Corbicula* clams // Mol. Ecol. 2014. Vol. 23. P. 5102–5116.

- Popa O.P., Popa L.O. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia): alien invasive species in romanian fauna // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle" Grigore Antipa. 2006. Vol. 49. P. 7–12.
- Prime T. Notes on species of the family Corbiculadæ, with figures // Annals of the Lyceum of Natural History of New York. 1867. Vol. 8. P. 68.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Bij de Vaate A. Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the River Rhine // Arch. Hydrobiol. 2000. Vol. 149. P. 403–420.
- Renard E., Bachmann V., Cariou M.L., Moreteau J.C. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) suggest the presence of three taxa in French rivers // Mol. Ecol. 2000. Vol. 9. P. 2009–2016.
- Siripattawan S., Park J.-K., Foighil D. Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America // J. Moll. Stud. 2000. Vol. 66. P. 423–429.
- Skolka M., Gomoiu M.-T. Alien invertebrates species in Romanian waters // Ovidius University, Annals of Natural Sciences, Biol. – Ecol. Series. 2001. Vol. 5. P. 51–55.
- Sousa R., Antunes C., Guilhermino L. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview // International Journal of Limnology. 2008. Vol. 44. P. 85–94.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Tiemann J.S., Haponski A.E., Sarah A. et al. First record of a putative novel invasive *Corbicula* lineage discovered in the Illinois River, Illinois, USA // BioInvasions Records. 2017. Vol. 6. No. 2. P. 159–166.
- Vaate A.D., Grejdanus-Klaas M. The asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands // Bulletin Zoologisch Museum. 1990. Vol. 12. No. 12. P. 173–178.
- Vaate B.D., Hulea A.O. Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Danube: first record from Romania // Lauterbornia. 2000. Vol. 38. P. 23–26.

## MORPHOLOGICAL AND GENETIC TRAITS OF THE FIRST INVASIVE POPULATION OF THE ASIATIC CLAM *CORBICULA FLUMINEA* (O. F. MÜLLER, 1774) NATURALIZED IN THE VOLGA RIVER BASIN

© Voroshilova I.S.<sup>a,\*</sup>, Pryanichnikova E.G.<sup>a</sup>, Prokin A.A.<sup>a,b</sup>, Sabitova R.Z.<sup>a</sup>, Karabanov D.P.<sup>a</sup>, Pavlov D.D.<sup>a</sup>, Kurina E.M.<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia;

<sup>b</sup> Cherepovets State University, Cherepovets 162600, Russia;

<sup>c</sup> Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, 445003 Russia;

e-mail: [\\*issergeeva@yandex.ru](mailto:*issergeeva@yandex.ru)

Variability of the first invasive population of *C. fluminea* (O. F. Müller, 1774) from the Volga River basin was studied using mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene fragment (COI mtDNA) and characteristic of morphological peculiarities of the shells was given. A comparison with *C. fluminalis* (Müller, 1774) from the Kura River basin was made in order to eliminate errors in species identification. All analyzed individuals belong to the most widespread R morphological type. The only nucleotide sequence haplotype we found was identical to the widespread variant prevailing in the populations of the *Corbicula* with R morphological type in Europe, and also in America. There were mollusks of different shell size groups in the sample. *Corbicula* larvae were detected in qualitative zooplankton samples and in the gills of adults. Therefore, the studied population reproduces independently and may possibly become a source for further species expansion.

**Key words:** *Corbicula*, invasions, mtDNA.



## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МОКРИЦ (CRUSTACEA, ISOPODA, ONISCIDEA) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2020 Гонгальский К.Б.<sup>a, b, \*</sup>, Кузнецова Д.М.<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup> Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;

<sup>b</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия;  
e-mail: \*gongalsky@gmail.com; \*\*datakuz@mail.ru

Поступила в редакцию 28.05.2020. После доработки 09.10.2020. Принята к публикации 26.10.2020.

В ненарушенных наземных экосистемах Дальнего Востока России не были зарегистрированы мокрицы. Мокрицы 3 видов обитали в этом регионе только на литорали, и были хорошо изучены морскими биологами. В XX в. в наземных экосистемах стали отмечаться отдельные находки мокриц, а в последние годы число точек и видов резко увеличилось. В начале XXI в. фауна этой группы уже достигла 10 видов. Единственным видом, который проник в ненарушенные лесные экосистемы, стал *Porcellio scaber*. Наряду с обычными космополитными видами сюда проник и вид-вселенец *Hyloniscus riparius*, распространение которого в европейской части России стало повсеместным. Проникновение мокриц на территории, где их никогда раньше не было, может быть причиной вытеснения автохтонных видов сапрофагов и вести к снижению уровня биологического разнообразия в почве и устойчивости экосистем в долгосрочной перспективе.

**Ключевые слова:** мокрицы, картографический анализ, виды-вселенцы, почвенная фауна.

*Памяти Геннадия Николаевича Ганина (1959–2019), выдающегося исследователя почвенной фауны Дальнего Востока*

### Введение

Важной проблемой современной экологии и биогеографии является расширение ареалов видов, причём зачастую виды-вселенцы происходят с других континентов [Дгебуадзе, 2000; Stigall, 2019]. Геоботаники и зоологи позвоночных уже довольно давно обозначили эту проблему для своих объектов, однако выявление масштабов переселений видов беспозвоночных находится ещё на начальном этапе [Hanski, 2005]. Тем не менее, почвенные биологи также уже столкнулись с проблемой инвазий видов беспозвоночных [Bohlen et al., 2004; Tiunov et al., 2006]. В основном внимание приковано к заселению почвенных экосистем инородными видами дождевых червей, которые, являясь экосистемными инженерами, в значительной степени трансформируют скорость деструкции опада и потоки углерода и азота в экосистемах [Eijsackers, 2011], что приводит к серьёзным изменениям в их структуре, вплоть до изменения облика ландшафта. Многие другие виды-вселенцы среди

беспозвоночных, не оказывающие в одиночку столь значительного влияния на процессы, протекающие в экосистемах, незаметно для нашего глаза занимают подходящие для них ниши в почвенных экосистемах, зачастую конкурируя с местной фауной. Одной из таких групп являются мокрицы, которые нетребовательны к пище и способны поглощать широкий спектр растительного опада [Hopkin, 1991]. В благоприятных климатических условиях они способны выживать в экосистемах, значительно отличающихся по гидротермическим и почвенно-химическим характеристикам от исходных. Именно для мокриц как неспециализированных сапрофагов отмечено резкое увеличение числа видов с расширившимися ареалами, вплоть до космополитных [Schmalfuss, 2003]. Виды-вселенцы были отмечены среди мокриц во многих экосистемах России, в частности, показано экспансивное расширение ареала *Hyloniscus riparius* в центре европейской части России [Гонгальский и др., 2013].

Почвенной фауне Дальнего Востока России посвящено довольно большое количество работ [Гиляров, Перель, 1969, 1973; Молодова, 1973], которые были обобщены как в каталоги видового состава [Курчева, 1977; Ганин, 1997], так и на их основе проанализированы закономерности распространения сообществ в пределах региона [Ганин, 2011]. Ни в одной из перечисленных работ не указано обитание каких-либо видов мокриц на территории Дальнего Востока. Тем не менее, литоральные изоподы были многократно встречены на побережьях Приморского края, Сахалина, Курильских островов [Кусакин, 1976], но они традиционно не включаются в списки, создаваемые почвенными зоологами. Наши собственные наблюдения и материалы коллег показывают, что Дальний Восток России на наших глазах становится ареной проникновения в наземные экосистемы настоящих почвообитающих мокриц.

Нынешняя работа ставит перед собой задачу выявить состав чужеродных видов мокриц и тенденции его расширения на территории Дальнего Востока России.

### Материал и методы

Нами создана и пополняется база данных фауны мокриц территории бывшего Советского Союза [Kuznetsova, Gongalsky, 2012]. Для каждого пункта находок мокриц в ней указан вид, источник информации, год и биотоп, если он был известен. Для каждого вида – тип ареала по Г. Шмальфуссу [Schmalzfuss, 2003] и список мест находок (локалитетов). Кроме того, в базу данных внесены места находок мокриц с неопределённым таксономическим составом и пункты достоверного отсутствия мокриц в составе почвенной мезофауны. Список локалитетов выложен в открытую международную систему Edaphobase [2020]. Для мест отсутствия мокриц выбирались только источники, свидетельствовавшие о подробном и, желательно, многолетнем изучении почвенной мезофауны. На основании базы данных была составлена кадастровая карта локалитетов присутствия мокриц в составе почвенной фауны Дальнего Востока России для четырёх периодов наблюдений:

до 1900 г. (1 наблюдение), 1950 г. (2), 2000 (14) и 2020 г. (53 наблюдения).

Летом 2019 г. в рамках проекта Русского географического общества по изучению заселения почвенными беспозвоночными территории Дальнего Востока России нами собран материал о распространении мокриц, который был также включён в базу данных. Он значительно расширил наш объём знаний о распространении отдельных видов.

Дальний Восток России мы понимаем как Якутию и Амурскую область, а также все регионы страны, лежащие восточнее. Определение видовой принадлежности мокриц вели с помощью специальной литературы [Schmölzer, 1965; Hopkins, 1991], систематика дана по Г. Шмальфуссу [Schmalzfuss, 2003].

Картографическая обработка проводилась на основе программного пакета ArcGis 10.6.

### Результаты и обсуждение

На территории Дальнего Востока России отмечено 70 локалитетов, где обнаружены мокрицы. В частности, отмечены три вида, населяющие литораль и супралитораль, – *Ligia cynerascens*, *Tylos granuliferus*, *Detonella papillicornis* (табл. 1). Это местные виды, не входящие в сообщества наземных экосистем, и посему не отмечавшиеся почвенными зоологами. Единственный чужеродный вид, отмеченный на данной территории в XIX в., – *Porcellio laevis* (табл. 1). С середины XX в. в фауне отмечается ещё один чужеродный вид – *Porcellio scaber*. Этот вид обнаружен в максимальном числе локалитетов (рис. 1). Он распространён от южных районов Приморского края до самой северной точки находок мокриц – в посёлках Лазарев и Де Кастри в Хабаровском крае, а также на островах Большой Курильской гряды: Кунашире, Итурупе и Урупе и Малой Курильской гряды: на Шикотане (рис. 2).

С конца XX в. число находок чужеродных видов начинает резко увеличиваться (рис. 3). Первыми регистрируются практически космополитные *Cylisticus convexus* и *Trachelipus rathkii*. В начале XXI в. происходит многократное увеличение числа находок видов-вселенцев, в основном в южном Приморье (рис.

Таблица 1. Фауна мокриц Дальнего Востока России

Литоральные виды	Чужеродные наземные виды
<i>Detonella papillicornis</i> (Richardson, 1904)	<i>Armadillidium nasatum</i> Budde-Lund, 1885
<i>Ligia cinerascens</i> Budde-Lund, 1885	<i>Armadillidium versicolor</i> Stein, 1859
<i>Tylos granuliferus</i> Budde-Lund, 1885	<i>Cylisticus convexus</i> (De Geer, 1778)
	<i>Hyloniscus riparius</i> (Koch, 1838)
	<i>Porcellio laevis</i> Latreille, 1804
	<i>Porcellio scaber</i> Latreille, 1804
	<i>Porcellio spinicornis</i> Say, 1818
	<i>Porcellionides pruinosus</i> (Brandt, 1833)
	<i>Protracheoniscus</i> sp.
	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)

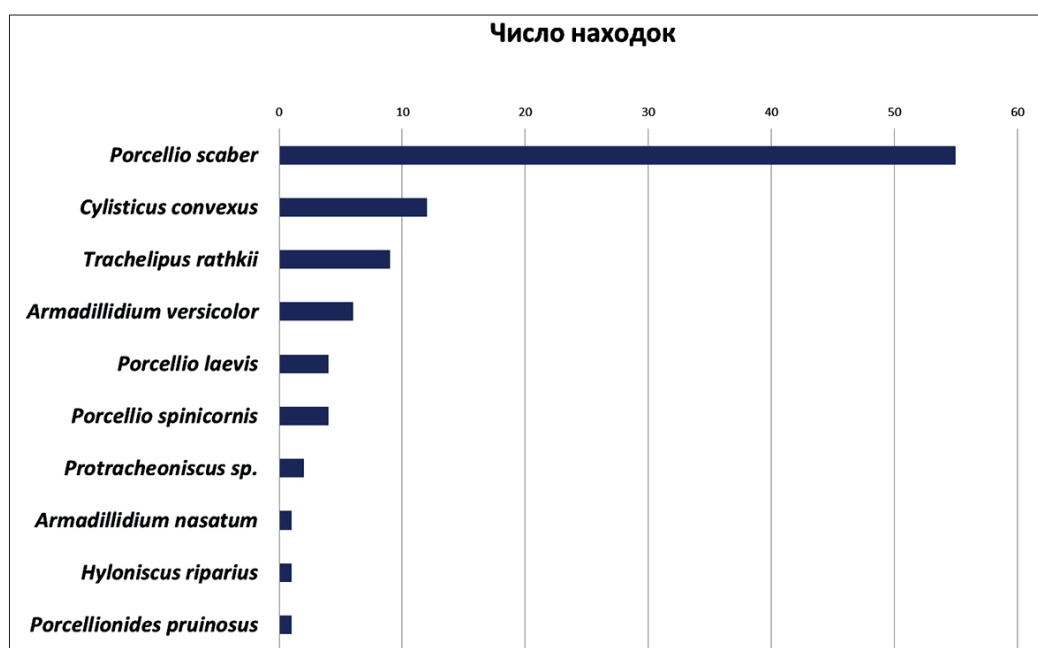


Рис. 1. Число находок наземных видов мокриц на Дальнем Востоке России.

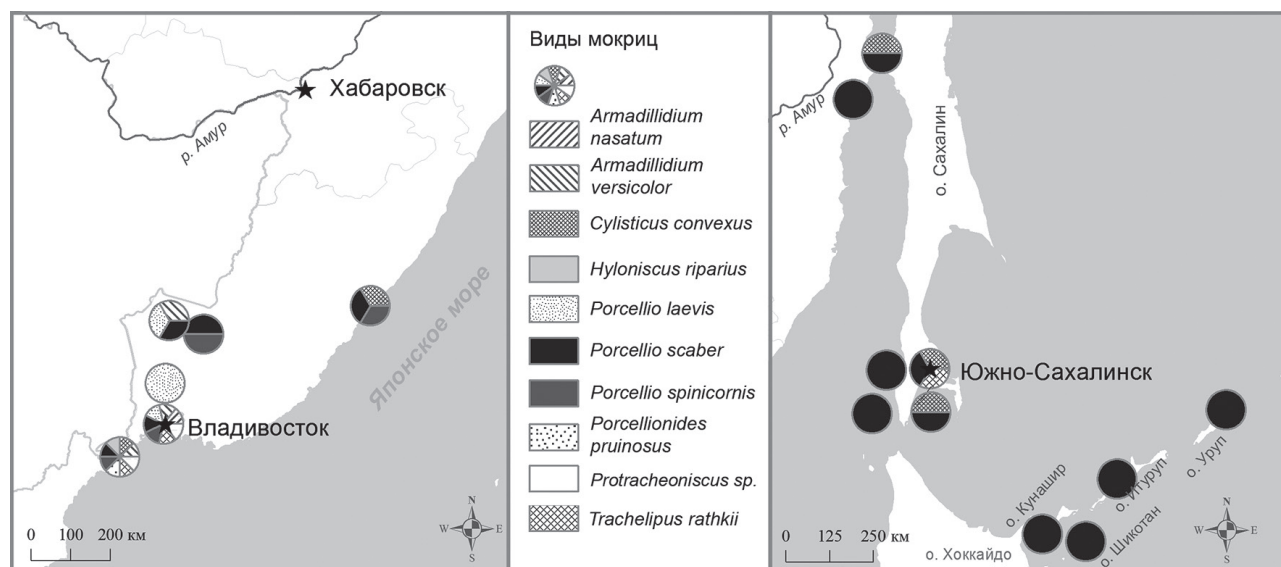


Рис. 2. Фауна чужеродных видов мокриц на территории Дальнего Востока России.

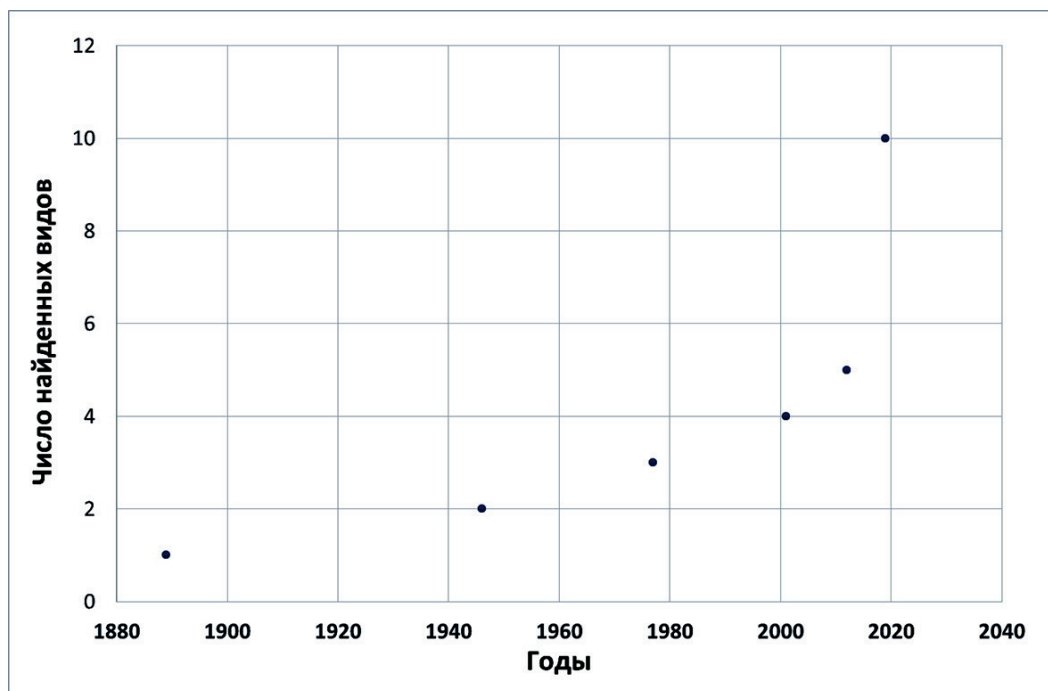


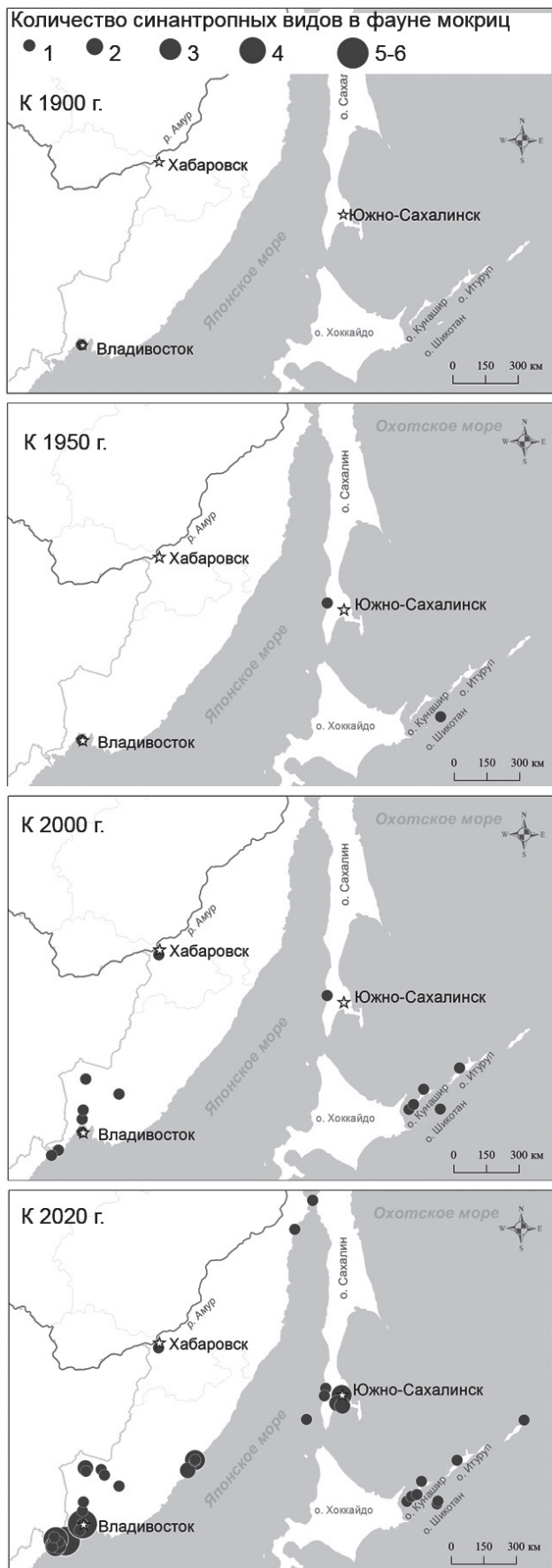
Рис. 3. Кумулятивное число чужеродных видов мокриц в наземных местообитаниях Дальнего Востока России.

4). Во Владивостоке и южнее него отмечаются два вида рода *Armadillidium* (*A. versicolor*; *A. nasatum*), *Porcellionides pruinosus*, представители рода *Protracheoniscus* (собраны только самки, не позволяющие достоверно определить вид), а также *Hyloniscus riparius*, поэтому представляется вероятным нахождение этих видов во многих других сходных местообитаниях на территории южного Приморья. Набор видов в пределах локалитетов представляется случайным. В каждом локалитете южнее Владивостока встречены 2–3 вида, а в посёлках, расположенных на берегах залива Посъета, иногда до 6 видов одновременно (рис. 4).

Несмотря на слабую изученность мокриц в нашей стране и небольшую плотность точек их находок на картах, представляется очевидным всё большее распространение мокриц на Дальнем Востоке России. Наш анализ имеет достаточно большой набор ограничений, в первую очередь в числе точек, относящихся к разным периодам исследований. Невозможно достоверно установить, были ли до 1950 г. лишь единичные находки видов, или их просто не фиксировали в коллекциях. После 1950 г. информация становится количественной с развитием широкомасштабных почвенно-зоологических исследований, начатых

акад. М.С. Гиляровым по всей стране. Исчерпывающий обзор почвенно-биологических исследований, проведённых к концу 1970-х гг., опубликованный Г.Ф. Курчевой [1977], указывает на отсутствие мокриц в списках фауны Дальнего Востока. В то же время, подобные обзоры обычно не затрагивают единичные находки мокриц, данные о которых хранятся лишь в зоологических коллекциях и архивах. Нами было ранее показано [Гонгальский и др., 2012], что для выявления фауны мокриц в пределах биома достаточно 8 локалитетов. В этой связи, избыточное (более 50) точек после 2000 г. не могло пропорционально увеличить число найденных видов.

Второе ограничение связано с тем, что во второй половине XX в. большинство почвенно-зоологических исследований проводилось в ненарушенных наземных экосистемах. Как правило, почвенная фауна изучалась в заповедниках и иных эталонных условиях, где чужеродных видов мокриц наблюдается немного даже в настоящее время. Так, согласно работам Г.Н. Ганина [2011] и нашим [Гонгальский и др., 2014], отмечается проникновение в такие местообитания только одного вида, *Porcellio scaber*. Большинство локаций находок чужеродных видов относится к селитебным территориям, паркам и лесопарковым



**Рис. 4.** Число чужеродных видов мокриц в наземных местообитаниях Дальнего Востока России к 1900, 1950, 2000 и 2020 гг. (сверху вниз).

зонам. Во времена работ М.С. Гилярова и его учеников этим экосистемам уделялось гораздо меньшее внимание, и потому многие виды могли не быть выявлены ранее. К сожалению, наша попытка разделить все локалитеты на природные и синантропные не увенчалась успехом, поскольку в старых сборах эта информация практически недоступна.

Тем не менее, несмотря на вынужденные ограничения в методологической части работы, можно отметить тенденцию появления видов-вселенцев исключительно в синантропных местообитаниях (в пределах городских и сельских поселений), лишь иногда в нарушенных лесах вокруг поселений.

Во время работы по изучению почвенной мезофауны о. Кунашир мы смогли проследить распространение единственного на острове наземного вида мокриц – *Porcellio scaber*. На о. Кунашир обитание *P. scaber* было отмечено как на литорали, так и в наземных экосистемах [Гонгальский и др., 2014]. Среди 11 точек отбора количественных почвенно-зоологических проб мокрицы *P. scaber* были отмечены в четырёх. Численность всегда была невысока: от 2 до 10 экз./м<sup>2</sup>, однако локально можно было обнаружить скопления, где эти мокрицы встречаются сотнями: под корой упавших деревьев, под камнями и т. п. Распространение *P. scaber* на Дальнем Востоке России связано с присутствием или бывшей деятельностью человека, так как вид был встречен на морских побережьях и в лесах в окрестностях жилых или заброшенных посёлков. Встречен он был также и на территории Курильского заповедника, например, на кордоне Озёрный в кальдере вулкана Головнина, в то время как в остальных исследованных местообитаниях в кальдере и вдоль ручья Озёрного мокриц отмечено не было. Мы предполагаем, что на Кунашире его распространение связано с расположением посёлков во времена принадлежности острова Японии, когда плотность населения и построек была значительно выше. Составленная карта распространения мокриц [Kuznetsova, Gongalsky, 2012] показала потенциальную пригодность о. Кунашир для обитания мокриц. Наши полевые исследования подтвердили правомочность данного предположения. По нашим данным, не толь-

ко экстразональные местообитания (морская литораль, подвалы домов) населены мокрицами, но и природные местообитания также поддерживают устойчивые популяции мокриц как естественного компонента почвенного населения. Вместе с тем, *P. scaber* пока единственный вид на Дальнем Востоке, обнаруженный в естественных наземных местообитаниях. Его участие в экосистемах вполне соответствует теории удачного колониста [Maup, 1965], которая гласит, что первый, кто обнаружил подходящие условия, заселил все возможные местообитания. Почему в этих благоприятных для мокриц экосистемах ещё не обитают другие синантропные виды, остаётся неизвестным. Причиной отсутствия эндемичных видов мокриц на Курилах является, вероятно, их молодой геологический возраст со времен последнего поднятия. В это время основное разнообразие мокриц на планете уже сформировалось, и сюда могли быть занесены только существовавшие виды, которые за время обитания на нём ещё не успели дать новые виды за счёт географической изоляции. Можно было ожидать проникновения тропических видов с Японских островов. Однако для таких динамичных территорий кайнозойского возраста, регулярно засыпаемых вулканическим пеплом, уровень эндемизма в почвенных сообществах невысок вообще. Кроме того, закисленность почв и холодные зимы не способствуют высокому разнообразию мокриц. Почему на территории континентальной части Дальнего Востока не было местных видов мокриц, несмотря на довольно богатую фауну Японии и Кореи [Schmalzfuss, 2003], предстоит выяснить в будущем.

Также стоит отметить появление на Дальнем Востоке одного из наиболее активно расселяющихся по миру видов мокриц – *Hyloniscus riparius* (см. [Гонгальский и др., 2013] и ссылки в этой работе). Появление этого массового вида в лесах в окрестностях поселений Европейской части России уже вызвало тревогу, поскольку вид вполне может вытеснить местные виды сапрофагов.

Таким образом, Дальний Восток России представляется уникальной природной лабораторией, где происходит активное вселение мокриц. Причём, если на первом этапе про-

исходило освоение природных территорий единственным активным видом, который заселил за несколько десятилетий множество подходящих местообитаний, то в последние годы наблюдается тенденция проникновения на эту территорию множества других видов, которые пока находятся на первых этапах заселения этой территории.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам заповедника «Курильский» за помощь в организации полевых работ на о. Кунашир, в особенности заместителю директора по научной работе заповедника М.А. Антипину. Авторы признательны сборщикам мокриц на Дальнем Востоке, предоставившим свои материалы, особенно Л.А. Прозоровой. Авторы признательны А.С. Зайцеву за ценные замечания по рукописи статьи.

### Финансирование работы

Исследования на о. Кунашир проведены при поддержке грантов РФФИ 11-04-00245-а, 12-04-10148-к, а на материковой части Дальнего Востока России – гранта РГО 13-2019-Р.

### 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

- Ганин Г.Н. Почвенные животные Уссурийского края. Владивосток, Хабаровск: Дальнаука, 1997. 160 с.
- Ганин Г.Н. Структурно-функциональная организация сообществ мезопедобионтов юга Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2011. 379 с.
- Гиляров М.С., Перель Т.С. Особенности почвенной фауны лесов Южного Приморья // В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Мат. III Всес. совещ. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1969. С. 51–52.
- Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв // В

- кн.: Экология почвенных беспозвоночных. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1973. С. 40–59.
- Гонгальский К.Б., Емельянова Л.Г., Кузнецова Д.М. Пространственное разнообразие фауны мокриц (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) на равнинной части территории Северной Палеарктики // Вестник МГУ. Сер. 5. Геогр. 2012. №5. С. 77–83.
- Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М., Елагин А.Д., Малавин С.А., Зайцев А.С. Почвенная мезофауна юга острова Кунашир (Курильские острова) // Доклады Академии наук. 2014. Т. 457. С. 370–373.
- Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М., Филимонова Ж.В., Шахаб С.В. Распространение и экология инвазивного вида мокриц *Hyloniscus riparius* (С. Koch, 1838) (Isopoda, Oniscida, Trichoniscidae) в России // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 2–7.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в Европейских морях России. / Ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С. 35–50.
- Курчева Г.Ф. Почвенные беспозвоночные советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 132 с.
- Кусакин О.Г. Отряд Равноногие ракообразные – Isopoda // В кн.: Животные и растения залива Петра Великого / Ред. А.В. Жирмунский. Л.: Наука, 1976. С. 362.
- Молодова Л.П. Фауна почвенных беспозвоночных южного Сахалина // В кн.: Экология почвенных беспозвоночных. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1973. С. 60–74.
- Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Groffman P.M., Parkinson D.N. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. Vol. 2. P. 427–435.
- Edaphobase (Электронный ресурс) // (<https://portal.edaphobase.org/>). Проверено 28.09.2020.
- Eijsackers H. Earthworms as colonizers of natural and cultivated soil environments // *Applied Soil Ecology*. 2011. Vol. 50. P. 1–13.
- Hanski I. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. Oldendorf; Luhe: International Ecology Institute, 2005. 307 pp.
- Hopkin S. A key to the woodlice of Britain and Ireland // *Field Studies*. 1991. Vol. 7. P. 599–650.
- Kuznetsova D.M., Gongalsky K.B. Cartographic analysis of woodlice fauna of the former USSR // *ZooKeys*. 2012. Vol. 176. P. 1–11.
- Mayr E. Summary // In: The genetics of colonizing species. / Eds H.G. Baker, G.L. Stebbins. N.Y.: Academic Press, 1965. P. 553–562.
- Schmalfuss H. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A*. 2003. Bd. 654. S. 1–341.
- Schmölzer K. Ordnung Isopoda. Berlin: Akademie Verlag, 1965. 189 s.
- Stigall A.L. The invasion hierarchy: ecological and evolutionary consequences of invasions in the fossil record // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2019. Vol. 50. P. 355–380.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth A.R., Vsevolodova-Perel T.S. Invasion patterns of Lumbricidae into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 1223–1234.

## DISTRIBUTION OF ALIEN SPECIES OF WOODLICE (CRUSTACEA, ISOPODA, ONISCIDEA) ON THE RUSSIAN FAR EAST

© 2020 Gongalsky K.B.<sup>a, b, \*</sup>, Kuznetsova D.M.<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia;

<sup>b</sup> Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia;  
e-mail: \*[gongalsky@gmail.com](mailto:gongalsky@gmail.com); \*\*[datakuz@mail.ru](mailto:datakuz@mail.ru)

Woodlice were not recorded in the fauna of undisturbed terrestrial ecosystems of the Russian Far East. Initially, in this region, three species of this group lived only on the littoral, and were well studied by marine biologists. In the XXth century, separate records of woodlice began to appear in terrestrial ecosystems, and in recent years the number of finding points and species has increased. Since the beginning of the XXIst century, fauna of synanthropic woodlice has already reached 10 species. The only species successively invaded untouched forest ecosystems is *Porcellio scaber*. Along with other cosmopolitan species, the alien species *Hyloniscus riparius* also penetrated here, the distribution of which in the European part of Russia became widespread. Penetration of woodlice in the territory where they never existed may cause the extinction of the indigenous saprophagous species and lead to a decrease in the level of biological diversity in the soil and the sustainability of ecosystems in the long term.

**Keywords:** woodlice, cartographic analysis, alien species, soil fauna.

## НАХОДКА ПУСТЫННОГО ЩИТНИКА *BRACHYNEMA GERMARI* (НЕТЕРОПТЕРА: PENTATOMIDAE) В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ РОССИЯ)

© 2020 Емец В.М.

Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В.М. Пескова, Воронеж 394080, Россия  
e-mail: emets.victor@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.07.2020. После доработки 30.10.2020. Принята к публикации 16.11.2020.

На юго-восточной границе лесного массива Воронежского заповедника (51°52'24" с. ш.; 39°38'57" в. д.) на мари белой (*Chenopodium album*) 12 июня 2020 г. встречены 4 имаго пустынного щитника *Brachynema germari* (Kolenati, 1846). Эта самая северная в европейской части России находка – вероятно, результат саморасселения вида в северном направлении, которому могла способствовать аномально жаркая погода в начале июня 2020 г. на европейской территории России. Путиами расселения *B. germari* в северном направлении могут служить полосы отвода вдоль железных дорог, на которых произрастают ксерофитные группировки.

**Ключевые слова:** пустынный щитник *Brachynema germari*, Pentatomidae, Воронежский заповедник, Россия, чужеродный вид, новая находка.

### Введение

Пустынный щитник *Brachynema germari* (Kolenati, 1846), относящийся к семейству клопов-щитников (Pentatomidae), – фитофаг с широким набором кормовых растений, характерный для пустынь Западной Палеарктики. Он способен размножаться в большом количестве, давая за сезон 4–5 поколений, и наносить ощутимый экономический ущерб посевам отдельных сельскохозяйственных культур в районах орошаемого земледелия пустынной зоны [Кириченко, Кержнер, 1972; Hashemi-Rad, 1999; Ghahari et al., 2014]. Наиболее известен как вредитель в фисташковых садах Ирана, повреждающий плоды фисташки (*Pistacia vera*) и вызывающий их преждевременное опадение [Nyman et al., 1967; Mehrnejad, 2001; Daane et al., 2005; Mehrnejad et al., 2013]. *B. germari* служит переносчиком дрожжеподобного грибка *Nematospora coryli* (Saccharomycetales: Saccharomycetaceae), вызывающего гниль орехов лещины; на фисташковых плантациях в Северной Африке и Передней Азии *N. coryli* наносит значительный ущерб, снижая качество плодов фисташки [Nyman et al., 1967; Ershad, Barkhordary, 1975; Ferguson, Naviland, 2016].

Ареал *B. germari* включает страны побережья Средиземного моря, Закавказье, Украину, юг европейской части России, а также Ближний Восток, Среднюю и частично Центральную Азию [Rider, 2006]. Северной границей ареала *B. germari* в пределах бывшего СССР считается линия: Таганрог – Ставрополь – Сарепта – Калмыково – устье р. Темир (приток Эмбы) – Челкар – Иргиз – Караганда – оз. Зайсан; далее северная граница ареала продолжается по территории Китая и Монголии [Исаков, 2002]. Известны только 3 точки обнаружения вида вне этой границы (севернее): 1) окрестности с. Задонецкое Змиевского р-на (Харьковская обл., Украина); 2) г. Калач (Воронежская обл., РФ); 3) Ильменский заповедник (Челябинская область, РФ) [Исаков, 2002; Пучков, Пучков, Шешурак, 2011]. Особый интерес представляют недавние (в 2011 и 2017 гг.) находки *B. germari* на юге Восточной Сибири: 1) Забайкальский край, Даурский заповедник, расположенный на границе с Монголией (экземпляр прилетел на свет, ближайшее известное местонахождение расположено южнее в 600 км); 2) Красноярский край, Ермаковский р-н, с. Верхнеусинское (экземпляр обнаружен в зда-



нии аэропорта; вероятная непреднамеренная интродукция из Тувы [Vinokurov, Dubatolov, 2018]. Эти данные могут служить свидетельством усиливающихся возможностей саморасселения и непреднамеренной интродукции *B. germari*.

В этом сообщении приводятся сведения о новой находке *B. germari* на севере Воронежской обл. (на территории Воронежского заповедника) в 2020 г.

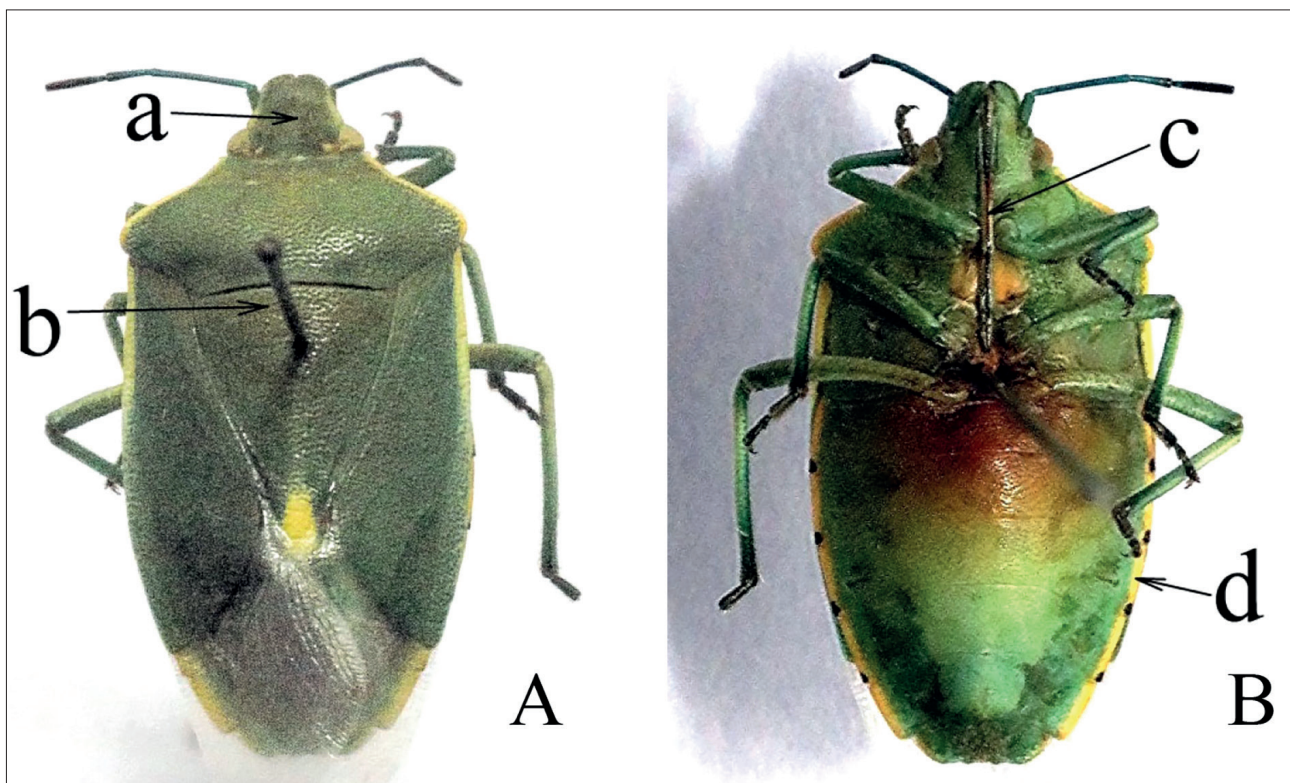
### Результаты и обсуждение

12 июня 2020 г. на юго-восточной границе Воронежского заповедника (51°52'24" с. ш.; 39°38'57" в. д., квартал 543, вблизи полосы отвода железной дороги «ст. Графская – с. Верхняя Хава») на мари белой (*Chenopodium album*), относящейся к семейству Амарантовые (Amaranthaceae sensu lato, включая Chenopodiaceae), были отмечены 4 необычных по облику клопа-щитника. Клопы при приближении наблюдателя улетели; мной была отловлена всего лишь 1 особь (самка), которая исследована и хранится в коллекции насекомых Воронежского заповедника.

Этот экземпляр клопа-щитника характеризуется признаками, позволяющими чёт-

ко идентифицировать его как *Brachynema germari* (Kolenati, 1846): 1) хоботок длинный, заходящий за тазики средних ног; 2) голова перед глазами сильно сужена; 3) тело зелёное (основание щитка одноцветное), уплощённое, вытянуто-овальное, с почти параллельными краями у середины, голое, кориум в равномерной пунктировке; 4) усики тёмно-зелёные, к вершине чёрные; 5) внешние края переднеспинки, кориума к основанию и брюшного ободка белые, более светлые, чем фон; 6) ноги зеленоватые, с чёрными вершинами голеней и чёрными лапками; 7) стерниты брюшного ободка с маленьким чёрным пятном у заднего края; 8) длина тела 12.5 мм (рисунок, А и В). Видовая идентификация осуществлена по гемиптерологическим руководствам [Кержнер, Ячевский, 1964; Пучков, 1965]. Гемиптеролог-систематик Н.Н. Винокуров подтвердил по фотографии определение коллекционного экземпляра.

Находка *B. germari* на территории Воронежского заповедника – самая северная в европейской части России (51°52' с. ш.), но более южная по сравнению с обнаружением вида в Сибири: 52°14' с. ш. – юг Красноярского края [Vinokurov, Dubatolov, 2018]. На



**Рис.** Самка *Brachynema germari* из Воронежского заповедника: А – вид с дорсальной стороны (а – голова перед глазами, б – основание щитка); В – вид с вентральной стороны (с – хоботок, d – брюшной ободок).

европейской территории России ближайшее местонахождение *B. germari* расположено в Воронежской области на 200 км южнее: г. Калач – 50°25' с. ш. [Исаков, 2002]. Обнаружение особей *B. germari* вблизи железной дороги позволяет предположить, что полосы отвода железных дорог, где произрастают ксерофитные группировки, могут служить путями проникновения вида на север.

Саморасселению *B. germari* в северном направлении и его проникновению в Воронежский заповедник могла способствовать аномально жаркая погода в начале – середине июня 2020 г. на европейской территории России.

Примечательно, что имаго *B. germari* обнаружены на мари белой (*Chenopodium album*) – приоритетном кормовом растении, на котором *B. germari* хорошо развивается [Исаков, 2002]. Нельзя не отметить очень широкие трофические связи *B. germari*, его способность жить за счёт свыше 50 видов кустарников и травянистых растений, относящихся к 16 семействам: Amaranthaceae s.l. (включая Chenopodiaceae), Anacardiaceae, Apiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Convolvulaceae, Ephedraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Poaceae, Polygonaceae, Scrophulariaceae, Tamaricaceae, Zygophyllaceae [Кириченко, Кержнер, 1972; Каплин, 1989; 1993; Исаков, 2002; Есенбекова, 2013; Ghahari et al., 2014; Маркина и др., 2019]. Вид кажется потенциально опасным в плане натурализации и возможной вредоносной деятельности на сельскохозяйственных полях в пределах лесостепной зоны России, так как он может развиваться на пшенице, ячмене, фасоли, сахарной свёкле [Ghahari et al., 2014; Маркина и др., 2019].

### Благодарности

Автор выражает признательность Н.Н. Винокурову (доктору биологических наук, заведующему лабораторией систематики и экологии беспозвоночных Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск) за труд по изучению фотографии коллекционного экземпляра *B. germari* и подтверждению его видовой принадлежности.

### Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Летопись природы» (осуществление государственного экологического мониторинга), № 051-00029-20-00.

### 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

- Есенбекова П.А. Полужесткокрылые (Heteroptera) Казахстана. Алматы: Нур-Принт, 2013. 268 с.
- Исаков Ю.М. Особенности преимагинальных стадий *Brachynema germari* (Heteroptera, Pentatomidae) в условиях Средней Азии // Вестник зоологии. 2002. Т. 26. № 3. С. 89–94.
- Каплин В.Г. К познанию комплексов членистоногих (Arthropoda) Заалтайской Гоби // Насекомые Монголии. Вып. 10. Л.: Наука, 1989. С. 9–61.
- Каплин В.Г. Открытоживущие членистоногие семенных растений Гарагумов. Ашгабад: Ылым, 1993. 444 с.
- Кержнер И.М., Ячевский Т.Л. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые, или клопы // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 1. С. 655–845.
- Кириченко А.Н., Кержнер И.М. Наземные полужесткокрылые (Heteroptera) Монгольской Народной Республики. I // Насекомые Монголии. Вып. 1. Л.: Наука, 1972. С. 383–428.
- Маркина Т.Ю., Пучков О.В., Федяй I.O. Нови та малавидомі види клопів (Insecta: Hemiptera, Heteroptera) для фауни України // Біорізноманіття, екологія та експериментальна біологія. 2019. № 20. Р. 43–48.
- Пучков А.В., Пучков П.В., Шешурак П.Н. Первые находки клопа-щитника *Brachynema germari* (Heteroptera, Pentatomidae) в Украине // Вестник зоологии. 2011. Т. 45. № 4. С. 378.
- Пучков В.Г. Щитники Средней Азии. Фрунзе: Илим, 1965. 332 с.
- Daane K.M., Yokota G.Y., Krugner R., Steffan S.A., DaSilva P.G., Beede R.H., Bentley W.J., Weinberger G. Large bugs damage pistachio nuts most severely during midseason // California Agriculture. 2005. Vol. 59. No. 2. P. 95–102.
- Ershad J., Barkhordary M. Host plants and vectors of *Nematospora coryli* Peglion in Kerman province // Journal of Plant Diseases. 1975. Vol. 1. P. 86–91.
- Ferguson L., Haviland D. Pistachio Production Manual. Richmond: UCANR Publications, 2016. 334 p.

- Ghahari H., Moulet P., Rider D.A. An annotated catalog of the Iranian Pentatomoidea (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomomorpha) // *Zootaxa*. 2014. Vol. 3837. No. 1. P 1–95.
- Hashemi-Rad H. Harmful bugs of pistachio gardens in Kerman province // *Iran Pistachio Research Center Report*. 1999. P. 12–13.
- Mehrnejad M.R. The current status of pistachio pests in Iran // *Cahiers Options Méditerranéennes*. 2001. Vol. 322. P. 315–322.
- Mehrnejad M.R., Linnavuori R.E., Alavi S.H. Hemipteran Bugs Associated with Pistachio Trees and Notes on Major Species // *Zoology and Ecology*. 2013. Vol. 23. No. 1. P. 29–40.
- Nyman E., Sharif G., Zalpour N., Ghane S.M., Samet K. Mass disease in fruit of pistachio trees // *Journal of Pests and Plant Diseases*. 1967. Vol. 25. P. 58–65.
- Rider D.A. Family Pentatomidae Leach, 1815 // *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region* / Eds. Aukema B., Rieger Ch. Amsterdam: Netherlands Entomological Society, 2006. Vol. 5. P. 233–402.
- Vinokurov N.N., Dubatolov V.V. Desert shield bug *Brachynema germarii* (Heteroptera: Pentatomidae) is found in the south of Eastern Siberia, Russia // *Zoosystematica Rossica*. 2018. Vol. 27. No. 1. P. 146–149.

## FINDING OF DESERT SHIELD BUG *BRACHYNEMA GERMARI* (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) IN THE VORONEZHISKY NATURE RESERVE (CENTRAL RUSSIA)

© 2020 Emets V.M.

Peskov Voronezhsky State Natural Biosphere Reserve, Voronezh 394080, Russia;  
e-mail: [emets.victor@yandex.ru](mailto:emets.victor@yandex.ru)

On the South-Eastern border of the forest area of the Voronezhsky Nature Reserve (51°52'24" N; 39°38'57" E) on the White Goosefoot (*Chenopodium album*), 4 imago of the desert shield bug *Brachynema germari* (Kolenati, 1846) were encountered on June 12, 2020. This finding, the northernmost one in the European part of Russia, is probably the result of self-dispersal of the species in the Northern direction that could have been facilitated by abnormally hot weather in early June 2020 on the European territory of Russia. The ways of *B. germari* expansion in the Northern direction can be the right-of-way lanes along railways on which xerophytic groups are growing.

**Key words:** desert shield bug *Brachynema germari*, Pentatomidae, Voronezhsky Reserve, Russia, alien species, new record.

# ВЛИЯНИЕ КОЛИЧЕСТВА ГЕНЕРАЦИЙ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ *PHYLLONORYCTER ISSIKII* (KUMATA, 1963) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В УДМУРТИИ

© 2020 Ермолаев И.В.<sup>а,\*</sup>, Домрачев Т.Б.<sup>б</sup>

<sup>а</sup> ФГБУН Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, Тобольск 626152, Россия;

<sup>б</sup> ФГБОУ ВО Удмуртский государственный университет, Ижевск 426000, Россия;

e-mail: \*ermolaev-i@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.02.2020. После доработки 23.10.2020. Принята к публикации 09.11.2020.

Впервые исследовано влияние количества генераций на динамику численности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae). Работу провели на четырёх пробных площадях в течение 2001–2020 гг. в Удмуртской Республике. Существование второй генерации минёра зависит от климатических особенностей сезона. Второе поколение моли наблюдали при условии, что первая генерация бабочек успевала завершить своё развитие в третьей декаде июня. В случае если это происходило в июле, то второго поколения не было.

Изменчивость фенологии оказывает влияние на динамику численности инвазионного вида. Плотность заселения лип минёром в текущем году росла, если в предыдущем сезоне было только одно поколение моли. Показатель падал, если в предыдущем сезоне было два поколения.

Уменьшение численности *Ph. issikii* в год с двумя поколениями могло происходить за счёт снижения как продолжительности жизни и фактической плодовитости самок, так и выживаемости второго поколения моли. Это приводило к значительному сокращению количества зимующих бабочек.

**Ключевые слова:** липовая моль-пестрянка, *Phyllonorycter issikii*, биологическая инвазия, Удмуртия.

## Введение

Серьёзной проблемой для европейских насаждений липы стало появление инвазионного вида – липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae). Регион-донор этого минёра расположен по берегам Японского моря. В 1985 г. *Ph. issikii* был впервые обнаружен в зелёных насаждениях г. Москвы [Беднова, Белов, 1999]. В регионе-реципиенте вид повреждает 4 аборигенных и 5 интродуцированных видов лип (*Tilia*) [Ермолаев и др., 2018б]. За 27 лет (с 1985 по 2011 г.) площадь ареала моли в Европе и Западной Сибири возросла до 4 086 000 км<sup>2</sup> и составила 60.4% от всей площади ареала аборигенных видов рода *Tilia* [Ермолаев, Рублёва, 2017]. При этом в условиях Европы минёр проходит три фазы инвазии (появления, становления и распространения) за три года. Максимальные скорости инвазии (80–85 км в год) выявлены в направлении на запад и восток региона-ре-

ципиента. История, скорость, механизмы и последствия инвазии *Ph. issikii* были рассмотрены нами ранее [Ермолаев, Зорин, 2011; Ермолаев, Рублёва, 2017].

Липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* в течение сезона даёт две генерации. Эта особенность жизненного цикла хорошо известна для популяций первичного ареала минёра, например, Японии [Kumata, 1963], Кореи [Kumata et al., 1983] и Приморского края [Ермолаев, 1977]. То же справедливо и для популяций моли в Европе: Великобритании [Edmunds, Langmaid, 2005], Голландии [Huisman et al., 2013; Doorenweerd et al., 2014], Польши [Jaworski, 2009; Soika, Łabanowski, 2014], Чехии, Словакии [Šefrová, 2002], Австрии [Šefrová, 2002; Huemer, Erlebach, 2003; Perny, 2007], Венгрии [Szabóky, Csóka, 2003], Словении [Jurc, 2012], Хорватии [Matošević, 2007a, 2007b; Matošević et al., 2009; Matošević, Pernek, 2011], Сербии [Dobrosavljevic et al., 2018], Румынии [Ureche, 2006; Stolnicu, Ureche, 2007],

**Таблица 1.** Сроки лёта двух поколений *Ph. issikii* в разных частях ареала

Страна, регион	Первое поколение	Второе поколение	Источник
Голландия	июнь	август – октябрь	Huisman et al., 2013 Doorenweerd et al., 2014
Германия	?	август – сентябрь	Graf et al., 2002 Gaedike et al., 2003 Segeer, 2008
Чехия	июнь	вторая декада августа – октябрь	Šefrová, 2002; 2003
Венгрия	июнь	август – сентябрь	Szabóky, Csóka, 2003
Хорватия	июнь	август – сентябрь	Matošević, 2007a, 2007b Matošević et al., 2009 Matošević, Pernek, 2011
Сербия	июнь	август	Dobrosavljevic et al., 2018
Румыния	?	август	Kovács et al., 2006
Латвия	?	сентябрь	Noreika, 1998
Белоруссия	конец июня – начало июля	август – сентябрь	Евдошенко, Сауткин, 2012
Приднестровье	конец июня – начало июля	август	Антюхова, Мешкова, 2011
Украина, г. Харьков	вторая половина июня	август	Мешкова, Мікуліна, 2012; Meshkova et al., 2013
РФ, Ленинградская обл.	июль	сентябрь	Селиховкин, Тимофеева, 2012
РФ, Смоленская обл.	первая половина июля	?	Шмыгова, 2005; 2007
РФ, Тверская обл.	июль	август – сентябрь	Коробков, Барышникова, 2017
РФ, Калужская обл.	середина июля	?	Шмыгова, 2005; 2007
РФ, Московская обл.	третья декада июня – начало июля	конец августа – сентябрь	Осипова, 1992; 1995; Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Состояние..., 2004; Гниненко, Козлова, 2007
РФ, Тульская обл.	начало июля	август – сентябрь	Барышникова, Большаков, 2004
РФ, Воронежская обл.	конец июня – вторая декада июля	середина августа – первая декада сентября	Козлов, 1991
РФ, Чувашская Респ.	июль	?	Ластухин, 2010
РФ, Республика Мордовия	конец июня – вторая декада июля	середина августа	Сусарев, 2014
РФ, Ульяновская обл.	начало июля	август	Мищенко, Золотухин, 2003; Yefremova, Mishchenko, 2012
РФ, Свердловская обл.	начало июля	вторая половина августа	Ухова, Ольшванг, 2014; Богачёва и др., 2018
РФ, Челябинская обл.	?	август-сентябрь	Ольшванг и др., 2004
РФ, Омская обл.	июль	?	Князев и др., 2018
РФ, Новосибирская обл.	конец июня – июль	август?	Кириченко, 2013
РФ, Томская обл.	вторая декада июля	?	Конусова и др., 2019
РФ, Приморье	вторая половина июля	?	Ермолаев, 1977
Корея	?	середина августа	Kumata et al., 1983
Япония	конец июня, середина июля	конец августа, сентябрь (иногда до первых чисел октября)	Kumata, 1963

Примечание: «?» – нет точных данных.

Приднестровья [Антюхова, 2010; Антюхова, Мешкова, 2011], Латвии [Noreika, 1998], Белоруссии [Евдошенко, 2012; Евдошенко, Сауткин, 2012; Синчук, Буга, 2016; Пинчук, Синчук, 2017; Синчук и др., 2017; Шибанова и др., 2017] и Украины [Мешкова, Мікуліна, 2012; Meshkova et al., 2013; Мешкова, 2014]. На территории РФ два поколения минёра отмечали в Ленинградской [Щербакова и др., 2011; Селиховкин и др., 2012; Селиховкин, Тимофеева, 2012; Тимофеева, 2014; Тимофеева и др., 2016], Тверской [Коробков, Барышникова, 2017], Московской [Осипова, 1990; 1992; 1995; Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Белов, 2011], Тульской [Барышникова, Большаков, 2004], Воронежской [Козлов, 1991], Самарской [Сачков и др., 1996], Челябинской [Ольшванг и др., 2004], Свердловской [Ухова, Ольшванг, 2014], Новосибирской [Кириченко, 2013], Томской [Конусова и др., 2019] областях, Республике Мордовия [Сусарев, 2014]. В некоторых работах [Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Perny 2007; Белов, 2011; Золотухин, 2002; Состояние..., 2004; Ефремова, Мищенко, 2008; 2010; Осипова, 1995; Yefremova, Mishchenko, 2012; Meshkova et al., 2013; Мищенко, 2014; 2016; Сильчук и др., 2016] указывается на возможность в отдельные сезоны с тёплой осенью формирования третьего поколения *Ph. issikii*. При этом значительная часть гусениц этого поколения не успевает завершить свое развитие и погибает из-за листопада и холодов [Осипова, 1995; Беднова, Белов, 1999; Гниненко, Козлова, 2008].

Сроки лёта *Ph. issikii* в разных частях ареала вида представлены в таблице 1. Из таблицы видно, что лёт бабочек первого поколения минёра в регионе-реципиенте варьирует от июня (страны Европы) до июля (большинство территорий РФ), второго поколения – с августа до сентября (для большинства территорий). В ряде мест (например, в Ленинградской [Тимофеева, 2014], Московской [Козлова, 2006; Гниненко, Козлова, 2007], Ульяновской [Ефремова, Мищенко, 2008] областях) второе поколение минёра многочисленнее первого.

Изменчивость количества генераций на северной границе распространения моли от-

мечена в Ярославской обл. [Клепиков, 2005] и Удмуртской Республике [Ермолаев, Мотошкова, 2008]. В зависимости от погодных условий здесь бывает либо одно, либо два поколения минёра. При этом в Удмуртии первое поколение всегда значительно более многочисленное, чем второе. Например, в 2015 г. количество мин второго поколения составило не более 30–40% от количества первого. То же было отмечено и для популяций минёра г. Екатеринбурга [Богачёва и др., 2018].

Цель представленной работы – оценить влияние количества генераций *Ph. issikii* в течение вегетации на динамику численности минёра в Удмуртской Республике.

### Материал и методика

Работу провели в период 2001–2020 гг. на четырёх пробных площадях близ г. Ижевска. Описание пробных площадей было дано ранее [Ермолаев, Зорин, 2011; Ермолаев и др., 2011]. Плотность заселения *Ph. issikii* лип на пробной площади № 4 оценивали ежегодно на примере 150–160 модельных деревьев. Учёт проводили в период окукливания моли на трёх ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева. При этом на каждой ветви учитывали 50 листьев.

Дату раскрытия листьев липы у модельных деревьев на пробной площади № 4 фиксировали ежегодно.

Динамику выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* из популяций г. Перми, г. Уфы и с. Толбазы исследовали в 2019 г. Для этого 29–30 июня в каждом из указанных населённых пунктов с 20 модельных деревьев липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) были собраны листья с минами. Мины были вырезаны ножницами и помещены в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Выход молей фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории на биостанции «Сива» Удмуртского государственного университета. В общей сложности было выведено 4372 экз. *Ph. issikii*.

При анализе погоды на пробных площадях был использован архив данных метеостанции г. Ижевска [Расписание погоды..., 2019]. Фото сделаны И.В. Ермолаевым.

Рассчитывали следующие показатели:

– плотность заселения индивидуального модельного дерева *Ph. issikii* = (общее число мин на трёх модельных ветвях нижнего яруса кроны) × (общее число листьев на этих ветвях)<sup>-1</sup>, (мин на 100 листьев);

– продолжительность развития отдельного экземпляра моли = (дата выхода имаго) – (дата раскрытия листовых пластинок липы), (дней);

– сумма эффективной температуры [Мешкова, 2009], °С.

Во всех случаях рассчитывали среднее арифметическое значение и его ошибку. Статистическую обработку материала проводили стандартными методами [Ивантер, Коросов, 2011].

### Результаты и их обсуждение

Важнейшее влияние на развитие генераций *Ph. issikii* оказывает географическое положение местообитания конкретной популяции минёра. Разная теплообеспеченность территорий может существенно сдвигать сроки развития поколения моли. Например, г. Уфа (54°74' с. ш., 55°96' в. д.) на 365 км южнее г. Перми (58°01' с. ш., 56°22' в. д.) и на 80 км севернее села Толбазы (54°01' с. ш., 55°89' в. д.). Как видно из рисунка 1, максимумы выхода бабочек уфинской и толбазинской популяций отличаются на сутки, тогда как уфинской и пермской популяций – уже

на 12 суток. Значительный интерес представляет изменчивость циклов развития минёра в конкретном регионе.

Исследование, проведённое в 2001–2005 гг. на трёх пробных площадях (№ 1, 2, 3) г. Ижевска, показало, что средняя продолжительность развития первой генерации моли сопоставима у разных полов и варьирует от 48.1±0.1 (пробная площадь № 1, 2004 г., самки) до 67.0±0.1 дней (пробная площадь № 3, 2001 г., самцы) (табл. 2). Столь значительные отклонения связаны как с разной степенью растянутости яйцекладки материнским поколением (продолжительность яйцекладки у самок *Ph. issikii* может составлять до трёх недель), так и различиями текущих погодных условий. Таким образом, продолжительность развития первого поколения *Ph. issikii* в Удмуртии – 6–9 недель. В то время как в Центральной Европе этот показатель составляет всего 5–7 недель [Šefrová, 2002].

Полученные материалы позволили рассчитать сумму эффективных температур, необходимую для развития первой генерации липовой моли-пестрянки близ г. Ижевска в 2001–2005 гг. (табл. 3). Расчёты сделаны для нижних порогов развития 7, 8, 9 и 10 °С.

Средняя сумма эффективных температур (при нижней пороговой температуре 10 °С) за пять лет на трёх пробных площадях для самцов составила 308.3±6.1, для самок – 307.5±6.2 °С.

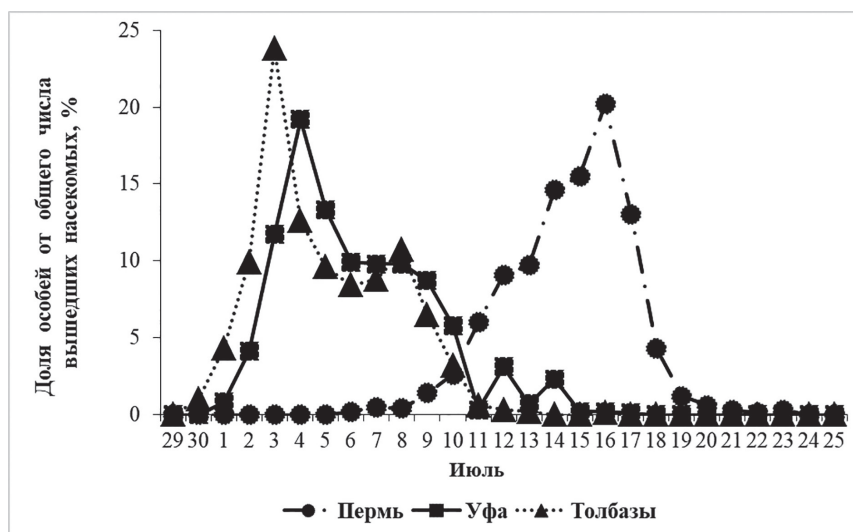


Рис. 1. Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* в пермской (n = 2170), уфинской (n = 1075) и толбазинской (n = 1127) популяциях минёра.

**Таблица 2.** Продолжительность развития (дни) первой генерации *Ph. issikii* близ г. Ижевска в 2001–2005 гг.

Пробная площадь	Пол	2001	2002	2003	2004	2005
№ 1	♂	65.5±0.1 n = 1173	62.5±0.1 n = 578	56.6±0.1 n = 1010	48.3±0.1 n = 710	60.5±0.1 n = 876
	♀	65.3±0.1 n = 1081	62.4±0.1 n = 636	56.5±0.1 n = 936	48.1±0.1 n = 806	60.2±0.1 n = 768
№ 2	♂	63.8±0.1 n = 958	64.8±0.1 n = 614	57.7±0.1 n = 862	50.4±0.1 n = 828	60.7±0.1 n = 795
	♀	63.7±0.1 n = 943	64.6±0.1 n = 587	57.5±0.1 n = 879	50.3±0.1 n = 835	60.5±0.1 n = 768
№ 3	♂	67.0±0.1 n = 439	61.5±0.1 n = 673	55.3±0.1 n = 1097	48.8±0.1 n = 800	59.5±0.1 n = 758
	♀	66.9±0.1 n = 455	61.4±0.1 N = 608	55.2±0.1 n = 1073	48.7±0.1 n = 797	59.2±0.1 n = 707

**Таблица 3.** Сумма эффективных температур (°C), необходимая для развития первой генерации *Ph. issikii* близ г. Ижевска в 2001–2005 гг.

Нижний порог развития	Пол	2001	2002	2003	2004	2005
Пробная площадь № 1						
10 °C	♂	268.5±0.6 n = 1173	324.0±0.4 n = 578	304.5±0.5 n = 1010	313.0±0.5 n = 710	322.7±0.2 n = 876
	♀	266.9±0.6 n = 1081	323.3±0.3 n = 636	303.9±0.5 n = 936	311.4±0.5 n = 806	322.2±0.2 n = 768
9 °C	♂	329.8±0.7 n = 1173	374.6±0.5 n = 578	352.9±0.6 n = 1010	357.9±0.5 n = 710	382.2±0.3 n = 876
	♀	327.8±0.7 n = 1081	373.8±0.4 n = 636	352.3±0.6 n = 936	356.1±0.5 n = 806	381.4±0.3 n = 768
8 °C	♂	393.9±0.8 n = 1173	426.5±0.6 n = 578	404.3±0.6 n = 1010	404.0±0.6 n = 710	442.5±0.3 n = 876
	♀	391.8±0.8 n = 1081	425.5±0.5 n = 636	403.6±0.6 n = 936	402.1±0.6 n = 806	441.4±0.3 n = 768
7 °C	♂	458.4±0.9 n = 1173	479.1±0.7 n = 578	458.5±0.7 n = 1010	450.3±0.7 n = 710	502.8±0.4 n = 876
	♀	456.1±0.9 n = 1081	477.9±0.6 n = 636	457.7±0.7 n = 936	448.1±0.6 n = 806	501.4±0.4 n = 768
Пробная площадь № 2						
10 °C	♂	258.1±0.4 n = 958	336.6±0.7 n = 614	313.5±0.7 n = 862	333.2±0.6 n = 828	323.1±0.2 n = 795
	♀	257.4±0.4 n = 943	335.2±0.7 n = 587	312.1±0.7 n = 879	332.2±0.5 n = 835	322.6±0.2 n = 768
9 °C	♂	317.9±0.5 n = 958	389.4±0.8 n = 614	363.1±0.8 n = 862	380.2±0.6 n = 828	382.7±0.3 n = 795
	♀	317.2±0.5 n = 943	387.8±0.8 n = 587	361.5±0.8 n = 879	379.0±0.6 n = 835	382.1±0.2 n = 768
8 °C	♂	380.2±0.6 n = 958	443.6±1.0 n = 614	415.6±0.8 n = 862	428.5±0.7 n = 828	443.1±0.3 n = 795
	♀	379.3±0.6 n = 943	441.8±0.9 n = 587	413.8±0.8 n = 879	427.2±0.6 n = 835	442.3±0.3 n = 768



Таблица 3. Окончание

7 °С	♂	443.0±0.7 n = 958	498.5±1.1 n=614	470.9±0.9 n = 862	476.9±0.7 n = 828	503.7±0.4 n = 795
	♀	442.0±0.6 n = 943	496.5±1.1 n=587	469.0±0.9 n = 879	475.5±0.7 n = 835	502.7±0.4 n = 768
Пробная площадь № 3						
10 °С	♂	275.9±0.8 n = 439	320.6±0.3 n = 673	293.1±0.5 n = 1097	317.5±0.5 n = 800	320.6±0.2 n = 758
	♀	275.5±0.8 n = 455	320.2±0.3 n = 608	292.1±0.5 n = 1073	317.3±0.5 n = 797	320.1±0.2 n = 707
9 °С	♂	338.8±0.9 n = 439	370.2±0.4 n = 673	340.3±0.5 n = 1097	362.9±0.5 n = 800	379.1±0.2 n = 758
	♀	337.9±1.0 n = 455	369.6±0.4 n = 608	339.0±0.6 n = 1073	362.6±0.5 n = 797	378.3±0.3 n = 707
8 °С	♂	404.4±1.1 n = 439	421.1±0.5 n = 673	390.4±0.6 n = 1097	409.5±0.6 n = 800	438.4±0.3 n = 758
	♀	403.7±1.1 n = 455	420.5±0.5 n = 608	389.0±0.6 n = 1073	409.2±0.6 n = 797	437.2±0.3 n = 707
7 °С	♂	470.4±1.2 n = 439	472.7±0.5 n = 673	443.3±0.6 n = 1097	456.3±0.6 n = 800	497.7±0.4 n = 758
	♀	469.6±1.2 n = 455	471.9±0.6 n = 608	441.8±0.7 n = 1073	456.0±0.6 n = 797	496.2±0.4 n = 707

Наше наблюдение за индивидуальными особями *Ph. issikii*, проведённое в 2017 г. на пробной площади № 4, показало, что развитие гусеницы происходило в течение  $20.9 \pm 0.2$  дней ( $n = 66$ ). При пороговой температуре  $10\text{ °C}$  сумма эффективных температур, не-

обходимая для прохождения стадии, составила  $115.3 \pm 1.7\text{ °C}$ , при 9, 8 и 7 –  $136.3 \pm 1.9$ ,  $157.1 \pm 2.1$  и  $177.9 \pm 2.3\text{ °C}$ , соответственно. Развитие куколки наблюдали в течение  $12.8 \pm 0.2$  дней ( $n = 66$ ). При пороговой температуре  $10\text{ °C}$  сумма эффективных температур,

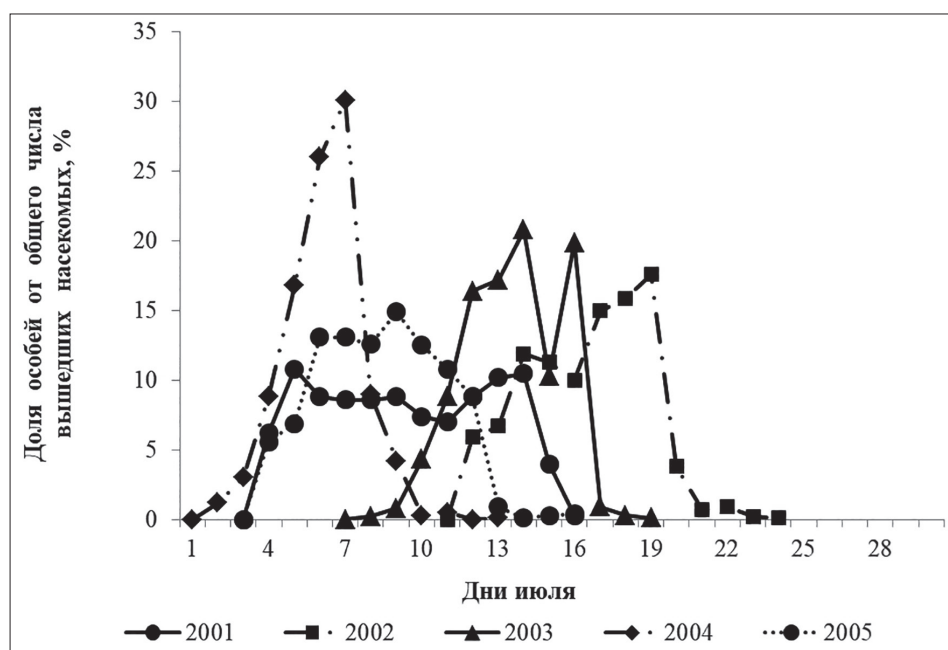


Рис. 2. Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на пробной площади № 1 в 2001–2005 гг. Примечание: при расчёте в 2001 г.  $n = 2254$ , в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. –  $n = 1222$ ,  $n = 1953$ ,  $n = 1508$  и  $n = 1643$ , соответственно.

**Таблица 4.** Сроки развития, количество генераций и плотность заселения липы (мин на 100 листьев) *Ph. issikii* на пробной площади № 4

Год	Дата раскрытия листьев липы	Дата, когда набирается 307 °С (при нижней пороговой температуре 10 °С)	Количество генераций моли	Плотность заселения липы первым поколением моли
2001	5 мая	15 июля	1	42.2±3.8
2002	15 мая	13 июля	1	135.6±10.3
2003	18 мая	14 июля	1	301.9±11.7
2004	19 мая	6 июля	1	634.8±18.8
2005	9 мая	2 июля	1	505.0±16.3
2006	17 мая	28 июня	2	584.3±18.4
2007	16 мая	3 июля	1	100.6±6.6
2008	16 мая	12 июля	1	150.5±9.6
2009	17 мая	9 июля	1	317.7±12.6
2010	11 мая	25 июня	2	57.0±4.4
2011	22 мая	6 июля	1	1.6±0.4
2012	29 мая	3 июля	1	52.3±4.6
2013	15 мая	26 июня	2	212.7±12.3
2014	13 мая	2 июля	1	146.1±10.8
2015	8 мая	22 июня	2	597.1±19.6
2016	5 мая	26 июня	2	99.6±7.0
2017	20 мая	21 июля	1	101.9±9.6
2018	18 мая	9 июля	1	647.2±19.8
2019	11 мая	7 июля	1	423.3±9.7
2020	9 мая	10 июля	1	400.8±14.2

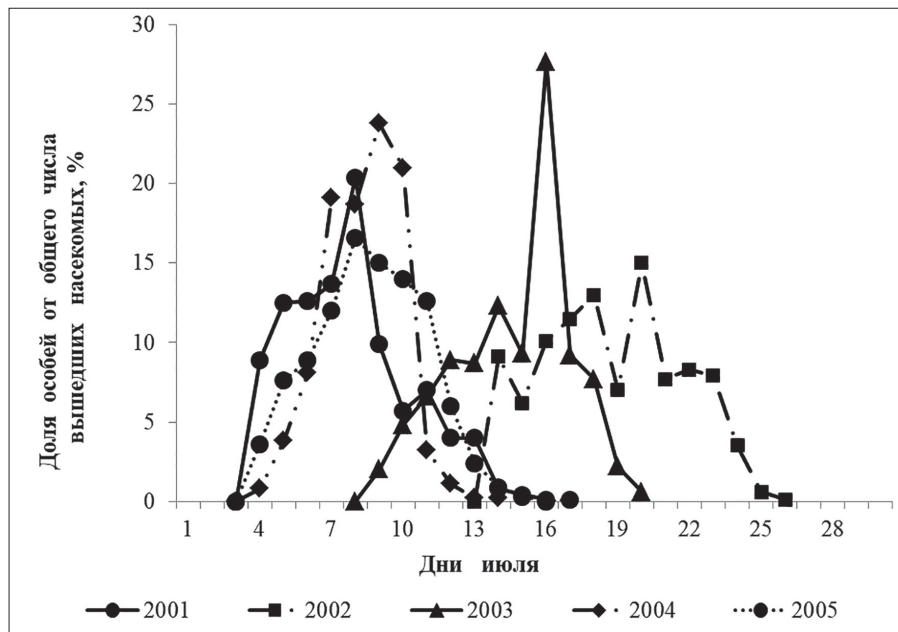
необходимая для прохождения стадии, составила  $117.1 \pm 1.2$  °С, при 9, 8 и 7 –  $129.9 \pm 1.3$ ,  $142.7 \pm 1.5$  и  $155.5 \pm 1.6$  °С, соответственно.

Существование второй генерации *Ph. issikii* в Удмуртии зависит от климатических особенностей сезона. Отдельные особи, развивающиеся во втором поколении, наблюдали ежегодно, однако численность их была низкой. Многие из них не успевали завершить своё развитие. Чётко выраженную вторую генерацию моли наблюдали при условии, что первая генерация бабочек успевала завершить своё развитие в третьей декаде июня (например, 2006, 2010, 2013, 2015 и 2016 гг.) (табл. 4). В случае если это происходило в июле (рис. 2, 3 и 4), то второго поколения не было. При этом большинство молей нового поколения в течение недели залезало в трещины коры липы и уходило в состояние диапаузы. Скопления бабочек находили на обратной стороне коры сухостойных хвойных деревьев на высоте 2 м и более (рис. 5). При формировании второго поколения *Ph. issikii*

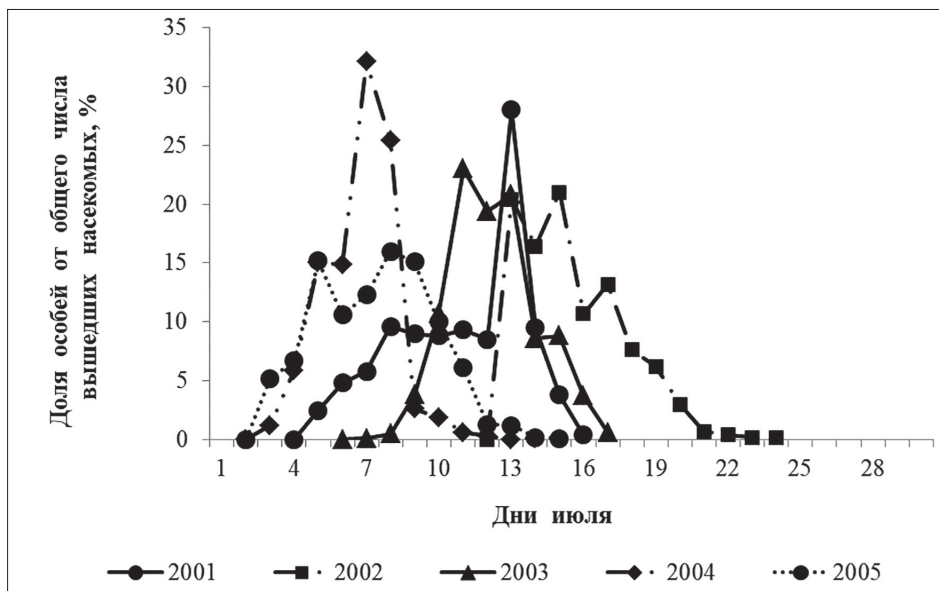
продолжительность его развития составляла не менее 6–8 недель.

Механизм, обеспечивающий строгую синхронизацию сезонного цикла насекомого к локальным условиям в местах их обитания, как правило, чрезвычайно сложен [Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004] и для *Ph. issikii* остаётся не изученным. Колебание числа поколений минёра в Удмуртии, по всей вероятности, является результатом влияния температуры на сдвиг календарных сроков развития. При этом гусеницы (реагирующие на фотопериодические условия) попадают на периоды с разной продолжительностью дня [Данилевский, 1961, с. 189].

Изменчивость фенологии оказывает влияние на динамику численности инвазионного вида. Наши наблюдения показали, что плотность заселения лип минёром в текущем году росла (2002, 2003, 2004, 2006, 2008, 2009, 2012, 2013, 2015, 2018 гг.), если в предыдущем сезоне было только одно поколение моли (табл. 4). Исключение из этого прави-



**Рис. 3.** Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на пробной площади № 2 в 2001–2005 гг. Примечание: при расчёте в 2001 г.  $n = 1911$ , в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. –  $n = 1211$ ,  $n = 1761$ ,  $n = 1669$  и  $n = 1555$ , соответственно.



**Рис. 4.** Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на пробной площади № 3 в 2001–2005 гг. Примечание: при расчёте в 2001 г.  $n = 894$ , в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. –  $n = 1292$ ,  $n = 2171$ ,  $n = 1598$  и  $n = 1465$ , соответственно.

ла составили 2010 и 2019 гг. с экстремально жарким и холодным, дождливым летом, соответственно. Плотность *Ph. issikii* в текущем году падала (2007, 2011, 2014 и 2016 гг.), если в предыдущем сезоне было два поколения. Плотность минёра в текущем году может изменяться слабо, если в предыдущем году было как одно (2005 и 2020 гг.), так и два поколения (2017 г.).

Снижение численности *Ph. issikii* в год с двумя поколениями происходит по двум причинам.

1. Показатель фактической плодовитости (числа отложенных самкой *Ph. issikii* яиц) летом ниже, чем весной. Высокая среднесуточная температура в середине лета оказывает негативное влияние, как на продолжительность жизни, так и на плодовитость бабочек. Так, лабораторное исследование генерации минёра *Phyllonorycter ringoniella* (Matsumura, 1931), выращенной в контролируемых условиях при семи вариантах постоянной температуры, показало, что при снижении температуры воздуха с 32.3 до 15.6 °С, про-



**Рис. 5.** Бабочки *Ph. issikii*, ушедшие в диапаузу в начале августа на обратной стороне коры сухой ели (пробная площадь № 4, 5.08.2018).

должительность жизни самки росла с 6.3 до 18.3 дня, фактическая плодовитость – с 9.9 до 65.2 яйца, количество яиц, отложенных в течение суток – с 1.7 до 3.6 шт. [Geng, Jung, 2017]. В результате падения фактической плодовитости происходит существенное снижение количества образованных мин (максимум 30–40% от их весеннего количества).

2. Выживаемость второй генерации *Ph. issikii* существенно ниже, чем у первой. То же было показано при исследовании представителей других *Phyllonorycter*, развивавшихся в 1974 г. на дубе и берёзе в графстве Чешир (Англия) [Askew, Shaw, 1979]. Это связано с повышением концентрации энтомофагов в месте развития первого поколения моли. Результаты нашего исследования показали, что в 2015 г. средняя выживаемость минёра первого и второго поколения на пробной площади № 4 составила 88.4 и 45.5%, соответственно. Средняя смертность гусениц и куколок первой и второй генерации от паразитоидов была 1.0 и 17.6%, от факторов неизвестной природы – 10.6 и 36.9%, соот-

ветственно. Ранее нами было выявлено, что среди паразитоидов второе поколение *Ph. issikii* на указанной пробной площади успешно атакуют *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. gordius* (Walker, 1839), *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *Chrysocharis laomedon* Walker, 1839 и *Minotetrastichus frontalis* Nees, 1834 (Hymenoptera, Eulophidae). Например, в 2015 г. преобладали *S. sericeicornis*, *M. frontalis* и *S. gordius*. Доля этих видов в общем комплексе паразитоидов составила 41.5, 24.4 и 21.9%, соответственно [Ермолаев и др., 2018б]. Значительное количество гусениц и куколок минёра было уничтожено хищниками: стафилином *Anthophagus caraboides* (Linnaeus, 1758) и клопом *Anthocoris nemorum* (Linnaeus, 1761) (Anthocoridae) (рис. 6 и 7).

При полном отсутствии эффективных факторов регуляции численности *Ph. issikii* в регионе-реципиенте [Ермолаев, 2014; Ермолаев, Рублёва, 2017] и, как следствие, выживаемости генераций от 53.2 до 89% [Ермолаев и др., 2011; 2018а; 2019] локальное направление динамики минёра зависит от числа



Рис. 6. Личинка клопа *Anthocoris nemorum* поедает гусеницу *Ph. issikii*



Рис. 7. Стафилин *Anthophagus caraboides* на мине *Ph. issikii*

зимующих бабочек. Количество зимующих особей, обеспечивающее рост плотности популяции минёра на территории Удмуртии, образуется при реализации моновольтинного цикла развития вида.

### Благодарности

Выражаем благодарность С.Ю. Синёву, С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах её выполнения. Благодарим Н.В. Ижболдину и В.В. Курбатова за помощь в сборе и обработке части представленных материалов, а также В.Б. Голуб (Воронежский государственный университет), А.В. Шаврина (Daugavpils University, Institute of Systematic Biology, Latvia) за помощь в определении хищников минёра.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках базовой части государственного задания Минобрнауки РФ (грант 1.1.2404).

### 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

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

Антюхова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь: ПГУ, 2011. 204 с.

Барышников С.В., Большаков Л.В. Microlepidoptera Тульской области. 15. Молеобразные чешуекрылые семейств Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae (Hexapoda: Lepidoptera) // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сборник научных статей. Тула, 2004. Вып. 4. С. 31–37.

Беднова О.В., Белов Д.А. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) в зелёных насаждениях Москвы и Подмоскovie // Лесной вестник. 1999. № 2. С. 172–177.

Белов Д.А. Особенности комплекса минирующих насекомых в г. Москве // Лесной вестник. 2011. № 7. С. 105–110.

Белова Н.К., Култкова Е.Г., Шарапа Т.В., Сураппаева В.М., Беднова О.В., Белов Д.А. Вредители зелёных насаждений // Лесной вестник. 1998. № 2. С. 40–53.

Богачёва И.А., Замшина Г.А., Николаева Н.В. Массовые и многочисленные насекомые-филлофаги деревьев и кустарников Екатеринбурга // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 1. С. 46–73.

Гниненко Ю.И., Козлова Е.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Прибалтике // Информационный бюллетень ВПРС МОББ. Биологические методы в интегрированной защите плодовых и лесных насаждений. Познань; Пушкино. 2007. № 37. С. 18–21.

Гниненко Ю.И., Козлова Е.И. Прогрессирующие вредители липы в городских посадках // Защита и карантин растений. 2008. № 1. С. 47.

Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 1961. 243 с.

Евдошенко С.И. Фенологические группы дендрофильных минёров-филлобионтов в зелёных насаждениях города Бреста // Биологические ритмы. Материалы международной научно-практической конференции. Брест, 11–12 октября 2012 г. Брест: Изд-во БрГУ, 2012. С. 79–82.

Евдошенко С.И., Сауткин Ф.В. Моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредители декоративных деревьев и кустарников зелёных насаждений Беларуси. Часть 1: Подсемейство Lithocolletinae // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. 2012. № 3 (139). С. 128–135.

Ермолаев В.П. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья // Труды Зоологического института АН СССР. Фауна насекомых Дальнего Востока (сборник статей). Л.: ЗИН АН СССР, 1977. Т. 70. С. 98–116.

Ермолаев И.В. Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе // Сибирский экологический журнал. 2014. № 3. С. 423–433.

Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Герасимова Н.А., Королёва Е.А., Лушников Н.Н., Петров А.И., Пчельников А.А. Паразитиды (Hymenoptera) липовой

- моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) разных городов Российской Федерации и роль этих паразитоидов в смертности инвазивного вида // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 4. С. 407–414.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. 2018а. Т. 97. № 4. С. 401–407.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В. Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 1. С. 24–32.
- Ермолаев И.В., Зорин Д.А. Особенности распределения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в естественных насаждениях // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 10. С. 1193–1196.
- Ермолаев И.В., Мотошкова Н.В. Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Lithocolletis issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae): особенности взаимоотношения минёра с кормовым растением // Энтомологическое обозрение. 2008. Т. 87. № 1. С. 15–25.
- Ермолаев И.В., Рублёва Е.А. История, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 2–19.
- Ермолаев И.В., Рублёва Е.А., Рысин С.Л., Ермолаева М.В. Кормовые растения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2018б. № 2. С. 2–13.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 189–196.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. Динамика численности популяций доминирующих паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) бабочки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) на Средней Волге // Труды Русского энтомологического общества. СПб., 2010. Т. 80 (2). С. 64–75.
- Золотухин В.В. О некоторых членистоногих-вселенцах на территории Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Вып. 2. Ульяновск, 2002. С. 200–203.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводский гос. университет, 2011. 302 с.
- Кириченко Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 813–822.
- Клепиков М.А. Обзор фауны кривоусых крохоток-молей и молей-пестрянок (Lepidoptera: Bucculatricidae, Gracillariidae) Ярославской области // Эверсманния. Энтомологические исследования в Европейской России и соседних регионах. Тула: Гриф и К, 2005. Вып. 3–4. С. 56–62.
- Князев С.А., Кириченко Н.И., Барышникова С.В., Трибурти П. Первые сведения о таксономическом разнообразии минирующих молей семейства Gracillariidae (Insecta, Lepidoptera) в Омской области // Евразийский энтомологический журнал. 2018. № 17 (4). С. 261–272.
- Козлов М.В. Минирующая моль-пестрянка – вредитель липы // Защита растений. 1991. № 4. С. 46.
- Козлова Е.И. Липовая минирующая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* Kumata – вредитель липы в европейской части России // Защита леса от вредителей и болезней: Сборник статей. М.: ВНИИЛМ, 2006. С. 75–77.
- Конусова О.Л., Михайлова С.И., Прокопьев А.С., Щепеткина С.А. Липовая моль-пестрянка – инвазивный вредитель в насаждениях Томска // Защита и карантин растений. 2019. № 10. С. 49–51.
- Коробков А.Г., Барышникова С.В. Молевидные чешуекрылые семейств Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae Удомельского района Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2017. № 4. С. 71–78.
- Ластухин А.А. Летний спектр бабочек в окрестностях Яльчикского участка ГПЗ «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары, 2010. Т. 24. С. 80–86.
- Мешкова В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса. Харьков: Планета-принт, 2009. 396 с.
- Мешкова В.Л. Достижения и задачи защиты леса в Украине // Вестник Поволжского государственного университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 2 (22). С. 5–20.
- Мешкова В.Л., Мікуліна В.В. Просторово-часова динаміка популяцій липового мінеру у зелених насадженнях Харківщини // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. 2012. Вип. 171. Част. 3. С. 159–166.
- Мищенко А.В. Новые данные о паразитизме наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на моль-пестрянке *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредителе липы в Среднем Поволжье (Россия) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2014. Том 10 (1). С. 131–136.
- Мищенко А.В. Наездники-эвлофиды (Hymenoptera: Eulophidae) – паразиты липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в Среднем Поволжье // Инновационная наука. 2016. № 9. С. 35–39.
- Мищенко А.В., Золотухин В.В. Минирующие моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) фауны Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. Вып. 4. Ульяновск: СНЦ, 2003. С. 47–52.
- Ольшванг В.Н., Нуппонен К.Т., Лагунов А.В., Горбунов П.Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург: Ильменский гос. заповедник УрО РАН, 2004. 287 с.

- Осипова А.С. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) и её роль в комплексе филлофагов липовых насаждений Приокско-Террасного биосферного заповедника // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Часть 2. Зоологические исследования: Тезисы докладов Всесоюзной конференции. Новгород, 1990. С. 107–109.
- Осипова А.С. Липовая моль-пестрянка – распространяющийся вредитель липы // Экология и защита леса. СПб.: СПбЛТА, 1992. С. 75–77.
- Осипова А.С. Комплекс беспозвоночных-филлофагов Приокско-Террасного биосферного заповедника и его использование в лесном мониторинге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Осипова Анна Семёновна. М.: МГУЛ, 1995. 22 с.
- Пинчук Т.С., Синчук О.В. Оценка повреждённости листовых пластинок лип липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в условиях различных регионов Беларуси // Сборник работ 74-й научной конференции студентов и аспирантов Белорусского гос. университета: В 3 частях. Минск, 15–24 мая 2017 г. Минск: Минский гос. университет, 2017. С. 357–363.
- Расписание погоды (Электронный ресурс) // (<https://rp5.ru>). Проверено 16.04.2019.
- Саулич А.Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 1999. 248 с.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 2004. 276 с.
- Сачков А.С., Антонова Е.М., Свиридов А.В. Чешуекрылые (Lepidoptera) // Флора и фауна заповедников. Вып. 61. Беспозвоночные Жигулёвского заповедника. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1996. С. 48–128.
- Селиховкин А.В., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Динамика плотности популяций минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Вып. 200. 2012. С. 148–159.
- Селиховкин А.В., Тимофеева Ю.А. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск, 25–27 сентября 2012 г. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, 2012. С. 175–178.
- Сильчук О.І., Чумак П.Я., Вигера С.М., Ковальчук В.П., Лісовий М.М., Дмитрієва О.Є. Липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.) і її інвазійний фітофаг міль-строкатка (*Phyllonorycter issikii* Kumata) // Агроекологічний журнал. 2016. № 2. С. 134–138.
- Синчук О.В., Буга С.В. Анализ повреждённости листовых пластинок аборигенных и интродуцированных видов и форм лип (*Tilia* L.) личинками второй генерации липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в условиях Беларуси // Защита растений: Сборник научных трудов. Минск: Колорград, 2016. Вып. 40. С. 269–277.
- Синчук О.В., Гончаров Д.А., Рогинский А.С., Трещева А.Б. Моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* в условиях зелёных насаждений к.п. Нарочь // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе: Сборник статей II Международной научно-практической конференции, 6–8 сентября 2017 г. Минск. Минск: А.Н. Варакин, 2017. С. 389–398.
- Состояние зелёных насаждений в Москве (по данным мониторинга 2003 г.): Аналитический доклад. М.: Стагирит-Н, 2004. 224 с.
- Сусарев С.В. Новые виды микрочешуекрылых (Microlepidoptera) Мордовии // Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Сидовича. Вып. 12. Саранск: Пушта, 2014. С. 440–445.
- Тимофеева Ю.А. Особенности экологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 149–158.
- Тимофеева Ю.А., Селиховкин А.В., Мусолин Д.Л. Влияние видоспецифических особенностей липы на развитие липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 18–22 апреля 2016 г. Красноярск: Институт леса СО РАН, 2016. С. 224–225.
- Ухова Н.Л., Ольшванг В.Н. Беспозвоночные животные Висимского заповедника: Аннотированный список видов. Екатеринбург: «СК Ресурс»; Изд-во «Раритет», 2014. 284 с.
- Шибанова Ю.О., Хацкевич А.А., Боброва М.А. Заселённость липовой молью-пестрянкой липы мелколистной на второй генерации в условиях г. Минска // Биологическая осень 2017 (К году науки в Беларуси): Тезисы докладов международной конференции молодых учёных. Минск: Белорусский гос. университет, 2017. С. 293–295.
- Шмытова И.В. Новые данные по видовому составу молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Калужской и Смоленской областей // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Материалы XI Всероссийской научной конференции 5–7 апреля 2005 г. Калуга: ООО Полиграф-Информ, 2005. С. 350–353.
- Шмытова И.В. Моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae) Калужской области: видовой состав, трофические связи, морфология мин // Труды регионального конкурса научных проектов в области естественных наук. Калуга: Автономная некоммерческая организация Калужский научный центр, 2007. Вып. 11. С. 341–351.
- Щербакова Л.Н., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Оценка экологической плотности *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera) в парках Санкт-Петербурга // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». Санкт-Петербург 16–20 мая 2011. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2011. С. 179.



- Askew R.R., Shaw M.R. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors // Zoological Journal of the Linnean Society. 1979. Vol. 67. P. 31–49.
- Dobrosavljević J., Marković Č., Stojanović A. Contribution to the knowledge of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia // Acta entomologica. 2018. Vol. 23. P. 1–8.
- Doorenweerd C., van As B., Scheffers J. Explosieve verspreiding van de lindevouwmot: nu ook in Nederland? // Entomologische Berichten. 2014. 74 (3). P. 111–114.
- Edmunds R., Langmaid J. *Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963 Miner matters – September 2005 // British Leafminers. By Rob Edmunds etc. England // (<http://www.leafmines.co.uk/html/newsletter23.htm>). Проверено 16.04.2019.
- Gaedike R., Graf F., Kaiser C., Landeck I., Leutsch H., Nuss M., Stübner A., Wauer S. Aktuelle Daten zur Kleinschmetterlingsfauna von Sachsen mit Hinweisen zu anderen Bundesländern (Lep.) IV // Entomologische Nachrichten und Berichte. 2003. Bd. 47 (2). S. 77–80.
- Geng S., Jung C. Effect of temperature on longevity and fecundity of *Phyllonorycter ringoniella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its oviposition model // Journal of Asia-Pacific Entomology. 2017. Vol. 20. P. 1294–1300.
- Graf F., Leutsch H., Nuss M., Stübner A., Wauer S. Aktuelle Daten zur Kleinschmetterlingsfauna von Sachsen mit Hinweisen zu anderen Bundesländern (Lep.) III. // Entomologische Nachrichten und Berichte. 2002. Bd. 46. S. 99–104.
- Huemer P., Erlebach S. Beitrag zur Kenntnis blattminierender Schmetterlinge (Lepidoptera) der Südoststeiermark, Österreich // Beiträge zur Entomofaunistik. 2003. Bd. 4. S. 107–113.
- Huisman K.J., Koster J.C., Muus T.S.T., van Nieukerken E.J. Microlepidoptera in Nederland, vooral in 2007–2010 met een terugblik op 30 jaar faunistisch onderzoek // Entomologische Berichten. 2013. 73 (3). P. 91–117.
- Jaworski T. Szrotówek lipowiaczek *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) w Polsce // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2009. 70 (1). S. 89–91.
- Jurc M. Lipin moljac miner (*Phyllonorycter issikii*) u Sloveniji // Šumarski list. 2012. No 3–4. S. 119–127.
- Kovács Z., Kovács S., Szabóky C. The occurrence of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) and *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859), two invasive leafminer species in the fauna of Romania (Lepidoptera, Gracillariidae) // Entomologica Romanica. 2006. Vol. 11 (5–7). P. 5–7.
- Kumata T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae). Part I // Insecta matsumurana. 1963. Vol. 25 (2). P. 53–90.
- Kumata T., Kuroko H., Park K.T. Some Korean species of the subfamily Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera) // Korean Journal of Plant Protection. 1983. Vol. 22 (3). P. 213–227.
- Matošević D. Prvi nalaz vrste *Phyllonorycter issikii* i rasprostranjenost invazivnih vrsta lisnih minera iz porodice Gracillariidae u Hrvatskoj // Šumarski institut, Jastrebarsko. 2007a. 42 (2). P. 127–142.
- Matošević D. Lisni mineri drvenastog bilja u hrvatskoj i njihovi parazitoidi Disertacija. Zagreb, 2007b. 195 s.
- Matošević D., Pernek M., Dubravac T., Barić B. Istraživanje faune lisnih minera drvenastog bilja u Hrvatskoj // Šumarski list. 2009. Vol. 133 (No. 7–8). S. 381–390.
- Matošević D., Pernek M. Strane i invazivne vrste fitofagnih kukaca u šumama Hrvatske i procjena njihove štetnosti // Šumarski list – posebni broj. 2011. S. 264–271.
- Meshkova V., Mikulina I., Shatrovskaja V. Host specificity of some gracillariid leafminers // Recent Developments in Research and Application of Viruses in Forest Health Protection. China Forestry Publishing House. 2013. P. 13–27.
- Noreika R. *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania // Acta Zoologica Lituonica. Entomologia. 1998. Vol. 8 (3). P. 34–37.
- Perny B. Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii*: Vorkommen in Österreich nach mehreren Verdachtsfällen nun bestätigt // Fortschritt Aktuell. 2007. Bd. 38. S. 9–11.
- Šefrová H. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – biometrics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2002. 50 (3). P. 99–104.
- Šefrová H. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) // Ekológia (Bratislava). 2003. Vol. 22 (2). P. 132–142.
- Segerer A. Der Lindenminierfalter *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – ein wenig bekanntes Neozoon in Bayern – (Lepidoptera: Gracillariidae) // Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen. 2008. Bd. 57 (3/4). S. 75–78.
- Soika G., Łabanowski G. Organizmy inwazyjne wykrywane w polskich szkółkach. Instrukcja rozpoznawania roztoczy iowadów inwazyjnych na podstawie wyglądu i cech diagnostycznych. Skierniewice: Instytut Ogródnictwa, 2014. 74 S.
- Stolnicu A.-M., Ureche C. Data regarding the presence of the *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in Romanian fauna // Analele Științifice ale Universității “Al. I. Cuza” Iași, s. Biologia animal. 2007. T. 53. P. 103–108.
- Szabóky C., Csóka G. A hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963, Lep. Gracillariidae) előfordulása Magyarországon // Növényvédelem. 2003. 39 (1). P. 23–24.
- Ureche C. Invasive leaf miner insects in Romania // 7th Workshop on Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe. IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop 2006. Gmunden, Austria. 11–14 September 2006. P. 259–262.
- Yefremova Z., Mishchenko A. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. 2012. Vol. 46. P. 1283–1305.

# THE INFLUENCE OF GENERATIONS NUMBER ON THE DYNAMICS OF LIME LEAFMINER *PHYLLONORYCTER ISSIKII* (KUMATA, 1963) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) IN UDMURTIYA

© 2020 Ermolaev I.V.<sup>a,\*</sup>, Domrachev T.B.<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Tobolsk Complex Research Station of the Ural Branch of the RAS, Tobolsk 626152, Russia;

<sup>b</sup>Udmurt State University, Izhevsk 426034, Russia;

e-mail: \*ermolaev-i@yandex.ru

The influence of the number of generations on the dynamics of lime leaf-miner *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) was investigated on four sample plots in the city of Izhevsk (Udmurtia) within the period from 2001 to 2020 for the first time. The existence of the second generation of the miner depends on the climatic features of the season. The second generation of *Ph. issikii* was observed under the condition that the first generation of the species managed to complete its development in the third decade of June. If this happened in July, there was no the second generation.

The variability of phenology influences the dynamics of the invasive species. The density of population of *Ph. issikii* grew in the current year, if in the previous season there was only one generation of miner. The figure fell, if in the previous season there were two generations.

The reduction of *Ph. issikii* density per year with two generations could occur due to a decrease in life span and the actual fecundity of females, as well as the survival rate of the second generation of the miner. This led to a significant reduction in the number of wintering moths.

**Key words:** lime leaf-miner, *Phyllonorycter issikii*, biological invasion, Udmurtiya.

## «ПУТЕШЕСТВИЕ НА ЗАПАД»: В ИНВАЗИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) УЧАСТВУЮТ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ТРЁХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

© 2020 Карабанов Д.П.<sup>а, \*</sup>, Кодухова Ю.В.<sup>а, \*\*</sup>, Пашков А.Н.<sup>б, \*\*\*</sup>,  
Решетников А.Н.<sup>с, \*\*\*\*</sup>, Махров А.А.<sup>с, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
Борок Ярославской обл. 152742, Россия;

<sup>б</sup> Отдел «Краснодарский» Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»),  
Краснодар 350000, Россия;

<sup>с</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,  
Москва 119071, Россия;

e-mail: \*dk@ibiw.ru; \*\*jukod@ibiw.ru; \*\*\*apashkov@mail.ru; \*\*\*\*anreshetnikov@yandex.ru;  
\*\*\*\*\*makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2020. После доработки 08.11.2020. Принята к публикации 16.11.2020

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* – один из самых активно расселяющихся инвазионных видов в пресных водоёмах Европы и некоторых районах Азии. Проведён анализ генетического разнообразия митохондриального гена *COI* у представителей рода *Pseudorasbora*, в частности, в популяциях *P. parva* из нативного ареала (Дальний Восток) и районов недавнего расселения. Выявлено, что в заселении более западных областей Евразии принимали участие представители трёх филогенетических линий из четырёх, известных для нативного ареала амурского чебачка. Одна из этих линий исходно была распространена на севере Китая и в сопредельных районах России, вторая – на юге Китая, третья – на Корейском полуострове и, видимо, в прилегающих районах Китая. География клад *COI* подтверждает существование трёх источников инвазии амурского чебачка в западные районы Евразии: бассейн р. Янцзы, северная (российская) часть бассейна Амура и бассейн Сунгари (правый приток Амура на территории Китая).

**Ключевые слова:** биологические инвазии, филогеография, «молекулярные часы», рыбы.

### Введение

Активно расселяющиеся чужеродные виды всё чаще становятся объектом генетических исследований. Практическая польза от таких работ заключается в определении регионов-доноров и путей распространения этих видов, что позволяет разрабатывать меры предотвращения новых вселений. Теоретическое значение этих работ включает выявление генетических механизмов, обеспечивающих быструю адаптацию чужеродных видов в новых условиях обитания [обзоры: Baker, Stebbins, 1965; Lee, 2002; Hanfling, 2007; Roman, Darling, 2007; Sax et al., 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Орлова, 2011].

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) является одним из самых активно

расселяющихся дальневосточных рыб-вселенцев в водоёмах Евразии. Начав свою экспансию со второй половины прошлого века, к настоящему времени этот вид успешно натурализовался практически по всей Европе за исключением северных районов, появился в ряде новых для него районов Азии. Этот вид способен оказывать существенное воздействие на аборигенные виды заселяемых им водоёмов, что послужило причиной включения амурского чебачка в список самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018].

Амурский чебачок уже служил объектом ряда молекулярно-генетических исследований [Konishi et al., 2003; Koga, Goto, 2005; Simon et al., 2011; Simon et al., 2015; Hardouin et al., 2018; Li et al., 2019; Baltazar-Soares et

al., 2020], но только несколько работ посвящены его филогеографии, и, в частности, выявлению регионов-доноров инвазии. Использование разных молекулярно-генетических маркеров, позволило установить, что род *Pseudorasbora* не является монофилетическим, а таксономическое положение входящих в него видов требует особого изучения [Yang et al., 2006]. Сравнение полных митохондриальных геномов [Zhao et al., 2016; Li et al., 2019] также не смогло однозначно разрешить вопрос филогенетических отношений между разными видами чебачков.

Опубликованы также работы, посвящённые анализу генетического разнообразия в нативной части ареала и возможным регионам-донорам популяций амурского чебачка в Европе [Hardouin et al., 2018; Baltazar-Soares et al., 2020]. Эти работы обобщают проведённые ранее исследования с применением анализа локуса *cyt-b* мтДНК [Simon et al., 2011] и микросателлитных данных [Simon et al., 2015]. Авторы приходят к заключению, что амурский чебачок в пределах Юго-Восточной Азии представлен четырьмя филогенетическими линиями, две из которых встречаются и в новых частях ареала в Европе. Две филогенетические линии, характерные для Центрального и Южного Китая, предположительно, были сформированы из-за частичной изоляции хребтом Циньлин [Hardouin et al., 2018]. Отмечая высокое генетическое разнообразие по микросателлитным маркерам для азиатских выборок, авторы связывают это с исторически развитой системой интродукции и реинтродукции рыб в этом регионе.

Однако, надо отметить, что в этих исследованиях были проанализированы выборки только из бассейнов рек Хуанхэ и Янцзы, тогда как типовое местообитание вида – р. Амур – вовсе не изучено. К сожалению, эти работы также не затронули популяции амурского чебачка из Восточной Европы, а ареал на территории России [Baltazar-Soares et al., 2020] обозначен с существенными ошибками. Между тем, именно на территории бывшего СССР проводилась преднамеренная интродукция дальневосточных растительноядных рыб, вместе с которыми неконтроли-

руемо расселялся чебачок [Веригин, 1961; Карпевич, 1998], и этот регион, несомненно, является одним из центров вторичного распространения вида в западной части Евразии [Карабанов и др., 2010; Kvach, Kutsokon, 2017].

Кроме этого, при изучении генетического разнообразия в естественном ареале *P. parva* возникает проблема дифференциации популяций этого и нескольких близких видов. В настоящее время род *Pseudorasbora* включает в себя пять валидных видов [FishBase ..., 2020]. Из них два вида, *P. pumila* и *P. pugnax*, – эндемики Японии и ещё два вида, *P. interrupta* и *P. elongata*, – эндемики Китая. Ареалы всех эндемичных видов перекрываются с большим ареалом типового вида *P. parva*, для которого ранее выделяли до 6 подвидов [Nichols, 1943]. Нужно отметить, что даже «хорошие» виды *P. pumila* и *P. parva* успешно скрещиваются между собой и дают фертильные гибриды [Konishi et al., 2003; Koga, Goto, 2005].

В настоящее время основным генетическим способом видовой идентификации у рыб (и других животных) является изучение нуклеотидных последовательностей 5'-участка гена первой субъединицы цитохромоксидазы-*c* (*COI*), известное как штрихкодирование видов на основе ДНК, или ДНК-баркодинг [Ward et al., 2009]. Поскольку *COI* – единственный ген, связь которого с видообразованием доказана в специальном исследовании [Hebert et al., 2003], его использование для анализа филогении может быть более эффективным, чем использование других митохондриальных генов или даже полных митохондриальных геномов. Использование этого маркера позволяет не только повысить достоверность видовой идентификации, но и выявить вероятные регионы-доноры и пути расселения видов [Armstrong, Ball, 2005; Madden et al., 2019].

Целью данной работы были генетический анализ особей амурского чебачка из нативного ареала и разных инвазионных популяций в регионах Европы и западной Азии, сопоставление новых данных с результатами предыдущих исследований, и выявление вероятных источников расселения этого вида.

## Материал и методика

Материалом для работы послужили ихтиологические сборы авторов за 2010–2019 гг. из разных регионов Китая, России, Азербайджана и Абхазии (табл. 1), и ранее опубликованные данные [Karabanov et al., 2010, 2013, 2016; Makhrov et al., 2013]. Основным орудием лова служили: мальковая волокуша размерами 10.0 × 1.5 м, ячея в кутке и крыльях 4 мм; мальковый невод размерами 25.0 × 1.7 м, ячея в крыльях 10 мм, в кутке – 5 мм; подъёмник со стороной 1.5 м, ячея 4 мм и ихтиологический сачок с диаметром обода 0.4 м делью ячеей 4 мм. Пойманных рыб фиксировали целиком в 96%-м этиловом спирте.

Использованный для ДНК-анализа материал представлен в Таблице S1 (см. Приложение; [Pseudorasbora..., 2020]). В качестве сравнения использованы все доступные дан-

ные о последовательностях *COI* амурского чебачка из базы данных GenBank [2020]. Протоколы выделения ДНК, ПЦР, подготовка образцов к секвенированию подробно описаны в работе [Makhrov et al., 2013]. Первичный анализ хроматограмм, сборку контигов и редактирование последовательностей проводили в приложении Sanger Reads Editor пакета Unipro uGENE [Okonechnikov et al., 2012]. Глобальное выравнивание всех последовательностей было проведено по алгоритму MAFFT v.7 с опцией «Translation Align» стратегии FFT-NS-i на сервере CBRC [Katoh et al., 2019].

Стандартный анализ вычисления параметров генетического полиморфизма [Nei, Kumar, 2000] выполнен в программах DnaSP v.6.12 [Rozas et al., 2017] и MEGA-X [Kumar et al., 2018]. Была проведена процедура фи-

Таблица 1. Характеристика использованного материала

Номер последовательности в базе Генбанк	Страна	Место сбора	Географические координаты места сбора	Дата сбора
MN947229	Россия	Хабаровский край, о. Большой Уссурийский	48.3323° с. ш., 134.8341° в. д.	май 2010 г.
MN947230	Россия	Хабаровский край, о. Большой Уссурийский	48.3323° с. ш., 134.8341° в. д.	май 2010 г.
MN947231	Россия	Хабаровский край, оз. Петропавловское	48.5966° с. ш., 135.4588° в. д.	август 2010 г.
MN947232	Азербайджан	Ленкорань, р. Болади	38.8821° с. ш., 48.7709° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947233	Азербайджан	Ленкорань, р. Болади	38.8821° с. ш., 48.7709° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947234	Азербайджан	р. Агстафа	41.0586° с. ш., 45.2789° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947235	КНР	к северу от Пекина	40.5319° с. ш., 117.0266° в. д.	октябрь 2018 г.
MN947236	КНР	к северу от Пекина	40.5319° с. ш., 117.0266° в. д.	октябрь 2018 г.
MN947237	Азербайджан	р. Гара	41.2789° с. ш., 45.1762° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947238	Азербайджан	р. Гара	41.2789° с. ш., 45.1762° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947239	Россия	Кабардино-Балкария, р. Терек	43.5025° с. ш., 44.0673° в. д.	июль 2015 г.
MN947240	Россия	Ростовская обл., пос. Кагальник	47.0905° с. ш., 39.3202° в. д.	апрель 2019 г.
MN947241	Россия	Ростовская обл., пос. Кагальник	47.0905° с. ш., 39.3202° в. д.	апрель 2019 г.
MN947242	Россия	Ростовская обл., р. Северский Донец	48.3727° с. ш., 40.1228° в. д.	май 2019 г.
MN947243	Абхазия	р. Кодори	42.8357° с. ш., 41.1631° в. д.	август 2015 г.
MN947244	Россия	Крым, р. Альма	44.8297° с. ш., 33.9339° в. д.	сентябрь 2015 г.

логеографического анализа вложенных клад (nested clade phylogeographic analysis, NCPA) по методологии, подробно описанной в работе [Williford et al., 2016]. Этот подход успешно применяется для выделения географически детерминированных гаплогрупп и позволяет довольно успешно реконструировать историю расселения видов [Xu et al., 2009; Williford et al., 2016]. Отдельно следует отметить, что введение поправки на множественное сравнение и использование последних ключей для интерпретации исходящих файлов в GeoDis v.2.6 существенно повышает точность филогеографических реконструкций методом NCPA [Templeton, 2009a]. Работа с подобными дискретными вариантами позволяет избавиться от основной проблемы альтернативных методов – модель-зависимых реконструкций, основанных на дистанционных либо стохастических подходах (особенно – популярной сейчас Байесовой филогении, см. [Templeton, 2009b]).

Восстановление сетей гаплотипов было проведено по методу «присоединения целочисленных соседних сетей» (Integer Neighbour-Joining Networks) с минимальным значением толерантности в программе popART v.1.7 [Leigh et al., 2015]. Хотя этот метод восстановления сети формирует более разветвлённый граф, чем другие алгоритмы, но в данном случае имеется возможность рассмотреть не только минимальный путь, но и альтернативные связи между узлами сети (гаплотипами).

Для уточнения таксономического статуса разных групп популяций *P. parva* были рассчитаны межгрупповые генетические расстояния. Нами были выбраны «простые» *p*-дистанции, как более предпочтительные для ДНК-баркодинга [Collins, Cruickshank, 2013]. При достаточно большом наборе данных достаточной длины последовательностей (который у нас и имеется) нет достоверной разницы в применении между «простыми» и скорректированными моделями замен, но последние, более сложные, имеют большую вариацию и менее удобны для сравнений разных наборов данных [Nei, Kumar, 2000].

Для расчёта приблизительного времени дивергенции между разными филогенетиче-

скими линиями были использованы два подхода оценки «молекулярных часов». Первый из них основывается на предположении об относительной равномерности накопления нуклеотидных замен в митогеноме. Несомненно, что для разных групп животных эта скорость будет сильно варьировать, и составляет от 1.77% за 1 миллион лет для костистых рыб в целом [Lessios, 2008] до 11% у тропических рифовых рыб [Eytan, Hellberg, 2010]. Последнее значение практически на порядок превосходит скорости замен для большинства животных. Это может быть связано с воздействием природных факторов (например, ультрафиолетового излучения или локальных гидрохимических особенностей), как это было показано для ракообразных [Hebert et al., 2002]. Другой, более популярный сейчас метод – восстановление филогении на основании коалесцентных моделей. Вычисление проводилось на всём наборе данных по уникальным гаплотипам *COI* для *P. parva* с аутгруппой *P. pumila* (последовательность извлечена из записи NCBI GenBank LC098280 [GenBank..., 2020]). Следует отметить, что использование разных параметров модели при «калибровке» «молекулярных часов» для одного и того же набора данных дают время расхождения таксонов с разницей от нескольких раз до порядка и более [Bolotov et al., 2016; Bekker et al., 2018]. Поэтому мы были вынуждены использовать различное время расхождения между видами *P. parva* и *P. pumila* – в среднем от 21 МЯ [Zhao et al., 2016] до 40 МЯ [Hardouin et al., 2018]. Это никак не влияет на топологию восстановленного дерева, однако существенно меняет датировку.

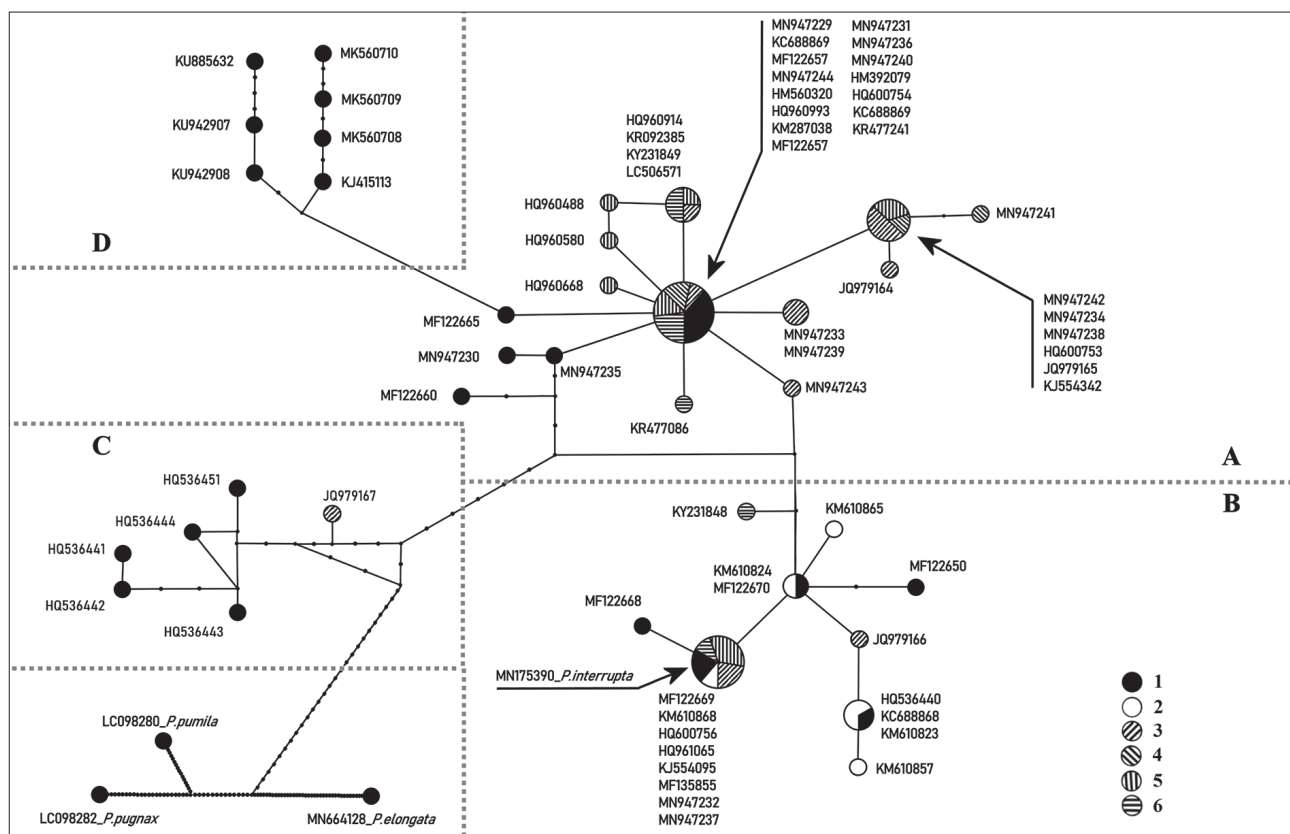
Восстановление филогении и расчёт времени дивергенции проводился в пакете программ BEAST2 v.2.6 [Bouckaert et al., 2019]. Наилучшая модель нуклеотидных замен (GTR+G) была определена по минимальному значению скорректированного информационного критерия Акайка в программе ModelFinder v.1.6 [Kalyaanamoorthy et al., 2017]. Всего было выполнено четыре независимых запуска BEAST2 по 10М поколений, в каждом анализе было отобрано каждое 10к дерево. Объединение файлов было проведено

в LogCombiner v.2.6 и преобразовано в единое дерево с помощью TreeAnnotator v.2.6. Программа Tracer v.1.7 была использована для подтверждения того, что все прогоны каждого анализа сходились к одинаковым апостериорным вероятностям и что эффективный размер выборки для каждого параметра был не менее 200. Деревья были визуализированы с помощью FigTree v.1.4, выведенные возрасты узлов были считаны с деревьев.

Детальная информация об использованных последовательностях, файл с выравниванием последовательностей, входящие файлы для вычислений сетей гаплотипов и восстановления филогении, графические файлы с высоким разрешением, а также другая вспомогательная информация доступна в репозитории Open Science Framework по адресу проекта [Pseudorasbora..., 2020].

## Результаты

Все новые уникальные последовательности депонированы в GenBank (NCBI) под номерами MN947229 – MN947244 [GenBank..., 2020]. В ходе выполнения NCPA (дополнительные материалы [Pseudorasbora..., 2020]) выделены 4 клады (рис. 1, табл. 2). Клада «А» – самая гаплотипически разнообразная группа, объединяющая почти половину всего разнообразия изученных выборок амурского чебачка (табл. 2). Самый распространённый гаплотип соответствует гаплотипу A1, описанному в работе [Makhrov et al., 2013], и найденному в популяциях российской части бассейна р. Амур, северо-восточного Китая и бассейна Янцзы. На несколько замен от этого центрального гаплотипа отличаются разные недавно возникшие популяции Европы, Кавказа и Ближнего Востока (рис. 1). Другая, кла-



**Рис. 1.** Сеть гаплотипов для частичной последовательности гена *COI* мтДНК рода *Pseudorasbora* из разных частей ареала. Условные группы популяций выделены на основании клады высшего порядка NCPA. Представлены только уникальные гаплотипы для конкретных локаций. Буквенно-числовой код соответствует уникальной записи в международной базе GenBank (NCBI) [GenBank..., 2020]. Точки на ветвях показывают число нуклеотидных замен. А, В, С, D – клады митохондриальных гаплотипов. Гаплотипы, обнаруженные: 1 – в нативном ареале амурского чебачка; 2 – в Азии, за пределами нативного ареала; 3 – на Ближнем Востоке; 4 – на юге европейской части России; 5 – в других странах восточной Европы; 6 – в западной Европе.

**Таблица 2.** Генетическое разнообразие по локусу *COI* у амурского чебачка

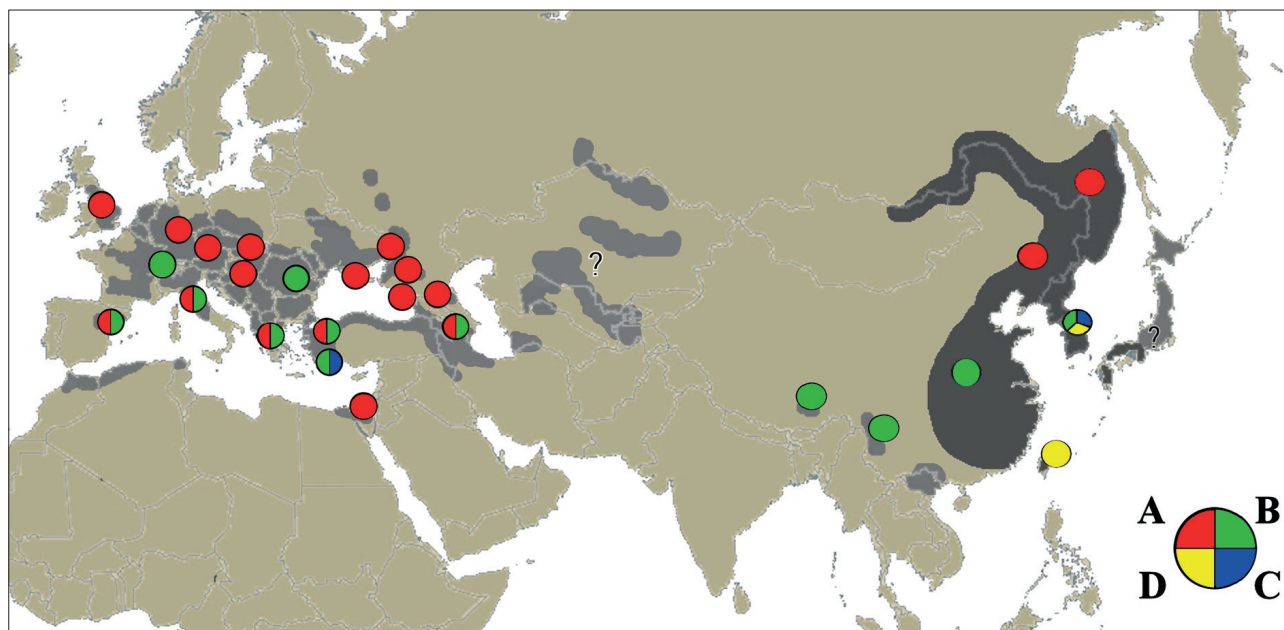
Groups	N	S	Eta	s/n	h	Hd	Pi	Theta	D	Fs
Clade A	35	16	16	14/2	14	0.83	0.003	0.006	-1.92*	-9.23
Clade B	19	9	10	9/1	9	0.81	0.003	0.004	-1.046	-3.46
Clade C	6	13	13	13/0	6	1.0	0.008	0.009	-0.529	-2.08
Clade D	8	16	16	6/10	8	1.0	0.009	0.011	-0.142	-3.39
Total	68	56	60	47/13	37	0.94	0.011	0.019	-1.498*	-18.4

N – число последовательностей; S – число сегрегирующих (полиморфных) сайтов; Eta – общее число мутаций; s/n – число синонимичных и несинонимичных замен; h – число гаплотипов; Hd – гаплотипическое разнообразие; Pi – нуклеотидное разнообразие на сайт; Theta – значение theta-W [Watterson, 1975], вычисленное на каждый сайт; D – значение теста нейтральности Tajima [Tajima, 1989], \* – значимо при  $p < 0.05$ ; Fs – значение теста нейтральности Fu [Fu, 1997].

да «В», вероятно, тоже имеет китайское происхождение, её носители найдены в бассейне р. Янцзы. К этой кладе относятся гаплотипы из популяций юга Европы, Азербайджана, а также чужеродные популяции юга Китая (бассейны рек Брахмапутра и Салуин). Третья клада, «С», представляет собой сравнительно немногочисленную группу гаплотипов, на данный момент обнаруженных только в популяциях Южной Кореи и Западной Турции (где известна единственная находка представителя этой клады). Данная клада генетически наиболее удалена от остальных групп гаплотипов. В Южной Корее также встречаются гаплотипы, относящиеся к кладе «D». К

этой кладе также относятся гаплотипы, выявленные на о. Тайвань (рис. 2).

При анализе генетического разнообразия (табл. 2) для локуса *COI* у амурского чебачка наблюдается довольно высокое число полиморфных сайтов. Однако подавляющее число этих замен является синонимичными, а большая часть несинонимичных замен характерна только для азиатской клады «D». Если рассмотреть особенности транслируемой последовательности (см. дополнительные материалы [Pseudorasbora..., 2020]), то из всех несинонимичных замен можно отметить замещение неполярных на полярные аминокислотные остатки: в позиции 45 изолейцина на



**Рис. 2.** Распространение клад гаплотипов *COI* амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в популяциях в нативном (показан тёмно-серым) и инвазионном (светло-серый) ареалах. А, В, С, D – клады митохондриальных гаплотипов.



**Таблица 3.** Генетические дистанции и возможное время дивергенции для рода *Pseudorasbora*

	A	B	C	D	<i>P. pumila</i>	<i>P. elongata</i>	<i>P. pugnax</i>	<i>P. interrupta</i>
A		0.93	2.86	0.99	10.13	13.47	10.68	0.91
B	0.53 / 1.98		2.92	1.65	10.05	13.20	11.03	0.22
C	1.63 / 6.18	1.66 / 6.15		3.29	9.85	12.36	10.98	2.91
D	0.56 / 3.04	0.94 / 3.42	1.88 / 6.84		10.22	13.63	10.93	1.65
<i>P. pumila</i>	5.77	5.73	5.61	5.83		12.38	6.95	10.10
<i>P. elongata</i>	7.68	7.52	7.05	7.77	7.06		14.23	13.26
<i>P. pugnax</i>	6.09	6.29	6.26	6.23	3.96	8.11		11.09
<i>P. interrupta</i>	0.52	0.13	1.66	0.94	5.76	7.56	6.32	

Над диагональю – «простые» *p*-дистанции, значения указаны в процентах. Под диагональю – возможное время дивергенции, значения указаны в миллионах лет. Расчёт времени дивергенции дан по скорости замен [Lessios, 2008], для клад *P. parva* (через разделитель «/») также приведено время дивергенции на основании стохастического подхода (коалесцентная модель «расслабленных» «молекулярных часов»).

аспарагин для клады «D» и в позиции 116 аланина на треонин для клады «B». Другие отмеченные мутации приводят к заменам функционально тождественных аминокислот и, по всей видимости, не влияют на конформацию полипептида. В целом же транслируемая последовательность крайне консервативна для всех представителей рода *Pseudorasbora*.

Генетические расстояния между филогенетическими линиями *P. parva* и другими видами рода *Pseudorasbora* приведены в таблице 3. Здесь также указано возможное время дивергенции этих групп. Кроме вероятного времени разделения между филогенетическими линиями амурского чебачка было рассчитано время дивергенции гаплотипов клады «C», обнаруженных в популяциях Кореи и Турции. В зависимости от метода расчёта «молекулярных часов», оно составляет от 0.8 до 3.0 миллионов лет, все нуклеотидные замены внутри этой группы являются синонимичными (рис. 3).

### Обсуждение

**Генетическая дивергенция чебачков.** Генетическая дивергенция между кладами «A», «B» и «D» амурского чебачка относительно невелика (менее 1% замен). От этой совокупности более чем на 2% отличается клада «C», представленная гаплотипами из Южной Кореи (и единственным, несомненно, адвентивным гаплотипом из Западной Турции). Таким

образом, на территории Кореи имеются две филогенетические линии амурского чебачка, сильно отличающиеся (порядка 3% замен) друг от друга (табл. 3). Формально такой уровень соответствует лимиту, определяемому как межвидовой для большинства животных [Hebert et al., 2010].

К сожалению, какой-либо биологической характеристики этих рыб нет, поэтому нельзя оценить морфологические или другие различия между этими симпатрическими линиями. По данным [Jordan, Metz, 1913], *P. parva* с Корейского полуострова морфологически не отличались от чебачков из рек Японии. По современным данным [Kim, Park, 2002], амурский чебачок по всей Юго-Восточной Азии не имеет сколь-либо выраженных фенотипических форм.

В то же время, представители другого, относительно недавно описанного вида рода *Pseudorasbora*, *P. interrupta* [Xiao et al., 2007], на основании ДНК-баркодинга фактически не отличаются от амурских чебачков клады «B» (рис. 1, табл. 3) и лишь на 0.8% в целом по всему митохондриальному геному отличаются от *P. parva* [Li et al., 2019]. Такая «несогласованность» эволюции на молекулярном и фенотипическом уровне интересная, но не уникальная черта амурского чебачка. Например, у ряпушки (*Coregonus albula*) генетически значительно дивергировавшие линии могут даже входить в состав одной популя-

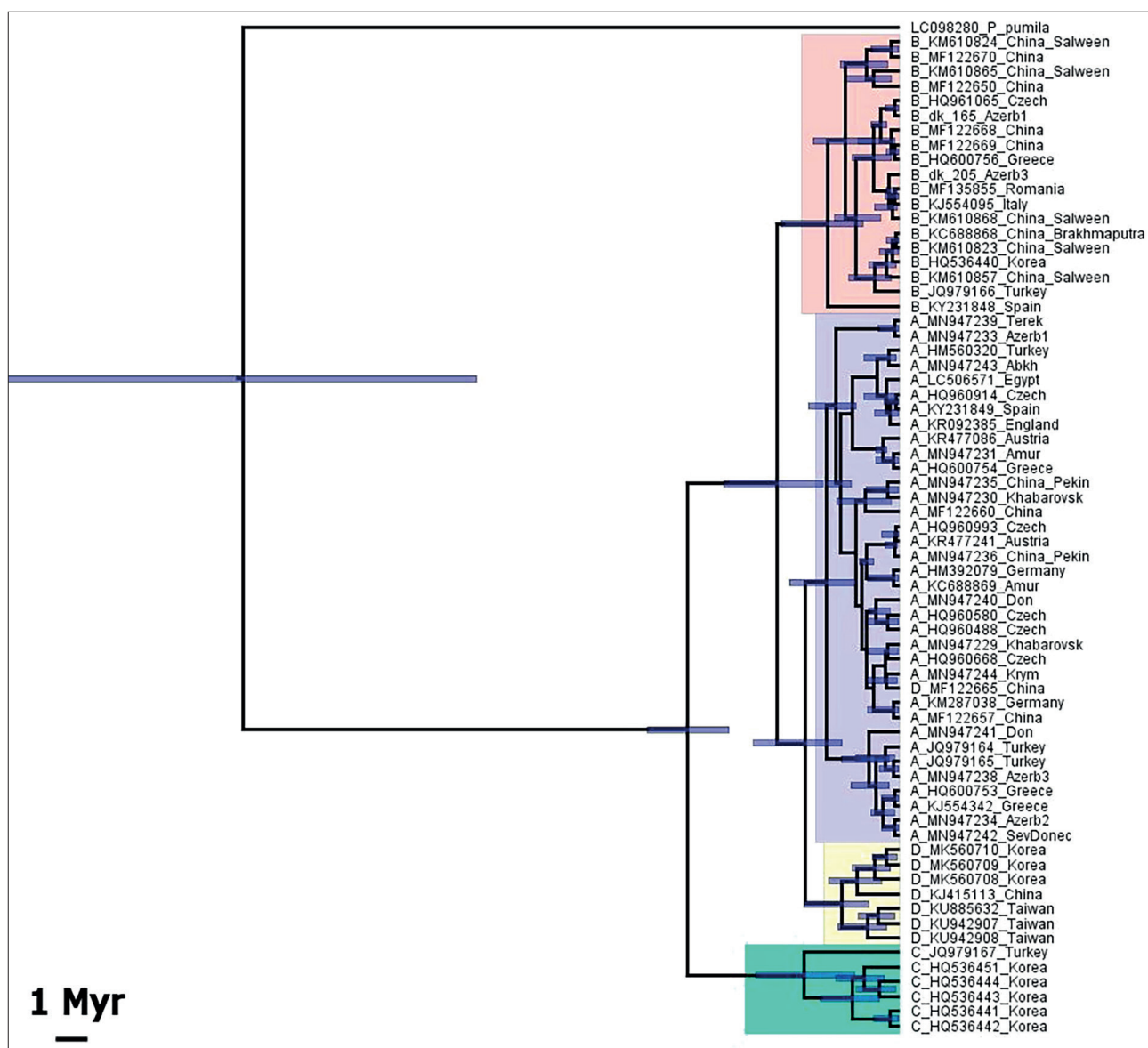


Рис. 3. Время дивергенции гаплотипов рода *Pseudorasbora* (по «молекулярным часам»). 1 Myr – один миллион лет.

ции [Borovikova, Artamonova, 2018]. В обзоре Фанка и Омланда [Funk, Omland, 2003] показано, что в 23% случаев виды животных не представлены на дендрограммах генетического сходства разными кластерами. Причиной этого могут быть, в частности, ошибки с определением вида и межвидовая гибридизация.

Необычные результаты получены при анализе генетического разнообразия клады «D» (табл. 2). Хотя обычно несинонимичные (ведущие к замене аминокислот) замены в анализируемом нами гене редки [Ward, Holmes, 2007], в ходе эволюции гаплотипов клады «D» произошло 10 несинонимичных и только 6 синонимичных нуклеотидных за-

мен. Поскольку данные о гаплотипах этой клады получены двумя разными научными группами, вероятность ошибки при секвенировании в данном случае невелика. Вероятно, в данном случае имела место быстрая адаптивная эволюция, связанная с освоением новых местообитаний. Недавно многочисленные несинонимичные нуклеотидные замены выявлены в ходе эволюции некоторых белков у байкальских амфипод и узконосых обезьян [Stolyarova et al., 2019].

Данные, приведённые в таблице 3, позволяют высказать предположение о минимум двух периодах дивергенции рода *Pseudorasbora*. В древний период, миллионы лет назад, образовались виды *P. pumila*, *P. pugnax*, *P. elongata*

и *P. parva*. Относительно недавно дивергировали филогенетические линии в пределах *P. parva* и появился *P. interrupta*. Однако, точная датировка этих событий по «молекулярным часам» сильно затруднена. В первую очередь нет сколько-нибудь однозначной оценки времени отделения японского вида *P. pumila*, который мог бы быть хорошим реперным видом. Так, реконструкция Чжао с соавторами [Zhao et al., 2016] предполагает время дивергенции в раннем миоцене, тогда как в работе Хардуина с соавторами [Hardouin et al., 2018] разделение этих филогенетических ветвей приходится на эоцен, а в исследовании Янга и Тчанга [Young, Tchang, 1936] делается заключение, что представители рода *Pseudorasbora* не встречались ранее миоцена. Косвенно это подтверждается геологическими событиями в Азиатско-Тихоокеанском регионе. Причиной дивергенции будущих японских эндемиков *P. pumila* и *P. pugnax*, вероятно, могли служить геологические процессы позднего миоцена, когда Япония начала изолироваться от материка [Maruyama et al., 1997].

Таким образом, более приемлемым является сценарий «калибровки» «молекулярных часов» до дивергенции между *P. parva* и *P. pumila* порядка 21 миллиона лет. Но даже такой биогеографический подход [Ho et al., 2015] для «калибровки» «молекулярных часов» не позволяет надеяться, что они всегда будут отражать реальное время дивергенции групп. Это показывает сравнение гаплотипов клады «С», обнаруженных в популяциях Кореи и Турции. Время дивергенции этих гаплотипов составляет минимум 0.8 миллиона лет, хотя амурский чебачок попал в азиатскую Турцию совсем недавно и обнаружен там только в 1996 г. [Wildekamp et al., 1997]. Очевидно, обнаруженный в Турции гаплотип распространён и в исходном ареале амурского чебачка, но его носители там ещё не выявлены.

**Формирование естественного ареала амурского чебачка.** Анализ сети гаплотипов (рис. 1) показывает, что клада «С», вероятно, очень древняя, поскольку гаплотипы этой группы близки к гипотетическим гаплотипам, соединяющим другие клады *P. parva* и другие виды рода *Pseudorasbora*. Действительно, распространение гаплотипов этой

клады, видимо, ограничено, и носит реликтовый характер.

Клады «В» и «D», судя по сети гаплотипов, произошли от клады «А». Скорее всего, дивергенция этих трёх клад началась в бассейне Янцзы, где найдены представители клады «А» и «В». Один из найденных в этом бассейне гаплотипов, MF122665, является вероятным предковым гаплотипом для клады «D», распространённой на Тайване и на Корейском полуострове.

Заселение амурским чебачком Тайваня вполне объяснимо. Фауна этого острова в целом близка к материковой, и обитающий здесь амурский чебачок не отличался от рыб из исторической части ареала [Oshima, 1919], так как до позднего голоцена Тайвань являлся частью материка [Lin, Dai, 2012; Nakazawa, Bae, 2018].

Корейского полуострова и Тайваня амурский чебачок клады «D» достиг, вероятно, по пресным водоёмам, существовавшим на осушенном шельфе Восточно-Китайского моря [Zhu et al., 2019]. Видимо, аналогично чебачку в этом регионе расселялся и ленок – на юге Корейского полуострова обитает тот же вид ленка, что и в бассейнах Янцзы и Хуанхэ – *Brachymystax tsinlingensis*, тогда как на севере этого полуострова обитает другой вид ленка, *B. lenok* [Jang et al., 2017].

В настоящее время в Восточной Азии продолжается экспансия амурского чебачка по водоёмам Тибета [Makhrov et al., 2013] и в Северном Вьетнаме [Karabanov, Kodukhova, 2013]. Видимо, основным вектором его инвазии здесь является преднамеренное расселение человеком, а центром происхождения, вероятно, служат водоёмы юго-восточного Китая (по крайней мере, в Тибете пока обнаружены только представители клады «В»). Происходит расселение амурского чебачка и по Японским островам, есть данные, что на север Японии проник не только *P. parva*, но и *P. pumila*, эндемик о. Хонсю [Hikita, 1964]. Вероятно, вселение амурского чебачка в Японию произошло из континентального Китая [Matsuzawa, Senou, 2008], однако нет точных данных по ДНК-баркодированию этих рыб.

**Генетические особенности амурского чебачка из инвазионных популяций и**

**выявление регионов-доноров.** В заселении Европы и запада Азии принимали участие представители трёх клад амурского чебачка – «А», «В» и «С» (единственный представитель последней обнаружен только на западе Турции [Keskin et al., 2013]) – это представлено на рис. 2.

Более ранние исследования генетического разнообразия амурского чебачка западной Европы и юго-западной Азии с использованием в качестве маркера другого митохондриального гена, кодирующего цитохром *b*, выявили участие в расселении двух филогенетических линий [Hardouin et al., 2018]. Филогенетическая линия I, выделенная в этом исследовании, судя по её распространению в популяциях Китая, видимо, соответствует выделенным намикладам «А»+«D», а линия II – кладе «В». Как и в нативном ареале, в западной Евразии представители линии I преобладают в северных популяциях, а представители линии II – в южных. Предполагается, что это – результат наличия минимум двух источников вселения [Hardouin et al., 2018]. В работе Бальтазар-Суарес с соавторами [Baltazar-Soares et al., 2020] выборки амурского чебачка из Словакии кластеризовались с выборкой из Хуанхэ, выборки из Турции – с выборкой из Янцзы, а выборки из Франции – образовывали отдельный кластер. Возможно, что выявленные нами три филогенетические линии амурского чебачка соответствуют трём этим кластерам.

Анализ литературы об интродукциях растительноядных рыб, с которыми амурский чебачок попал на запад Евразии [обзор: Самые опасные..., 2018], позволяет определить, хотя и с разной степенью вероятности, районы исходного ареала, откуда происходят представители трёх филогенетических линий, участвовавших в инвазии. Носители клады «В» почти наверняка происходят из бассейна р. Янцзы – в популяциях этого бассейна эта клада преобладает, и известно, что растительноядные рыбы из этого региона вселялись в Европу [Суховерхов, 1960; Banarescu, 1990] и Среднюю Азию [Борисова, 1972].

Вселение представителей клады «А», скорее всего, происходило из бассейна р. Амур. Известно, что в начале интродукции расти-

тельноядных рыб (в 1954–1957 гг.) их завезли из бассейна р. Амур (и из российской, и из китайской его частей) и содержали во многих прудовых хозяйствах европейской части СССР [Веригин, 1961; Кулакова, 1963], а также на Кубани [Бизяев, Мотенков, 1964]. Весьма вероятно, что представители этой клады распространены и в бассейне р. Хуанхэ, но никаких данных о вселении амурского чебачка из этого бассейна в Европу в литературе нет.

Сложнее всего объяснить проникновение в Турцию носителей клады «D». Однако, в литературе имеется сообщение о вселении на территорию бывшего СССР (в Казахстан) амурского чебачка вместе с личинками белого амура в 1958 г. из окрестностей китайского города Харбина [Серов, 1975]. Харбин расположен на правом притоке Амура, р. Сунгари, а эта река в недалёком геологическом прошлом входила в один бассейн с р. Ялу, по которой ныне проходит граница Китая и Северной Кореи [ссылки см.: Антонов, 2012]. Поэтому, вполне вероятно, что в популяциях амурского чебачка бассейна Сунгари имеются гаплотипы клады «D». В связи с этим важно отметить, что двустворчатые моллюски синанодонты (*Sinanodonta* spp.), которые, как и амурский чебачок, случайно интродуцированы и расселялись по Казахстану и России вместе с выращиваемыми в рыбоводных хозяйствах растительноядными рыбами, представлены в новом ареале не только исходно обитавшим в бассейне Янцзы видом *S. woodiana*, но и *S. lauta*, обнаруженным только в Японии, на Корейском полуострове и в нескольких водоёмах прилегающей части России [Kondakov et al., 2020a, 2020b]. Видимо, *S. lauta* обитает также и в бассейне Сунгари.

Таким образом, в формировании приобретённого ареала принимали участие представители трёх из четырёх известных филогенетических линий амурского чебачка, а не две линии, как предполагалось ранее [Baltazar-Soares et al., 2020]. Представители этих трёх линий происходят из разных частей естественного ареала амурского чебачка: российской части бассейна Амура, р. Сунгари в китайской части бассейна Амура, и р. Янцзы.

Это показывает, что способность адаптироваться к новым условиям – это свойство вида, а не отдельных филогенетических линий. Можно предполагать, что комплекс адаптаций, необходимых активно расселяющемуся виду, обеспечивают генетические системы, а не аллели отдельных генов.

В то же время, преобладание в северных областях как нативной, так и инвазионной частей ареала гаплотипов клады «А», а в южной – клады «В» предположительно может быть объяснено естественным отбором вследствие различий в адаптациях носителей этих групп гаплотипов к местным экологическим факторам, например, температурным условиям.

### **Заключение**

Таким образом, генетические данные свидетельствуют об участии в формировании инвазионных популяций амурского чебачка представителей трёх клад митохондриальных гаплотипов, происходящих из трёх разных частей нативного ареала этого вида рыб. К настоящему времени только представители клады «А» имеют разнообразное широкое распространение на западе Евразии, тогда как представители клады «В» встречаются преимущественно в более южных районах (рис. 2). Конечно, география распределения гаплотипов в инвазионной части ареала, прежде всего, должна отражать историю инвазии, которая зависит от местонахождения точек начальной интродукции, а также векторов и коридоров последующего вторичного расселения [Reshetnikov, 2013; Snyder, Stepien, 2017]. Но нельзя исключить, что представители разных клад могут различаться по степени адаптированности к климатическим условиям, прежде всего к температурным характеристикам. На это может косвенно указывать не случайное географическое распространение «южной» клады «В» в инвазионной части ареала, а также высокая доля несинонимичных замен в ходе эволюции гаплотипов клады «D». Однако для проверки предположения о различиях в адаптивных способностях представителей разных клад необходимо проведение специального экологического исследования.

### **Благодарности**

Авторы глубоко признательны В.С. Артамоновой, Е.И. Барабанщикову, Ю.Ю. Дгебугадзе, Ю.К. Куцоконь, Н.Дж. Мустафаеву, Т.Л. Опалевой (Кулевской), Б.И. Шефтелю и Фан Юню (Fang Yun) за помощь и содействие в сборе материала, И.Н. Болотову за обсуждение работы и указание важных литературных источников, Ю. Титовой за коррекцию английского языка, редактору и рецензентам за важные замечания, позволившие существенно улучшить текст статьи.

### **Финансирование работы**

Д.П. Карабанов разработал концепцию статьи, собирал и обрабатывал материал, его работа финансировалась грантом РФФИ № 20-34-70020. Ю.В. Кодухова проводила обработку материала в рамках государственного задания ИБВВ РАН тема № ААА-А-А18-118012690102-9. А.Н. Пашков собирал материал на юге России и подбирал литературу, работа выполнена за счёт собственных средств автора. А.Н. Решетников участвовал в сборе материала в бассейне р. Дон, в обсуждении результатов, редактировании рукописи при поддержке гранта РФФИ № 16-14-10323. А.А. Махров участвовал в сборе материала в КНР, анализе данных (при поддержке гранта РФФИ № 20-54-53003 ГФЕН\_а) и подготовке рукописи (в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН тема 6: Экология и биоразнообразие водных сообществ 0109-2018-0076 ААА-А-А18-118042490059-5).

### **Конфликт интересов**

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### **Соблюдение этических стандартов**

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

### **Литература**

Антонов А.Л. Влияние перестроек гидросети на формирование ареалов некоторых видов рыб в бассейне Амура и на сопредельных территориях // Известия

- Русского Географического общества. 2012. Т. 144. № 6. С. 30–37.
- Бизязев И.Н., Мотенков Ю.М. Результаты вселения амуров и толстолобиков в открытые водоёмы Азово-Кубанского района // Труды ВНИРО. 1964. Т. 55. С. 125–132.
- Борисова А.Т. Случайные вселенцы в водоёмах Узбекистана // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 1. С. 49–53.
- Веригин Б.В. Итоги работы по акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб и мероприятия по их дальнейшему освоению и изучению в новых районах // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1. № 4. С. 640–649.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 2. С. 115–124.
- Карпевич А.Ф. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры // Избранные труды. Т. 2. М.: Памятники исторической мысли, 1998. 870 с.
- Кулакова А.М. Опыт перевозки белого амуря и толстолобика для акклиматизации // Матер. всесоюзн. совещ. по рыбохоз. освоению растительноядных рыб – белого амуря (*Stenopharyngodon idella*) и толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) в водоёмы СССР. Ашхабад: Изд-во АН Туркменской ССР, 1963. С. 70–75.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Серов Н.П. Акклиматизация рыб в бассейне озера Балхаш // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 172–174.
- Суховерхов Ф.М. Опыт транспортировки и выращивания амуров и толстолобиков // Рыбное хозяйство. 1960. № 12. С. 15–22.
- Armstrong K.F., Ball S.L. DNA barcodes for biosecurity: invasive species identification // Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences. 2005. Vol. 360. No. 1462. P. 1813–1823.
- Baker H.G., Stebbins G.L. (eds.). The genetics of colonizing species. New-York; London: Academic Press, 1965. 588 p.
- Baltazar-Soares M., Blanchet S., Cote J., Tarkan A.S., Zahorska E., Gozlan R.E., Eizaguirre C. Genomic footprints of a biological invasion: introduction from Asia and dispersal in Europe of the topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) // Molecular Ecology. 2020. Vol. 29. No. 1. P. 71–85.
- Banarescu P.M. Zur ausbreitungsgeschichte von *Pseudorasbora parva* in Sudosteuroopa (Pisces, Cyprinidae) // Review Roumain de Biologie Animals. 1990. Vol. 35. No 1. P. 13–16.
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Haag C.R., Neretina T.V., Kotov A.A. Phylogeography of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) in Northern Eurasia: Evidence for a deep longitudinal split between mitochondrial lineages // PLoS One. 2018. Vol. 13. No. 3. e0194045.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bespalaya Y.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 103. No. 1. P. 104–121.
- Borovikova E.A., Artamonova V.S. Morphological specificities of vendace (Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) population in Lake Pleshcheyevo (the Volga River basin): relationships of two phylogenetic lineages in a new zone of secondary contact // Organisms Diversity and Evolution. 2018. Vol. 18. No. 3. P. 355–366.
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchene S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kuhnert D., Maio N., Matschiner M., Mendes F.K., Muller N.F., Ogilvie H.A., DuPlessis L., Poppinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard M.A., Wu C.-H., Xie D., Zhang C., Stadler T., Drummond A.J. BEAST 2.5 : An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // PLoS Computational Biology. 2019. Vol. 15. No. 4. e1006650.
- Collins R.A., Cruickshank R.H. The seven deadly sins of DNA barcoding // Molecular Ecology Resources. 2013. Vol. 13, No. 6. P. 969–975.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. No. 1. P. 431–449.
- Eytan R.I., Hellberg M.E. Nuclear and mitochondrial sequence data reveal and conceal different demographic histories and population genetic processes in Caribbean reef fishes // Evolution. 2010. Vol. 64. No. 12. P. 3380–3397.
- FishBase. World Wide Web electronic publication. 2020 / Eds. R. Froese, D. Pauly. // (www.fishbase.org). Accessed 12.05.2020.
- Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. Vol. 147. No. 2. P. 915–925.
- Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2003. Vol. 34. P. 397–423.
- GenBank (Электронный ресурс) // (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide). Accessed on 27.09.2020.
- Hanfing B. Understanding the establishment success of non-indigenous fishes: lessons from population genetics // Journal of Fish Biology. 2007. Vol. 71. Suppl. D. P. 115–135.
- Hardouin E.A., Andreou D., Zhao Y., Chevret P., Fletcher D.H., Britton J.R., Gozlan R.E. Reconciling the biogeography of an invader through recent and historic genetic patterns: the case of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. No. 8. P. 2157–2171.

- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R. Biological identification through DNA barcodes // Proc. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 270. P. 313–321.
- Hebert P.D.N., Remigio E.A., Colbourne J.K., Taylor D.J., Wilson C.C. Accelerated molecular evolution in halophilic Crustaceans // Evolution 2002. Vol. 56. No. 5. P. 909–926.
- Hebert P.D.N., Waard J.R., Landry J.-F. DNA barcodes for 1/1000 of the animal kingdom // Biology Letters. 2010. Vol. 6. No. 3. P. 359–362.
- Hikita T. On the recent distribution of two small cyprinid fishes, *Pseudorasbora parva pumila* (Miyadi) and *P. parva parva* (Temminck and Schlegel) in Hokkaido Island // Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery. 1964. No. 18. P. 113–116.
- Ho S.Y.W., Tong K.J., Foster C.S.P., Ritchie A.M., Lo N., Crisp M.D. Biogeographic calibrations for the molecular clock // Biology Letters. 2015. Vol. 11. No. 9. 2015.0194.
- Jang J.E., Kim J.H., Kang J.H., Baek Y., Wang J.-H., Lee H.-G., Choi J.-K., Choi J.-S., Lee H.J. Genetic diversity and genetic structure of the endangered Manchurian trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, at its southern range margin: conservation implications for future restoration // Conservation Genetics. 2017. Vol. 18. No. 5. P. 1023–1036.
- Jordan D.S., Metz C.W. A catalog of the fishes known from the waters of Korea // Memoirs of the Carnegie Museum. 1913. Vol. 6. No. 1. P. 1–65+pls.1–10.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., Haeseler A., Jermiin L.S. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nature Methods. 2017. Vol. 14. No. 6. P. 587–589.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V. Stone Moroco *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae): new species in the ichthyofauna of Vietnam // Journal of Ichthyology. 2013. Vol. 53. No. 3. P.235–239.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Artaev O.N., Levin B.A. The topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae): A new species in the ichthyofauna of the Republic of Abkhazia // Inland Water Biology. 2016. Vol. 9. No. 1. P. 104–106.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Mustafayev N.J. Topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – a new species in the ichthyofauna of Azerbaijan // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 2. P. 133–138.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Slyn'ko Yu.V. New finds of Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) in the European Part of Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 3. P. 156–158.
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // Briefings in Bioinformatics. 2019. Vol. 20. No. 4. P. 1160–1166.
- Keskin E., Agdamar S., Tarkan A.S. DNA barcoding common non-native freshwater fish species in Turkey: low genetic diversity but high population structuring // Mitochondrial DNA. 2013. Vol. 24. No. 3. P. 276–287.
- Kim I.-S., Park J.-Y. Freshwater fishes of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publishing Co., 2002. 467 p.
- Koga K., Goto A. Genetic structures of allopatric and sympatric populations in *Pseudorasbora pumila pumila* and *Pseudorasbora parva* // Ichthyological Research. 2005. Vol. 52. No. 3. P. 243–250.
- Kondakov A.V., Bespalaya Yu.V., Vikhrev I.V., Konopleva E.S., Gofarov M.Yu., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. The Asian pond mussels rapidly colonize Russia: Successful invasions of two cryptic species to the Volga and Ob rivers // BioInvasions Records. 2020a. Vol. 9, iss. 3. P. 504–518.
- Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Bespalaya Yu.V., Gofarov M.Yu., Kabakov M.B., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. Phylogeographic affinities, distribution and population status of the non-native Asian pond mussels *Sinanodonta lauta* and *S. woodiana* in Kazakhstan // Ecologica Montenegrina. 2020b. Vol. 27. P. 22–34.
- Konishi M., Hosoya K., Takata K. Natural hybridization between endangered and introduced species of *Pseudorasbora*, with their genetic relationships and characteristics inferred from allozyme analyses // Journal of Fish Biology. 2003. Vol. 63. No. 1. P. 213–231.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // Molecular Biology and Evolution. 2018. Vol. 35. No. 6. P. 1547–1549.
- Kvach Y., Kutsokon Y. The non-indigenous fishes in the fauna of Ukraine: a potentia ad actum // BioInvasions Records. 2017. Vol. 6. No. 3. P. 269–279.
- Lee C.E. Evolutionary genetics of the invasive species // Trends in Ecology and Evolution. 2002. Vol. 17. No. 8. P. 386–391.
- Leigh J.W., Bryant D., Nakagawa S. popART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. 2015. Vol. 6. No. 9. P. 1110–1116.
- Lessios H.A. The Great American Schism: divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2008. Vol. 39. No. 1. P. 63–91.
- Li C., Lin H.-D., Zhao J., The complete mitochondrial genome of *Pseudorasbora interrupta* and phylogeny of *Pseudorasbora* // Mitochondrial DNA, Part B. 2019. Vol. 4. No. 2. P. 3293–3294.
- Lin J., Dai L. Quaternary marine transgressions in eastern China // Journal of Palaeogeography. 2012. Vol. 1. No. 2. P. 105–125.
- Madden M.J.L., Young R.G., Brown J.W., Miller S.E., Frewin A.J., Hanner R.H. Using DNA barcoding to improve invasive pest identification at U.S. ports-of-entry // PLoS One. 2019. Vol. 14. No. 9. e0222291.
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Karabanov D.P. Finding of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) in the Brahmaputra River basin (Tibetan Plateau, China) // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 3. P. 174–179.

- Maruyama S., Isozaki Y., Kimura G., Terabayashi M. Paleogeographic maps of the Japanese Islands: Plate tectonic synthesis from 750 Ma to the present // *Island Arc*. 1997. Vol. 6. No. 1. P. 121–142.
- Matsuzawa Y., Senou H. *Alien Fishes of Japan*. Tokyo: Bun-ichi Co. Ltd., 2008. 157 p.
- Nakazawa Y., Bae C.J. Quaternary paleoenvironmental variation and its impact on initial human dispersals into the Japanese Archipelago // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2018. Vol. 512. No. 1. P. 145–155.
- Nei M., Kumar S. *Molecular evolution and phylogenetics*. New York: Oxford University Press, 2000. XIV+333 p.
- Nichols J.T., *The fresh-water fishes of China*. New York: American Museum of Natural History, 1943. XXXVI+322 p.
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28. No. 8. P. 1166–1167.
- Oshima M. Contributions to the study of the fresh water fishes of the island of Formosa // *Annals of the Carnegie Museum*. 1919. Vol. 12. No. 2–4. P. 169–328.
- Pseudorasbora parva* phylogeography (Электронный документ) // (<https://osf.io/xhcq7/>). Accessed on 27.09.2020.
- Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // *Aquatic Invasions*. 2013. Vol. 8. No. 2. P. 193–206.
- Roman J., Darling J.A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. No. 9. P. 454–464.
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sanchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sanchez-Gracia A. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // *Molecular biology and evolution*. 2017. Vol. 34. No. 12. P. 3299–3302.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I., Rice W.R. Ecological and evolutionary insights from species invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. No. 9. P. 465–471.
- Simon A., Britton R., Gozlan R., Oosterhout C., Volckaert F.A.M., Hanfling B. Invasive cyprinid fish in Europe originate from the single introduction of an admixed source population followed by a complex pattern of spread // *PloS One*. 2011. Vol. 6. No. 6. e18560.
- Simon A., Gozlan R.E., Britton R., J., Oosterhout C., Hanfling B. Human induced stepping-stone colonisation of an admixed founder population: the spread of topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) in Europe // *Aquatic Sciences*. 2015. Vol. 77. No. 1. P. 17–25.
- Snyder M.R., Stepien, C.A. Genetic patterns across an invasion's history: a test of change versus stasis for the Eurasian round goby in North America // *Molecular Ecology*. 2017. Vol. 26. No. 4. P. 1075–1090.
- Stolyarova A.V., Bazykin G.A., Neretina T.V., Kondrashov A.S. Bursts of amino acid replacements in protein evolution // *R. Soc. open sci.* 2019. Vol. 6: 181095.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. Vol. 123. No. 3. P. 585–595.
- Templeton A.R. Statistical hypothesis testing in intraspecific phylogeography: Nested clade phylogeographical analysis vs. approximate Bayesian computation // *Molecular Ecology*. 2009a. Vol. 18. No. 2. P. 319–331.
- Templeton A.R. Why does a method that fails continue to be used? The answer // *Evolution*. 2009b. Vol. 63. No. 4. P. 807–812.
- Ward R.D., Hanner R., Hebert P.D.N. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL // *Journal of Fish Biology*. 2009. Vol. 74. No. 2. P. 329–356.
- Ward R.D., Holmes B.H. An analysis of nucleotide and amino acid variability in the barcode region of cytochrome *c* oxidase I (*coxI*) in fishes // *Molecular Ecology Notes*. 2007. Vol. 7. P. 899–907.
- Watterson G.A. On the number of segregating sites in genetical models without recombination // *Theoretical Population Biology*. 1975. Vol. 7. No. 2. P. 256–276.
- Wildekamp R.H., Van Neer W., Kucuk F., Unlusayi M. First record of the eastern Asiatic gobionid fish *Pseudorasbora parva* from the Asiatic part of Turkey // *Journal of Fish Biology*. 1997. Vol. 51. No. 4. P. 858–861.
- Williford D., Deyoung R.W., Honeycutt R.L., Brennan L.A., Hernandez F. Phylogeography of the bobwhite (*Colinus*) quails // *Wildlife Monographs*. 2016. Vol. 193. No. 1. P. 1–49.
- Xiao Z., Lan Z.-H., Chen X.-L. A new species of the genus *Pseudorasbora* from Guangdong Province, China (Cypriniformes, Cyprinidae) // *Acta Zootaxonomica Sinica*. 2007. Vol. 32. No. 4. P. 977–980.
- Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu M.E. The non-cosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: Insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) (Crustacea, Onychopoda) // *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18. No. 24. P. 5161–5179.
- Yang J., He S., Freyhof J., Witte K., Liu H. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 553. No. 1. P. 255–266.
- Young C.C., Tchang T.L. Fossil fishes from the Shanwang series of Shantung // *Bulletin of the Geological Society of China*. 1936. Vol. 15. No. 2. P. 197–205.
- Zhao J., Xu D., Zhao K., Diogo R., Yang J., Peng Z. The origin and divergence of Gobioninae fishes (Teleostei: Cyprinidae) based on complete mitochondrial genome sequences // *Journal of Applied Ichthyology*. 2016. Vol. 32. No. 1. P. 32–39.
- Zhu W., Zhong K., Fu X., Chen C., Zhang M., Gao S. The formation and evolution of the East China Sea Shelf Basin: a new view // *Earth-Science Reviews*. 2019. Vol. 190. No. 1. P. 89–111.



# “JOURNEY TO THE WEST”: THREE PHYLOGENETIC LINEAGES CONTRIBUTED TO THE INVASION OF STONE MOROKO, *PSEUDORASBORA PARVA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE)

© 2020 Karabanov D.P.<sup>a,\*</sup>, Kodukhova Yu.V.<sup>a,\*\*</sup>, Pashkov A.N.<sup>b,\*\*\*</sup>,  
Reshetnikov A.N.<sup>c,\*\*\*\*</sup>, Makhrov A.A.<sup>c,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,  
Borok Yaroslavl Region 152742, Russia;

<sup>b</sup> Krasnodar Department of the Azov-Black Sea Branch of the VNIRO (AzNIIRKh), Krasnodar 350000, Russia;

<sup>c</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow 119071, Russia;

e-mail: \*dk@ibiw.ru; \*\*jukod@ibiw.ru; \*\*\*apashkov@mail.ru; \*\*\*\*anreshetnikov@yandex.ru;  
\*\*\*\*\*makhrov12@mail.ru

The stone moroko (or topmouth gudgeon), *Pseudorasbora parva*, is one of the most successful invasive species in the fresh waters of Europe and some regions of Asia. We analyzed the diversity of the mitochondrial *COI* gene in the genus *Pseudorasbora* and, especially, in populations of *P. parva* from its native range (the Far East) and areas of recent dispersal. Four phylogenetic lineages of stone moroko were identified within its native range, and three of them contributed to the dispersal within more western regions of Eurasia. One of these lineages was initially distributed in the north of China and the Far East of Russia, the second one was in southern China, the third one was in the Korean Peninsula and, probably, in the adjacent regions of China. Geographical distribution of *COI* lineages suggests three donor regions of stone moroko invasions into more western regions of Eurasia: the basin of the Yangtze River, the northern (Russian) part of the Amur River basin, and the Sungari River basin (right tributary of the Amur in the territory of China).

**Key words:** biological invasions, phylogeography, “molecular clock”, fish, topmouth gudgeon.

# ПАЗАРИТОФАУНА БЫЧКА-КРУГЛЯКА *NEOGOBIOUS* *MELANOSTOMUS* (PERCIFORMES, GOBIIIDAE) КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (СРЕДНЯЯ ВОЛГА)

© 2020 Минеева О.В.<sup>а, \*</sup>, Семенов Д.Ю.<sup>б, \*\*</sup>

<sup>а</sup> Самарский федеральный исследовательский центр РАН,  
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003, Россия;  
<sup>б</sup> Ульяновский государственный университет, Ульяновск 432017, Россия;  
e-mail: \*ksukala@mail.ru; \*\*perchsdj@list.ru.

Поступила в редакцию 12.03.2020. После доработки 17.11.2020. Принята к публикации 19.11.2020.

Исследована фауна многоклеточных паразитов бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в трёх плёсах Куйбышевского водохранилища. Обнаружено 10 видов и неопределённых до вида форм паразитов, в том числе специфичные для бычков сем. *Gobiidae* метацеркарии *Holostephanus cobitidis* и *Apatemon gracilis*. Доминантным видом в составе паразитофауны бычка-кругляка исследованного водоёма является чужеродная трематода *Nicolla skrjabini*, естественный ареал которой ограничен реками Азово-Черноморского бассейна.

**Ключевые слова:** бычок-кругляк, паразитофауна, заражённость, Куйбышевское водохранилище.

## Введение

Интенсификация биологических инвазий, отмечаемая в последние десятилетия, связана со значительными антропогенными (многочисленные преднамеренные интродукции видов, регулирование стока рек, строительство каналов, активизация судоходства и др.) и климатическими (в первую очередь, рост среднегодовых наземных температур и температур поверхностных вод) изменениями на планете [Биологические инвазии ..., 2004; Слынько и др., 2010; Семенченко, Ризевский, 2013]. Появление и последующая натурализация живых организмов за пределами их исторических (нативных) ареалов нередко ведёт к вытеснению местных видов, изменению трофических, топических и других взаимодействий и, в конечном счёте – деградации целых экосистем [Бисерова, 2010; Орлова, 2011; Самые опасные..., 2018]. Биологические инвазии, наряду с антропогенным загрязнением среды и разрушением мест обитания, являются важнейшей причиной вымирания аборигенных видов и потери биоразнообразия [Семенченко, Ризевский, 2013].

Не обошла эта проблема и Волгу, крупнейшую реку России, являющуюся одним из основных транзитных путей проникновения и распространения чужеродных видов гид-

робионтов. Волжский инвазионный коридор обеспечивает расселение понто-каспийских видов в Центральную и Северную Европу, а бореально-арктических видов (из озёр северо-запада России) – в южном направлении [Слынько и др., 2010; Kvach et al., 2015].

Куйбышевское водохранилище (вдхр.), одно из старейших в волжском каскаде, испытывает мощную антропогенную нагрузку, связанную, в том числе, и с инвазиями рыб и водных беспозвоночных. Современный состав ихтиофауны водоёма включает 59 видов, из которых 18 являются чужеродными [Шакирова и др., 2015]. Часть из них (белый и пёстрый толстолобики, белый амур, пелядь) появились в результате интродукционных мероприятий, остальные проникли самостоятельно. Среди последних наиболее массовым видом является бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas 1814).

Естественный ареал вида охватывает прибрежные районы Чёрного и Каспийского морей, низовья впадающих в них рек, всю акваторию Азовского моря, а также Мраморное море [Москалькова, 1996; Атлас..., 2003]. Начав несколько десятилетий назад расселяться по притокам Чёрного и Каспийского морей, в настоящее время кругляк регистрируется в водоёмах большинства стран

Европы [Rakauskas et al., 2013; Mierzejewska et al., 2014; Kvach et al., 2017; Ramler, Keckeis, 2019]. В конце 1980-х гг. бычок проник на Североамериканский континент, где натурализовался во всех пяти Великих озёрах и некоторых реках и заливах США и Канады [Camp et al., 1999; Биологические инвазии..., 2004; Gendron et al., 2012].

В Волге кругляк был известен и до зарегулирования стока, постоянные его популяции регистрировались в нижнем течении реки (пос. Сарепта, ныне Красноармейский район г. Волгограда) [Берг, 1949]. Во второй половине прошлого века параллельно с сокращением численности в местах традиционного обитания *N. melanostomus* значительно расширил свой ареал в бассейне Волги. В настоящее время северная граница его распространения определяется Чебоксарским вдхр., в северной части которого кругляк сформировал большую по численности постоянную популяцию [Слынько, Терещенко, 2014].

В Куйбышевском вдхр. кругляк был обнаружен в 1968 г. [Шаронов, 1971]. Несмотря на то, что *N. melanostomus* считается одним из наиболее успешных рыб-вселенцев, процесс освоения им акватории водоёма занял несколько десятилетий. После первой регистрации бычка в низовьях Куйбышевского вдхр. (1968 г., Приплотинный плёс, район Тольятинского речного порта) [Шаронов, 1971] до обнаружения вида в верхней части Волжского плёса (2000 г.) [Галанин, 2012] прошло больше 30 лет. Подобный характер расселения рыб по водоёму определяется, по мнению некоторых авторов [Галанин, 2012; Шакирова и др., 2015], неоднородностью условий в водохранилище.

В литературе до сих пор нет единого мнения относительно вектора (способа) вселения *N. melanostomus* в Куйбышевское вдхр. Одни авторы [Евланов и др., 1998] предполагают постепенное и последовательное продвижение бычков из водоёмов Понто-Каспия. Другие указывают на его азово-черноморское происхождение, а в качестве основного способа допускают вселение с балластными водами, при проведении преднамеренной интродукции кормовых беспозвоночных из дельты Дона и Цимлянского вдхр., а также

при транспортировке песка [Тютин и др., 2012; Шакирова и др., 2015].

Активному расселению и натурализации кругляка в новых морских и пресноводных экосистемах способствует его чрезвычайная эврибионтность. Этот вид нетребователен к таким показателям водоёма как солёность, газовый режим (концентрация кислорода), температура воды, глубина. Бычок характеризуется широким спектром питания (эврифаг), который меняется по мере роста рыб. Появляясь в новой экосистеме, кругляк быстро становится доминирующим видом. Активному наращиванию численности *N. melanostomus* способствует его раннее половое созревание (в конце первого года жизни), сильно растянутый нерест при необычайно широком диапазоне температур (от 10 °С до 30 °С), порционное икрометание, пластичность в выборе нерестового субстрата, а также защитное поведение самцов в отношении кладки [Москалькова, 1996; Hôrková, Kováč, 2015].

Многочисленными исследованиями показаны последствия вселения кругляка в реципиентные экосистемы и его влияние на аборигенные виды рыб. Бычок активно включается в пищевые сети, что, с одной стороны, положительно влияет на местных хищников, поскольку значительно улучшается их кормовая база [Ramler, Keckeis, 2019]. С другой стороны, кругляк представляет собой угрозу для аборигенных видов, с которыми он конкурирует за пищу и местообитание. Так, после вселения *N. melanostomus* отмечено значительное снижение численности (вплоть до полной потери популяций) усача и белопёрого пескаря в Дунае [Ramler, Keckeis, 2019], ерша в лагунах Балтийского моря и озёрах Нидерландов [Rakauskas et al., 2013; Jūza et al., 2018], подкаменщика, малоротого окуня и озёрной форели в североамериканских Великих озёрах [Perello et al., 2015]. Являясь эврифагом, кругляк может выступать хищником по отношению к местным видам рыб, активно потребляя их икру и молодь.

Важнейшим следствием вселения чужеродных бычков в водоёмы-реципиенты является влияние на местные паразитарные сообщества. Изменение ареалов свободно-

живущих животных (позвоночных и беспозвоночных) сопровождается соответствующими изменениями в ареалах их паразитов, некоторые из которых могут становиться причиной эпизоотий аборигенных видов [Бисерова, 2010]. В настоящее время в бассейне Волги регистрируется 47 чужеродных видов паразитов, большинство из них оказались вне исторического ареала в результате непреднамеренной интродукции вместе с хозяевами [Жохов и др., 2019]. Наиболее распространённым следствием натурализации видов-инвайдеров является расширение круга хозяев для местных паразитов, общая численность которых в аборигенных хозяевах может существенно измениться [Gendron et al., 2012; Mineeva, 2019].

Паразитофауна кругляка активно изучается в разных точках приобретённого им ареала [Camp et al., 1999; Rakauskas et al., 2008; Francová et al., 2011; Kvach et al., 2017], однако сведений о заражённости бычка в Куйбышевском вдхр. (Средняя Волга) чрезвычайно мало. Единственная работа, посвящённая данному вопросу, опубликована в региональном сборнике [Хватков, Золотухин, 2016], в силу чего осталась незамеченной исследователями.

Цель настоящей работы – исследование фауны паразитов *N. melanostomus* в Куйбышевском вдхр.

### Материал и методика

Материал собран в июне – августе 2019 г. в трёх плёсах Куйбышевского вдхр. (Ундор-

ском, Ульяновском, Приплотинном). С использованием набора крючковых снастей отловлено 54 экз. бычка-кругляка, биологические и морфометрические показатели которых, определённые в соответствии с общепринятыми методиками [Правдин, 1966], приведены в таблице 1.

На месте лова бычков фиксировали 70°-м раствором этанола. Вскрытие рыб, сбор, фиксацию и камеральную обработку паразитов проводили по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985]. Видовая диагностика червей осуществлялась по соответствующим определителям [Определитель..., 1987; Судариков и др., 2006].

Для количественной характеристики заражённости животных использовались следующие показатели: экстенсивность инвазии (процентная доля заражённых особей в общем числе исследованных рыб), интенсивность инвазии (минимальное и максимальное число паразитов на одной особи хозяина) и индекс обилия паразитов (средняя численность паразита у всех исследованных рыб, включая незаражённых). Математическую обработку проводили в пакетах программ Microsoft Excel.

Оценку сходства состава паразитофаун бычка-кругляка в разных водоёмах проводили с использованием коэффициента Съёренсена [Песенко, 1982].

### Результаты и их обсуждение

В обследованной части акватории Куйбышевского вдхр. у бычка-кругляка зарегистри-

**Таблица 1.** Данные об изученных выборках бычка-кругляка из разных станций Куйбышевского водохранилища

Станция / координаты	Дата отлова	Число обследованных рыб, экз.	Стандартная длина рыб (L <sub>ст.</sub> ), мм		Возраст рыб
			M±m	min – max	
Ульяновский плёс (г. Ульяновск) 54°25'46" с. ш., 48°35'49" в. д.	18–19.06. 2019 г.	9	71.0±6.3	54.4–102.7	2+, 3+
Ундорский плёс (д. Дубки) 54°60'62" с. ш., 48°43'65" в. д.	29–30.07. 2019 г.	6	61.9±3.8	51.5–73.2	1+, 2+
Приплотинный плёс (Усинский залив) 53°29'64" с. ш., 49°25'53" в. д.	21.06., 21.08. 2019 г.	39	62.1±1.3	48.1–91.6	1+ – 3+

**Таблица 2.** Заражённость бычка-кругляка паразитами в Куйбышевском водохранилище (по данным 2019 г.)

Паразит / локализация	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
<b>Trematoda</b>			
<i>Rhipidocotyle campanula</i> Dujardin, 1845, mtc. жабры	1.85±1.85	17	0.31±0.31
<i>Nicolla skrjabini</i> Iwanitzky, 1928 кишечник	72.22±6.15	1–157	22.20±5.10
<i>Holostephanus cobitidis</i> Opravilova, 1968, mtc. мышцы туловища	1.85±1.85	2	0.04±0.04
<i>Diplostomum spp.</i> , mtc. хрусталик глаза	9.26±3.98	1–2	0.13±0.06
<i>Apatemon gracilis</i> Szidat, 1928, mtc. печень, ткани глаз	3.70±2.59	1	0.04±0.03
<b>Cromadorea (Nematoda)</b>			
<i>Capillaria tomentosa</i> Dujardin, 1843 кишечник	16.67±5.12	1–3	0.26±0.09
<i>Camallanus lacustris</i> Zoega, 1776 кишечник	5.56±3.15	1	0.06±0.03
<i>Camallanus truncatus</i> Rudolphi, 1814 кишечник	1.85±1.85	3	0.06±0.06
Nematoda sp. кишечник	1.85±1.85	1	0.02±0.02
<b>Bivalvia</b>			
<i>Unionidae gen. sp.</i> грудной плавник	1.85±1.85	9	0.17±0.17

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

ровано 10 видов и неопределённых до вида форм многоклеточных паразитов разных систематических групп: трематоды, нематоды и глосидии двустворчатых моллюсков (табл. 2).

Наиболее многочисленна группа дигенетических сосальщиков – 5 видов. Большинство из них (метацеркарии *Rhipidocotyle campanula*, *Holostephanus cobitidis*, *Diplostomum spp.*, *Apatemon gracilis*) инвазируют хозяина активным путём, внедряясь через кожные покровы.

Единично зарегистрированная трематода *Rh. campanula* является нетипичным паразитом кругляка. *N. melanostomus* не отмечен в качестве хозяина сосальщика ни в нативном, ни в приобретённом ареале. Начальные этапы жизненного цикла гельминта не изучены (промежуточный хозяин неизвестен), в качестве дополнительного хозяина выступают преимущественно карповые рыбы, а полового созревания трематода достигает в организме хищных рыб (щука, сом, окунёвые) [Судариков и др., 2006].

В первый год существования Куйбышевского вдхр. (1956 г.) *Rh. campanula* была распространённым паразитом щуки (экстенсивность инвазии 46.2%, индекс обилия 30.3 экз.), в последующие 7 лет встречаемость и численность гельминта значительно сокращалась вплоть до полного отсутствия у рыб [Кошева, 1964]. Мы не располагаем современными данными о заражённости дополнительных и дефинитивных хозяев паразита в водоёме, однако анализ литературных данных свидетельствует о высокой численности и плотности этого реофильного гельминта у рыб из притоков водохранилища. Так, в реке Ташёлка (приток 2-го порядка) инвазия плотвы метацеркарией *Rh. campanula* достигает 100%, интенсивность заражения может составлять 1008 экз. (личинки локализуются в лучах плавников) [Рубанова, 2019].

Метацеркария *H. cobitidis*, специфичный паразит бычков и щиповки [Судариков и др., 2006; Семёнова и др., 2007], ранее не отмечалась у рыб бассейна Средней Волги [Мо-

лодожника, Жохов, 2007]. Жизненный цикл паразита протекает с участием моллюска *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) в качестве промежуточного хозяина, половозрелые черви в эксперименте выращены у пустельги и серой вороны [Судариков и др., 2006]. Трематода известна у кругляка и в нативном (дельта Днепра, дельта Волги) [Семёнова и др., 2007; Kvach et al., 2014], и в приобретённом ареале (Саратовское вдхр.) [Mineeva, 2019]. На примере последнего показано, что благодаря вселению в водоём понто-каспийских бычков значительно выросла заражённость сосальщиком аборигенного вида – обыкновенной щиповки [Mineeva, 2019].

*A. gracilis* – ещё один специфичный бычковым рыбам паразит, в жизненном цикле которого они играют роль дополнительного хозяина. В качестве хозяев разных категорий выступают также моллюск *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) и рыбацкие птицы [Судариков и др., 2006]. В Куйбышевском вдхр. вид ранее не отмечался. Трематода известна у кругляка и в нативном (Каспийское море, дельта Волги) [Судариков и др., 2006; Kvach et al., 2015], и в приобретённом (нижнее течение Волги (Саратовское вдхр.), венгерский и словацкий сектора Дуная) [Molnar, 2006; Francová et al., 2011; Mineeva, 2019] ареалах. В Европе вид зарегистрирован как *A. cobitidis* Linstow, 1890 (= *Tetracotyle cobitidis* (Linstow, 1890)), что сводится к синониму *A. gracilis* (Rud., 1819) Szidat, 1928 [Судариков и др., 2006]. Заражённость хозяина в разных точках ареала незначительна (экстенсивность инвазии не превышает нескольких процентов). Исключение составляют особи *N. melanostomus*, отловленные в р. Волга ниже Волгограда (сосальщиком инвазированы 75% рыб, средняя численность червей 2.2 экз.) [Kvach et al., 2015].

Неопределённые до вида метацеркарии р. *Diplostomum* (при фиксации 70°-м спиртом эмбриональные ткани диплостомид деформируются, и они становятся непригодными для определения [Быховская-Павловская, 1985]) также являются редкими паразитами кругляка в исследуемом водоёме (табл. 2). В Куйбышевском вдхр. у аборигенных видов рыб регистрируется *D. spathaceum* (Rudolphi,

1819) Braun, 1893, более других заражены карповые (чехонь, плотва, густера, белоглазка, синец) [Кошева, 1964].

Для бычков нативного ареала (Чёрное, Азовское, Каспийское моря и низовья впадающих в них рек) описано не менее 5 видов диплостомумов, в том числе один узкоспецифичный – *D. gobiorum* Schigin, 1965 [Найдёнова, 1974; Судариков и др., 2006; Семёнова и др., 2007]. В приобретённой части ареала для *N. melanostomus* большинство исследователей отмечают неопределённых до вида личинок *Diplostomum spp.* [Тютин и др., 2012; Gendron et al., 2012; Ondračková et al., 2012]. В Балтийском море и водоёмах Северной Америки кругляк указан в качестве дополнительного хозяина *D. spathaceum* [Pronin et al., 1997; Kvach, Skóra, 2007; Rakauskas et al., 2008].

Сведений о расселении специфичного *D. gobiorum* вслед за своими дополнительными хозяевами чрезвычайно мало. К. Мержиевская с соавторами [Mierzejewska et al., 2014] сообщают о регистрации данного вида в составе паразитофауны бычка-цуцика *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) водоёмов Польши (Влоцлавское вдхр., нижнее течение р. Висла). И.Н. Хватков и В.В. Золотухин указывают кругляка Куйбышевского вдхр. в качестве дополнительного хозяина *D. gobiorum* (экстенсивность инвазии 20%, индекс обилия 3.25 экз.) [Хватков, Золотухин, 2016]. Эта находка требует дополнительного подтверждения (поскольку остаётся неясным, на каких особях (живых или фиксированных) выполнено определение), но весьма возможна, учитывая широкое распространение в водоёме брюхоногого моллюска *Lymnaea auricularia* (Linnaeus, 1758) [Михайлов, 2014] – промежуточного хозяина в цикле развития гельминта.

Преобладание личиночных форм червей является характерной особенностью трематоодофауны бычковых рыб и в нативном, и в приобретённом ареале [Найдёнова, 1974; Семёнова и др., 2007; Francová et al., 2011; Kvach et al., 2015; Mineeva, 2019]. Вместе с тем в условиях Куйбышевского вдхр. бычок-кругляк не играет значимой роли в циркуляции личинок сосальщиков, поскольку недостаточно инте-

грирован в их паразитарные системы, о чём свидетельствуют низкие показатели частоты встречаемости и индекса обилия метацеркарий (табл. 2).

Полноценным в экологическом аспекте хозяином кругляк является для трематоды *N. skrjabini*, которую мы впервые регистрируем в составе паразитофауны рыб исследуемого водоёма. Сосальщик, чей нативный ареал ограничен реками Азово-Черноморского бассейна [Жохов и др., 2019], представляет собой яркий пример «сопряжённой инвазии» («invasion meltdown» [Simberloff, Von Holle, 1999]), когда натурализация одного или нескольких видов способствует вселениям других [Орлова, 2011].

В настоящее время трематода имеет широкое распространение в водоёмах и водотоках многих европейских стран (Болгария, Венгрия, Россия, Украина, Польша, Словакия, Латвия, Литва, Чехия, Германия) [Ondračková et al., 2005, 2012; Molnar, 2006; Kirjušina, Vismanis, 2007; Жохов и др., 2019]. В бассейне Волги *N. skrjabini* регистрируется от дельты до Рыбинского вдхр. [Жохов и др., 2019].

Столь значительный инвазионный успех сосальщика определяется высокими темпами расселения брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), промежуточного хозяина в цикле развития паразита. Включённый в «чёрный список» чужеродных животных в европейских внутренних водоёмах (как вид с высокой степенью влияния) [Самые опасные..., 2018], литоглиф на фоне установления многолетней устойчивой тенденции повышения среднегодовых температур в последние десятилетия значительно расширил свой ареал в бассейне Волги. Зарегистрированный в 1971 г. в дельте реки [Пирогов, 1972], в настоящее время *L. naticoides* продвинулся вверх по каскаду до Угличского вдхр., где его численность достигает 520 экз./м<sup>2</sup> [Перова и др., 2018].

В Куйбышевском вдхр. единичные экземпляры моллюска были впервые обнаружены в середине 1990-х гг. [Яковлев и др., 2009], в настоящее время он является обычным видом как в самом водохранилище, так и в его притоках (реки Свияга, Майна, Утка, Уса) [Курина, 2014; Михайлов, 2014].

Дополнительными хозяевами в цикле развития чужеродной трематоды *N. skrjabini* выступают разнообразные виды амфипод (Gammaridea), в том числе инвазивные (родов *Dikerogammarus*, *Pontogammarus*, *Chaetogammarus*), которые способны значительно увеличивать свою численность в новых местообитаниях за короткий промежуток времени, то есть близки к r-стратегам [Биологические инвазии..., 2004].

Полового созревания *N. skrjabini* достигает в организме рыб, преимущественно бентосоядных. Интересно, что основными дефинитивными хозяевами чужеродного паразита в условиях приобретённого им ареала также становятся вселенцы – понто-каспийские бычки сем. Gobiidae [Molnar, 2006; Ondračková et al., 2010, 2012; Тютин и др., 2012; Mineeva, 2019]. Заражение рыб осуществляется при питании инвазированными бокоплавами. В условиях Куйбышевского вдхр. трематода *N. skrjabini* имеет высокую встречаемость и численность в популяции кругляка (табл. 2), что указывает на важную роль амфипод в питании бычков исследуемого водоёма.

Нематоды р. *Camallanus* – единственные черви в составе паразитофауны кругляка, развитие которых связано с зоопланктоном (веслоногими рачками). Низкие значения показателей инвазии рыб (табл. 2) говорят о незначительной доле данного компонента в их пищевом рационе. Анализ литературных данных [Rolbiecki, 2006; Rakauskas et al., 2008; Francová et al., 2011; Тютин и др., 2012] свидетельствует, что и в других точках приобретённого ареала бычок-кругляк является случайным хозяином нематод *C. lacustris* и *C. truncatus*. Вместе с тем в дельте Волги (нативный ареал) треть исследованных особей *N. melanostomus* (33.3%) инвазированы *C. lacustris* [Kvach et al., 2015]. Подобное широкое распространение нематоды в популяции кругляка может быть достигнуто благодаря крупным бычкам-ихтиофагам, которые приобретают камаллянусов от мирных рыб (молодь карповых – резервуарные хозяева), поскольку данные виды круглых червей способны к «пассажированию». Именно в организме хищных рыб (окунёвых, щуковых,

сомовых и др.) представители р. *Camallanus* достигают половой зрелости.

Жизненный цикл патогенной нематоды *S. tomentosa*, поражающей слизистую оболочку кишечника рыб, протекает с участием олигохет родов *Tubifex* и *Limnodrilus* в качестве резервуарных или промежуточных хозяев [Определитель..., 1987]. Паразит отмечается у кругляка и в нативной (дельта Днепра) [Kvach et al., 2014], и в приобретённой (р. Рейн (Германия) и нижнее течение р. Волга (Саратовское вдхр.)) [Ondračková et al., 2015; Минеева, 2018] частях ареала, заражённость рыб не превышает нескольких процентов.

Взрослая особь Nematoda sp. из кишечника кругляка не идентифицирована до вида вследствие её плохой сохранности.

Единично зарегистрированные на грудных плавниках рыб глосидии моллюсков (табл. 2) заражают хозяина топическим путём. В водоёмах естественного и приобретённого ареалов личинки моллюсков (родов *Anodonta* и *Pseudoanodonta*) являются обычными эктопаразитами кругляка [Найдёнова, 1974; Ondračková et al., 2012; Kvach et al., 2014, 2017], экстенсивность инвазии бычков в отдельные сезоны года может достигать 65–83% (болгарский и словацкий секторы Дуная) [Francová et al., 2011].

Приведённый нами список паразитов кругляка Куйбышевского вдхр., безусловно, не может претендовать на полноту. Во-первых, любая фиксация рыб после отлова значительно снижает информативность вскрытия и, как следствие, приводит к неполным качественным и количественным данным о составе паразитов [Kvach et al., 2018]. Во-вторых, наши исследования затронули небольшую часть акватории водоёма, а в литературе показано, что своеобразие гидрологического режима отдельных участков (плёсов) водохранилища сказывается на их фауне, в том числе фауне паразитов рыб [Изюмова, 1977]. Исследование заражённости кругляка из других частей водоёма, несомненно, расширит познания о составе паразитофауны вида. В-третьих, уровень режим Куйбышевского вдхр. в 2019 г. был подвержен значительным колебаниям, что не могло не отразиться на бентосных и зоопланктонных сообществах его экосисте-

мы, то есть на первичных звеньях жизненного цикла паразитов, обеспечивающих передачу инвазии рыбам.

Считаем необходимым дополнить зарегистрированный нами список паразитов кругляка Куйбышевского вдхр. данными, полученными И.Н. Хватковым и В.В. Золотухиным [2016] от рыб, выловленных в Ульяновском плёсе. В указанном участке водоёма для *N. melanostomus* авторами отмечено 8 видов многоклеточных паразитов разных систематических групп (цестода *Proteocephalus* sp., трематоды *Phyllodistomum pseudofolium* Nybelin, 1926, *Plagioporus angusticolle* (Hausmann, 1896), *Diplostomum gobiorum* mtc., *Posthodiplostomum brevicaudatum* mtc. (Nordmann, 1832) Wisniewski, 1958, *Tylodelphys clavata* mtc. (Nordmann, 1832) Diesing, 1850, неопределённые до вида метацеркарии *Trematoda* gen. sp., скребень *Pomphorhynchus laevis* (Müller, 1776)), в работе приводятся их микрофотографии. Как отмечалось выше, нахождение *D. gobiorum* в данном списке требует подтверждения на жизнеспособных метацеркариях, достигших инвазионной стадии. Определённые сомнения вызывает регистрация авторами трематоды *Plagioporus angusticolle* (Fasciolida, Opencolidae) (экстенсивность инвазии 10%, интенсивность инвазии 3–30 экз., индекс обилия 16.5 экз.) [Хватков, Золотухин, 2016]. На территории России данный представитель бореального предгорного фаунистического комплекса известен у обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758) Ладожского и Онежского озёр, развитие сосальщика протекает с участием моллюсков р. *Sphaerium* и бокоплавов *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) в качестве промежуточного и дополнительного хозяев, соответственно [Определитель..., 1987].

Таким образом, анализ литературных [Хватков, Золотухин, 2016] и наших оригинальных данных позволяет констатировать, что в современный период список многоклеточных паразитов бычка-кругляка Куйбышевского вдхр. (среднее течение р. Волга) включает не менее 16 видов пяти систематических групп (табл. 3).

Это меньше, чем отмечается у *N. melanostomus* в расположенном ниже Саратовском



**Таблица 3.** Список видов и характеристика макропаразитов бычка-кругляка Куйбышевского водохранилища (по оригинальным и литературным данным)

Паразит	Статус вида	Специфичность	Общее распространение
<b>Cestoda</b>			
<i>Proteocephalus sp.</i>	неизвестен	неизвестна	неизвестно
<b>Trematoda</b>			
<i>A. gracilis</i>	аборигенный	специфичен бычковым, балиториевым, керчаковым	Европа, Центральная Азия (Казахстан, Киргизия), Приморье
<i>Diplostomum spp.</i>	неизвестен	неизвестна	неизвестно
<i>H. cobitidis</i>	аборигенный	специфичен бычковым и щиповке	Урал, Сибирь, Восточная Европа
<i>N. skrjabini</i>	чужеродный, водоём-донор – Дон	широкоспецифичный	Европа (Восточная, Центральная, Западная)
<i>Ph. pseudofolium</i>	аборигенный	специфичен окунёвым	Палеарктика
<i>P. brevicaudatum</i>	аборигенный	широкоспецифичный	Европа (Восточная, Центральная), Западная и Восточная Сибирь, Казахстан
<i>Rh. campanula</i>	аборигенный	на стадии личинки специфичен карповым	Палеарктика
<i>T. clavata</i>	аборигенный	широкоспецифичный	Палеарктика
<i>Trematoda gen. sp.</i>	неизвестен	неизвестна	неизвестно
<b>Cromadorea (Nematoda)</b>			
<i>C. tomentosa</i>	аборигенный	широкоспецифичный	Палеарктика
<i>C. lacustris</i>	аборигенный	специфичен окунёвым	Палеарктика
<i>C. truncatus</i>	аборигенный	специфичен окунёвым	Палеарктика
<i>Nematoda sp.</i>	неизвестен	неизвестна	неизвестно
<b>Acanthocephala</b>			
<i>P. laevis</i>	аборигенный	широкоспецифичный	Европа (Восточная, Центральная), Западная Сибирь
<b>Bivalvia</b>			
<i>Unionidae gen. sp.</i>	неизвестен	неизвестна	неизвестно

вдхр. (21 вид) [Минеева, 2013, 2018; Mineeva, 2019]. Паразитологическое исследование нефиксированных рыб из разных участков Куйбышевского вдхр. сможет существенно расширить познания о составе паразитов этого чужеродного вида в бассейне Средней Волги.

В нативном ареале список Metazoa кругляка включает не менее 104 видов паразитов разных экологических групп (морских, эвригаллиных, пресноводных), в том числе 4 вида моногеней, 8 видов цестод, 1 вид аспидогастров, 55 видов трематод, 19 видов нематод, 8 видов скребней, 4 вида моллюсков и 5 видов ракообразных [Найдёнова, 1974; Kvach, 2005; Судариков и др., 2006; Семёнова и др., 2007; Özer, 2007; Ondračková et al., 2010, 2012; Francová et al., 2011; Krasnovyd et al., 2012; Kvach et al., 2014,

2015]. Часть специфичных паразитов (моногеней *Gyrodactylus proterorhini* Ergens, 1967, цестоды *Proteocephalus gobiorum* Dogiel et Bychowsky, 1939 и *Triaenophorus crassus* Forel, 1868, трематоды *Apatemon gracilis*, *Cryptocotyle concave* (Creplin, 1825) Lühe, 1909, *C. lingua* (Creplin, 1825) Fishhoeder, 1903, *Holostephanus cobitidis*, нематода *Dichelyne minutus* (Rudolphi, 1819)) сохраняются у бычка и в приобретённом ареале [Molnar, 2006; Rolbiecki, 2006; Kvach, Skóra, 2007; Francová et al., 2011; Ondračková et al., 2015; Минеева, Минеев, 2019; Mineeva, 2019]. Рыбы сем. Gobiidae характеризуются высоким потенциалом к заражению местными паразитами в водоёмах-реципиентах. В условиях приобретённого ареала (Европе и Северной Америке) для *N. melanostomus* известно 98 видов

многоклеточных паразитов девяти систематических групп: Monogenea – 1, Cestoda – 13, Aspidogastrea – 2, Trematoda – 29, Nematoda – 29, Acanthocephala – 14, Bivalvia – 5, Crustacea – 3, Hirudinea – 2 [Pronin et al., 1997; Camp et al., 1999; Ondračková et al., 2005, 2010, 2012, 2015; Molnar, 2006; Rolbiecki, 2006; Kvach, Skóra, 2007; Rakauskas et al., 2008; Francová et al., 2011; Тютин и др., 2012; Gendron et al., 2012; Минеева, 2013, 2018; Kvach et al., 2014, 2017; Хватков, Золотухин, 2016; Gendron, Marcogliese, 2016; Güven, Öztürk, 2018; Минеева, Минеев, 2019; Mineeva, 2019].

Столь высокое видовое разнообразие паразитов кругляка в реципиентных экосистемах обусловлено широким спектром его питания и образом жизни. Приуроченность рыб к прогреваемым мелководьям с обильной водной растительностью облегчает заражение животных метацеркариями трематод (вследствие пространственной близости с моллюсками, промежуточными хозяевами сосальщиков) и эктопаразитами.

Многие виды паразитов приобретаются бычками трофическим путём. В морях (нативный ареал) основной пищей кругляка служат двустворчатые и брюхоногие моллюски (в Азовском море до 80–90% рациона), рыбы могут потреблять и прикрепленные формы [Москалькова, 1996; Атлас..., 2003]. В реципиентных экосистемах бычки легко включаются в местные пищевые сети, одним из факторов, способствующих расселению вида, является его эврифагия. Так, в североамериканском оз. Эри (система Великих озёр) в рационе *N. melanostomus* выделяется 21 тип пищевых объектов. По частоте встречаемости и обилию доминируют ветвистоусые ракообразные (Cladocera), личинки двукрылых насекомых, двустворчатые моллюски (преимущественно р. *Dreissena*). В меньшей степени кругляк питается другими группами ракообразных (Amphipoda, Copepoda, Isopoda), брюхоногими моллюсками, личинками подёнок, рыбами и водорослями [Perello et al., 2015]. Авторы указывают на изменчивость спектра питания у самцов и самок *N. melanostomus* в отдельные сезоны года. В среднем течении р. Дунай (Словакия) откорм кругляка осуществляется преимущественно

но за счёт личинок хирономид, бокоплавов (*Corophium*), мшанок и ветвистоусых рачков, демонстрируя, таким образом, перекрытие пищевых ниш с аборигенными ершом и окунем [Hörková, Kováč, 2015]. В Куршском заливе Балтийского моря и озёрах Нидерландов (водосбор р. Маас (Мёз)) чужеродный бычок питается моллюсками (двустворчатыми р. *Dreissena* и брюхоногими), бокоплавами, а также личинками хирономид [Rakauskas et al., 2013; Jůza et al., 2018].

В условиях Куйбышевского вдхр. пищевой спектр кругляка также определяется доступностью пищевых объектов и значительно различается в отдельных участках водоёма. Основой питания *N. melanostomus* в Ульяновском плёсе (средняя часть водохранилища) являются моллюски (преимущественно р. *Dreissena*), составляющие до 90% рациона, второстепенными объектами служат ракообразные (гаммариды) [Солтис, 2012]. В верхней части Куйбышевского вдхр. (Волжский плёс, Свяжский залив) кругляк питается более разнообразно (всего отмечено 17 типов кормовых компонентов). Из бентосных организмов в питании бычка преобладают амфиподы (в том числе вселенцы), олигохеты, личинки ручейников и хирономид, моллюски. Среди зоопланктонных организмов доминируют крупные копеподы и придонные ветвистоусые рачки рода *Alona* [Фролова, 2009].

Нашими исследованиями установлено, что в 2019 г. в условиях малой водности откорм кругляка в нижней и средней частях Куйбышевского вдхр. осуществлялся преимущественно за счёт личинок комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae). Второстепенными объектами питания являлись моллюски родов *Anisus* и *Dreissena*, а также ракообразные (Amphipoda, Copepoda, Cladocera). В Усинском заливе (Приплотинный плёс) среди кормовых объектов бычка отмечалась и рыба.

Паразитофауны кругляка Куйбышевского (16 видов) (табл. 3) и расположенного ниже Саратовского водохранилищ (21 вид) [Минеева, 2013, 2018, Mineeva, 2019] характеризуются довольно высоким сходством (индекс Съеренсена  $K_s=54\%$ ). Общими для рыб обоих водоёмов являются 10 видов многоклеточных

паразитов (*Proteocephalus* sp., *N. skrjabini*, *H. cobitidis*, *Diplostomum* sp., *T. clavata*, *A. gracilis*, *C. tomentosa*, *C. lacustris*, *P. laevis*, *Unionidae* gen. sp.). Жизненный цикл большинства из них включает в качестве хозяев разных категорий бентосных беспозвоночных (моллюсков, бокоплавов, олигохет). Только 2 вида гельминтов (цестода *Proteocephalus* sp. и нематода *C. lacustris*) инвазируют рыб через зоопланктонных ракообразных.

В целом необходимо отметить, что и заражённость рыб общими для обоих водоёмов паразитами весьма схожа [Минеева, 2013, 2018; Mineeva, 2019]. Исключение представляют метацеркарии р. *Diplostomum*, которые в условиях Саратовского вдхр. являются наиболее распространёнными видами в составе паразитофауны *N. melanostomus* [Минеева, 2019], а в Куйбышевском регистрируются с низкой частотой и численностью в популяции хозяина (табл. 2).

Многие виды паразитов кругляка Саратовского вдхр. пока не зарегистрированы в расположенном выше водоёме. Так, в исследованной акватории Куйбышевского вдхр. не отмечены широко распространённая у бычков средней части Саратовского вдхр. личинка нематоды *Contracaecum microcephalum* (Rudolphi, 1819) (экстенсивность инвазии 57.8%) [Минеева, 2018] и специфичный бычковым рыбам лентец *Triaenophorus crassus* Forel, 1868, развитие которых протекает с участием веслоногих рачков (Copepoda). Также в исследованных плёсах не зарегистрированы некоторые редкие паразиты кругляка Нижней Волги, заражающие рыб трофическим (при питании бентосными организмами) (нематода *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909, скребни *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) и *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901)) и топическим (активным) путём (метацеркарии *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914 и *Apharhyngostrigea cornu* Ciurea, 1927, моногенея *Gyrodactylus* sp., пиявка *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961), рачок *Argulus foliaceus* (Linnaeus, 1758)). Таким образом, можно констатировать, что состав паразитофауны *N. melanostomus* Куйбышевского вдхр. представляет собой усечённый список паразитов нижеволжских популяций вида.

В Чебоксарском вдхр., расположенном выше по каскаду, для кругляка известно 13 видов многоклеточных паразитов [Тютин и др., 2012]. Сходство фаун Metazoa бычков в двух средневолжских водохранилищах (коэффициент Сьёренсена) составляет всего 34%, общими являются 5 видов паразитов (*N. skrjabini*, *Diplostomum* sp., *C. lacustris*, *C. truncatus*, *P. laevis*).

### Заключение

Исследование бычка-кругляка из среднего и нижнего участка акватории Куйбышевского вдхр. (Ундорский, Ульяновский и Приплотинный плёсы) выявило 10 видов многоклеточных паразитов, что значительно расширяет известный к настоящему времени список Metazoa этого чужеродного вида в бассейне Средней Волги. Кругляк не играет значимой роли в циркуляции большинства зарегистрированных паразитов, поскольку недостаточно интегрирован в их паразитарные системы, о чём свидетельствуют низкие показатели частоты встречаемости и индекса обилия видов. *Neogobius melanostomus* является важнейшим дефинитивным хозяином для чужеродной трематоды *Nicolla skrjabini*, подтверждая подобную тенденцию из разных точек приобретённого рыбами ареала.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А17-117112040039-7).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 2 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 253 с.  
Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3. С. 926–1382.

- Биологические инвазии в водные и наземные экосистемы / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Галанин И.Ф. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2012. №1. С. 32–37.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: Бузони, 1998. 224 с.
- 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.
- Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути её формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.
- Кошева А.Ф. Трематоды рыб Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища за семь лет его существования // Труды Татарского отделения ГосНИОРХ. 1964. Вып. 10. С. 275–288.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Минеева О.В. Паразиты некоторых видов рыб-вселенцев Саратовского водохранилища // Вестник ТГУ. 2013. Т. 18, вып. 3. С. 886–890.
- Минеева О.В. Нематоды бычковых рыб (Perciformes, Gobiidae) в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20. № 2. С. 67–72.
- Минеева О.В., Минеев А.К. Чужеродная цестода *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 (Cestoda, Pseudophyllidea) у рыб Саратовского водохранилища // Учёные записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2019. Кн. 2. С. 325–338.
- Михайлов Р.А. Видовой состав пресноводных моллюсков водоёмов Среднего и Нижнего Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5(5). С. 1765–1772.
- Молодожникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (Trematoda) // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 1. С. 28–54.
- Москалькова К.И. Экологические и морфо-физиологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях антропогенного загрязнения водоёмов // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 5. С. 615–621.
- 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.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика человека. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н. Появление и распределение вселенцев в макрозообентосе водохранилищ Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 4. С. 41–52.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51, вып. 6. С. 912–913.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 372 с.
- Рубанова М.В. Заражённость гельминтами рыб р. Ташёлка (Куйбышевское водохранилище) // Известия Самарского научного центра РАН. 2019. Т. 21. № 2. С. 35–38.
- 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.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 558 с.
- Семенченко В., Ризевский В. Биологическое загрязнение пресноводных экосистем Беларуси // Наука и инновации. 2013. № 4(122). С. 25–27.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- 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.
- Солтис В.В. О трофической роли бычка-кругляка и бычка-головача в экосистеме центральной части Куйбышевского водохранилища // Вестник ЧГПУ им. И.Я. Яковлева. Естественные и технические науки. 2012. № 2(74). С. 149–153.
- 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., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 96–105.
- Фролова Л.А. Трофические особенности вида-вселенца бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учёные записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки. 2009. Т. 151. Кн. 2. С. 244–249.

- Хватков И.Н., Золотухин В.В. Паразитофауна бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в Куйбышевском водохранилище // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов XVIII межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып. 17. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2016. С. 155–160.
- 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.
- Шаронов И.В. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с регулированием Волги // Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоёмов: Материалы первой конф. по изучению водоёмов бассейна Волги. Куйбышев: Книжн. изд-во, 1971. С. 226–233.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 50–65.
- Camp J.W., Blaney L.M., Barnes D.K. Helminths of the Round Goby, *Neogobius melanostomus* (Perciformes: Gobiidae), from Southern Lake Michigan, Indiana // Journal of the Helminthological Society of Washington. 1999. Vol. 66(1). P. 70–72.
- Francová K., Ondračková M., Poláčik M., Jurajda P. Parasite fauna of native and non-native populations of *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Gobiidae) in the longitudinal profile of the Danube River // Journal of Applied Ichthyology. 2011. Vol. 27. P. 879–886.
- Gendron A.D., Marcogliese D.J. Reduced survival of a native parasite in the invasive round goby: evidence for the dilution hypothesis? // Aquatic Invasions. 2016. Vol. 11. Iss. 2. P. 189–198.
- Gendron A.D., Marcogliese D.J., Thomas M. Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin // Biological Invasions. 2012. Vol. 14. P. 367–384.
- 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. Dergisi. 2018. Vol. 42. P. 33–38.
- Hörková K., Kováč V. Ontogenetic phenomena, temporal aspect, and ecological factors in the successful invasion of round goby *Neogobius melanostomus* in the River Danube // Aquatic Invasions. 2015. Vol. 10. Iss. 2. P. 227–235.
- Jůza T., Blabolil P., Baran R., Bartoň D., Čech M. et al. Collapse of the native ruffe (*Gymnocephalus cernua*) population in the Biesbosch lakes (the Netherlands) owing to round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. P. 1523–1535.
- Kirjušina M., Vismanis K. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. FAO Fisheries Technical Paper. No. 369/3. Rome, FAO. 2007. 106 p.
- Krasnovyd V., Kvach Yu., Drobinia O. The parasite fauna of the gobiid fish (Actinopterygii: Gobiidae) in the Sukhyi lyman, Black Sea // Vestnik zoologii. 2012. V. 46(6). P. e-1–e-8.
- 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(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., Kornyychuk 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 Research. 2014. Vol. 113. P. 1605–1624.
- Kvach Yu., Ondračková M., Janáč M., Jurajda P. The parasite community of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Actinopterygii: Gobiidae) newly introduced into the upper Elbe // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2017. 418. 19.
- 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.
- Kvach Yu., Skóra K.E. Metazoa parasites of the invasive round goby *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*) (Pallas) (Gobiidae: Osteichthyes) in the Gulf of Gdańsk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea // Parasitological Research. 2007. Vol. 100. P. 767–774.
- Mierzejewska K., Kvach Yu., 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. 414. 01.
- 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., Pečimková 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., Francová K., Dávidová M., Poláčik M., Jurajda P. Condition status and parasite infection of

- Neogobius kessleri* and *N. melanostomus* (Gobiidae) in their native and non-native area of distribution of the Danube River // Ecological Research. 2010. Vol. 25. Iss. 4. P. 857–866.
- Ondračková M., Šimková A., Civaňová K., Vyskočilová M., Jurajda P. Parasite diversity and microsatellite variability in native and introduced populations of four *Neogobius* species (Gobiidae) // Parasitology. 2012. Vol. 139. Iss. 11. P. 1493–1505.
- Ondračková M., Valová Z., Hudcová I., Michálková V., Šimková A., Borchering J., Jurajda P. Temporal effects on host-parasite associations in four naturalized goby species living in sympatry // Hydrobiologia. 2015. Vol. 746. P. 233–243.
- Özer A. Metazoan parasite fauna of the round goby *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811 (Perciformes: Gobiidae) collected from the Black Sea coast at Sinop, Turkey // Journal of Natural History. 2007. Vol. 41(9–12). P. 483–492.
- Perello M.M., Simon T.P., Thompson H.A., Kane D.D. Feeding ecology of the invasive round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), based on laboratory size preference and field diet in different habitats in the western basin of Lake Erie // Aquatic Invasions. 2015. Vol. 10. Iss. 4. P.463–474.
- Pronin N.M., Fleischer G.W., Baldanova D.R., Pronina S.V. Parasites of the recently established round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus marmoratus*) (Cottidae) from the St. Clair River and Lake St. Clair, Michigan // Folia Parasitologica. 1997. Vol. 44. P. 1–6.
- Rakauskas V., Bacevičius E., Pūtis Z., Ložys L., Arbačiauskas K. Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), a recent invader in the Curonian lagoon, Lithuania // Acta Zoologica Lituonica. 2008. Vol. 18. No. 3. P. 180–190.
- Rakauskas V., Pūtis Z., Dainys J., Lesutienė J., Ložys L., Arbačiauskas K. Increasing population of the invader round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), and its trophic role in the Curonian lagoon, se Baltic Sea // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2013. Vol. 43(2). P. 95–108.
- Ramler D., Keckeis H. Occurrence of non-native fishes in the Danube east of Vienna (Austria) and potential interaction of invasive gobiids with native fishes // Journal of Applied Ichthyology. 2019. Vol. 35. Iss. 4. P. 850–862.
- Rolbiecki L. Parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), an invasive species in the Polish fauna of the Vistula Lagoon ecosystem // Oceanologia. 2006. Vol. 48. Iss. 4. P. 545–561.
- Simberloff D., Von Holle B. Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? // Biological Invasions. 1999. Vol. 1. P. 21–32.

## THE PARASITE FAUNA OF THE ROUND GOBY *NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS* (PERCIFORMES, GOBIIDAE) OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR (MIDDLE VOLGA)

© 2020 Mineeva O.V.<sup>a,\*</sup>, Semenov D.Yu.<sup>b,\*\*</sup>

<sup>a</sup> Samara Federal Research Scientific Center RAS,  
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Tolyatti 445003, Russia;

<sup>b</sup> Ulyanovsk State University, Ulyanovsk 432017, Russia;  
e-mail: \*ksukala@mail.ru; \*\*perchsdj@list.ru.

The fauna of multicellular parasites of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in three reaches of the Kuibyshev reservoir was studied. Ten species and undefined forms of parasites were found, including those specific to the fam. Gobiidae metacercariae – *Holostephanus cobitidis* and *Apatemon gracilis*. The dominant species in the parasite fauna of the round goby of the studied reservoir is the alien fluke *Nicollia skrjabini*, whose natural range is limited to the rivers of the Azov and Black seas basin.

**Key words:** round goby, parasite fauna, infestation, Kuibyshev reservoir.

# ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧУЖЕРОДНОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

© 2020 Могилевич Т.А.

МГУ им. М.В. Ломоносова;  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;  
e-mail: t19mogilevich@gmail.com

Поступила в редакцию 15.01.2020. После доработки 30.10.2020. Принята к публикации 11.11.2020

Впервые приводятся данные по инвазии Азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) в Азербайджане. В конце марта 2019 г. на территории Гирканского национального парка в лесах, образованных *Parrotia persica* (DC.) С.А. Меу, недалеко от границы с Ираном были собраны два экземпляра *H. axyridis*. Естественный ареал вида включает юго-восток Западной Сибири, юг Восточной Сибири и Дальнего Востока, Северо-Восточный Казахстан, Монголию, Китай, Корейский полуостров, Японию и Северный Вьетнам. Сейчас идёт всемирная экспансия этого вида. На данный момент *H. axyridis* встречается уже более чем в 50 странах Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америки. Находка вида на территории Азербайджана показывает, что его инвазия в регионе продолжается.

**Ключевые слова:** Азиатская божья коровка, *Harmonia axyridis*, Азербайджан, инвазия, Гирканский национальный парк.

## Введение

Естественный ареал Азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) включает юго-восток Западной Сибири, юг Восточной Сибири и Дальнего Востока, Северо-Восточный Казахстан, Монголию, Китай, Корейский полуостров, Японию и Северный Вьетнам [Orlova-Bienkowskaja et al., 2015]. Примерно с 1916 г. этот вид стали использовать для биологической борьбы с вредителями, прежде всего с тлями. Некоторое время не было данных о том, что Азиатская божья коровка акклиматизировалась за пределами нативного ареала, но в 1988 г. были обнаружены первые популяции в Северной Америке [Charin, Brou, 1991]. С этого времени распространение вида идёт по всему миру с поразительной скоростью [Brown et al., 2011]. Сейчас *H. axyridis* встречается более, чем в 50 странах Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америки, причём в некоторых регионах является доминантным видом божьих коровок [EPPO, 2018]. Зафиксирован вид и в Европейской России (Калининградская [Zakharov et al., 2011], Белгородская [Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014], Брянская [Круглова

и др., 2015], Московская [Захаров, 2015] и Липецкая [Orlova-Bienkowskaja et al., 2015], Воронежская [Емец, 2018] области), на российском Кавказе [Украинский, Шаповалов, 2010], а также в соседних с Россией странах: Грузия [Merkviladze, Kvavadze, 2002], Турция [Bukejs, Telnov, 2015], Украина [Некрасова, Титар, 2014], Беларусь [Roy et al., 2016] и Армения [Калашян и др., 2017, 2019]. Наконец, вид найден в граничащей с Азербайджаном иранской провинции Гилян [Mardani-Talae et al., 2019]. Ближайшие точки к новой находке в Азербайджане: Иран (Гилян, Решт, 150 км), Армения (Тегут, 440 км), Дагестан (Махачкала, 480 км) [Ильина, Гасанова, 2015] и Грузия (Национальный заповедник Лагодехи, 410 км) [Merkviladze, Kvavadze, 2002], (но эту находку А. Украинский [2013] считает сомнительной); (Тбилиси, 470 км) [Schlüter, 2012] (информация помещена в интернете натуралистом-любителем и не подтверждена специалистом). Опираясь на данные, приведённые выше, и литературные источники, можно предположить, что *H. axyridis* распространяется со скоростью примерно 200 км в год [Zakharov, 2013]. Зафиксировано, что *H.*

*axyridis* вытесняет аборигенные виды божьих коровок и, как следствие, наносит ощутимый урон экосистемам в некоторых регионах Европы [Roy et al., 2012]. В связи с этим, можно предположить, что она проявляет аналогичную агрессию и на территории России и стран Южного Кавказа. Кроме того, имаго *H. axyridis* могут питаться не только насекомыми, но и спелыми плодами, они повреждают виноград, чем наносят значительный вред садоводству и винодельческой промышленности. Если коровки с гроздьями попадают в сборы урожая винограда, то вино приобретает неприятный привкус [Koch, Galvan, 2008]. Забиваясь на зимовки в жилые помещения, коровки доставляют неудобства человеку [Koch, Galvan, 2008], к тому же, они способны кусаться [Ramsey, Losey, 2012; Коротяев, 2013], вызывать аллергические реакции у людей [Goetz, 2009] и отравления у домашних животных [Stocks, Lindsey, 2008]. Обзор распространения вида в Кавказском регионе, по данным на 2013 г., включал сведения о находках в Адыгее, Краснодарском крае, Абхазии и Грузии [Орлова-Беньковская, 2014]. Сейчас известно, что фронт её распространения сильно продвинулся. Помимо перечисленных регионов, она отмечена в Ставропольском крае, Крыму, Дагестане и Ростовской обл., Кабардино-Балкарии [Орлова-Беньковская, Могилевич, 2016]. В Азербайджане этот вид ранее не был зафиксирован. В этой статье приводятся данные о первой находке в Азербайджанской республике.

### Результаты

В ходе экспедиции в Азербайджан, которая проходила с 22.03.2019 по 2.04.2019, был проведён сбор насекомых на территории Гирканского национального парка в лесах, образованных *Parrotia persica* (DC.) С.А. Меу (парротию персидскую называют железным деревом), недалеко от Иранской границы (38.456° с. ш., 48.735° в. д.). Методом ручного сбора 28–29.03.2019 на травянистых растениях семейства злаковые (Gramineae) были найдены два имаго *Harmonia axyridis*. Такое небольшое количество особей, вероятно, связано с крайне плохими погодными

условиями. На протяжении всей экспедиции температура воздуха была около +15 °С, и шли постоянные дожди. Оба имаго относятся к морфе *succinea*. Экземпляр № 1, самец, имеет светлую окраску и всего 8 ясно различимых пятен на надкрыльях (по 4 на каждом). Его длина составляет 6.5 мм, а ширина 5 мм. Экземпляр № 2, самка, имеет более тёмную окраску и 18 крупных пятен на надкрыльях. Он крупнее первого и в длину составляет 8 мм, а в ширину – 6 мм. Элитральный гребень выражен крайне слабо. Рисунок на передне-спинке у жуков различается. Жуки находятся в личной коллекции автора.

Была составлена карта, на которой показаны ближайшие находки *Harmonia axyridis* по литературным данным и точка первой находки в Азербайджане (рисунок).

### Обсуждение

В Европейских странах налажен мониторинг инвазивных насекомых, и распространение *Harmonia axyridis* внимательно отслеживается. К сожалению, данные по расселению этого жука на территории Кавказа не полны. Есть две лидирующие версии его проникновения на Кавказ. Первая – это преднамеренная интродукция (в частности, в Грузии), второе – массовая волна саморасселения из Западной Европы на восток, возможно, через Турцию и Иран. Обнаружение массовой популяции в окрестностях Сочи в 2012 г. показало, что вид обосновался на данной территории. Затем коровка была найдена в Крыму, Ростовской обл., Ставропольском крае, Кабардино-Балкарии, Дагестане (Россия), в Абхазии и Тбилиси (Грузия), в Армении, где в 2019 г. также была обнаружена массовая популяция; кроме того, вид найден в провинции Гилян (Иран). Каждая новая находка вида имеет важное значение, так как может предупредить возможные экологические проблемы, связанные с инвазией. Помимо этого, у нас появится возможность рассчитать примерную скорость распространения и предположить следующую точку заселения. Популяция в Азербайджане, видимо, появилась совсем недавно, и наблюдения за её развитием могут представлять значительный интерес





**Рисунок.** Карта распространения *Harmonia axyridis* в юго-восточной части закавказского региона и северо-западном Иране. ● – Дагестан, 2015 г. (Махачкала), Грузия, 2012 г. (Тбилиси), Армения, 2019 г. (Тегут); Иран, 2016 г. (Решт); Грузия, 2002 г. (Лагодехи, сомнительная находка); \* – первая находка в Азербайджане, 2019 г. (Гирканский национальный парк).

для понимания взаимодействия с аборигенными видами. Анализируя находки, произведённые ранее, и описанную новую находку, можно предположить, что условия обитания на Кавказе благоприятны для *Harmonia axyridis* и, вероятно, вид будет продолжать расселение.

### Благодарности

Автор выражает благодарность Марине Яковлевне Орловой-Беньковской (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, РФ) за ценные советы и помощь в изучении материала, Анне Сергеевне Хижняковой (руководитель биологического кружка ЮИП при МГУ им. М.В. Ломоносова) за проведение экспедиции, а также членам кружка ЮИП при биологическом факультете МГУ за помощь в сборе материалов.

### Финансирование работы

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект №16-14-10031.

### Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Емец В.М. Находки коровки *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в Воронежском заповеднике (Воронежская область РФ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 33–37.
- Захаров И.А. Гармония в Москве // Природа. 2015. № 11. С. 92–93.
- Ильина Е.В., Гасанова Н.М.-С. Инвазивные виды насекомых в Дагестане // В кн.: Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов: Мат-лы докладов III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (заочная) (Махачкала, 27 марта 2015 г.). Махачкала: Изд-во ДГПУ, 2015. С. 78–81.
- Калашян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А. Божья коровка-арлекин *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в Армении // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 21–23.

- Калашян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А. Экспансия божьей коровки арлекин *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в Армении // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 55–60.
- Коротяев Б.А. О массовом размножении азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Северо-Западного Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2013. № 92(4). С. 856–858.
- Круглова О.Ю., Рогинский А.С., Синчук О.В. Регистрация инвазивного вида кокцинеллид *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) в Брянской области // Труды Белорусского государственного университета. 2015. № 10(1). С. 389–392.
- Некрасова О.Д., Титар В.М. Многолетняя и сезонная динамика численности инвазивного вида *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) на территории Украины // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. 2014. Вып. 20. № 1100. С. 159–162.
- Орлова-Беньковская М.Я. Массовое размножение божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 73–82.
- Орлова-Беньковская М.Я., Могилевич Т.А. Первая находка *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) в Кабардино-Балкарской республике и история расселения этого чужеродного вида по Кавказу и югу европейской России с 2002 по 2015 г. // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. № 12(1). С. 93–98.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. № 1. С. 35–38.
- Украинский А.С., Шаповалов М.И. Семейство Coccinellidae – Божьи коровки, коровки // В кн.: Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи. № 1). Майкоп: Изд-во Адыгейского гос. университета, 2010. С. 199–201.
- Brown P.M.J., Thomas C., Lombaert E., Jeffries D.L., Estoup A., Lawson Handley L.J. The global spread of *Harmonia axyridis*: distribution, dispersal and routes of invasion // BioControl. 2011. No. 56(4): 623–642.
- Bukejs A., Telnov D. The first record of the invasive lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) in Turkey // Zoology and Ecology. 2015. No. 25(1): 59–62.
- Chapin J.B., Brou V.A. *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae) // Proceedings of Entomological Society of Washington. 1991. No. 93: 630–635.
- EPPO 2018. PQR-EPPO database on quarantine pests // Available at: (<http://www.eppo.int/DATABASES/pqr/pqr.htm> (last updated July 2018)).
- Goetz D.W. Seasonal inhalant insect allergy: *Harmonia axyridis* ladybug // Current Opinion in Allergy and Clinical Immunology. 2009. No. 9(4): 329–333.
- Koch R.L., Galvan T.L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. No. 53(1): 23–35.
- Mardani-Talae Mozghan, Zibae Arash, Rahimi Vahid, Zare Khormizi Mehdi, Mozafar Mansouri Seyed, Nedved Oldrich. Occurrence of the Invasive Lady Beetle *Harmonia Axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Iran // The Coleopterists Bulletin. 2019. No. 73(1): 114–120.
- Merkviladze M.Sh., Kvavadze E.Sh. Listofladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) of Georgia // In: Proceedings of the Institute of Zoology. 2002. No. 21: 149–155.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Ukrainsky A.S., Brown P.M.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan // Biological Invasions. 2015. No. 17(7): 1941–1948.
- Ramsey S., Losey J.E. Why is *Harmonia axyridis* the Culprit in Coccinellid Biting Incidents? // American Entomologist. 2012. No. 58(3): 130–192.
- Roy H.E., Adriaens T., Isaac N.J.B., Kenis M., Onkelinx T., Martin G.S., Brown P.M.J., Hautier L., Poland R., Roy D.B., Comont R., Eschen R., Frost R., Zindel R., Vlaenderen J.V., Nedved O., Ravn H.P., Grégoire J.-C., de Biseau J.-Ch., Maes D. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds // Diversity and Distributions. 2012. No. 18: 717–725.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R.F., De Clercq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honek A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minnaar I.A., Nedved O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Osava N., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Slogget J.J., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigišová S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviezo T., Zhao Z. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // Biological Invasions. 2016. No. 18(4): 997–1044.
- Schlüter H. *Harmonia axyridis* 16.7.2012. Georgien Tiflis. Narikala Fortres und Umgebung. (Сообщение в базе данных) // Naturgucker.de. 2012. // (<http://naturgucker.de/natur.dll/EXЕСПодписи>). Проверено 06.11.2020.
- Stocks I.C., Lindsey D.E. Acute corrosion of the oral mucosa in a dog due to ingestion of multicolored Asian lady beetles (*Harmonia axyridis*: Coccinellidae) // Toxicon. 2008. No. 52(2): 389–391.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biological Invasions. 2014. No. 16(5): 1003–1008.
- Zakharov I.A., Goryacheva I.I., Suvorov A. Mitochondrial DNA polymorphism in invasive and native populations of *Harmonia axyridis* // European Journal of Environmental Sciences. 2011. No. 1(1): 15–18.
- Zakharov I.A. New conqueror of the world from Asia. Priroda. 2013. No. 7: 66–69 (in Russian).

# THE FIRST RECORD OF THE ALIEN LADYBUG HARMONIA AXYRIDIS PALL. 1773 (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) IN AZERBAIJAN

© 2020 Mogilevich T.A.

Moscow State University;  
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow 119071, Russia;  
e-mail: [t19mogilevich@gmail.com](mailto:t19mogilevich@gmail.com)

For the first time, data on the invasion of the Asian ladybug *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) in Azerbaijan are presented. At the end of March 2019, two specimens of *H. axyridis* were collected in the forests formed by the trees of *Parrotia persica* (DC.) C.A. Mey near the border with Iran on the territory of the Hyrcanian National Park. The natural range of the species includes the southeast of Western Siberia, the south of Eastern Siberia and the Far East, Northeast Kazakhstan, Mongolia, China, the Korean Peninsula, Japan and North Vietnam. Now it is expanding worldwide. At the moment, *H. axyridis* is found in more than 50 countries in Europe, Asia, Africa, North and South America. The finding of the species in Azerbaijan shows that its invasion in the region continues.

**Keywords:** Asian ladybug, *Harmonia axyridis*, Azerbaijan, invasion, Hyrcanian National Park.

## ДВА ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДА МУХ-ЛЬВИНОК (DIPTERA: STRATIOMYIDAE) НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ РОССИИ

© 2020 Нарчук Э.П.<sup>а,\*</sup>, Хачиков Э.А.<sup>б,\*\*</sup>, Поушкова С.В.<sup>с,\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Зоологический институт Российской Академии Наук, С. Петербург 199034, Россия;

<sup>б</sup> Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону 344090, Россия;

<sup>с</sup> Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006, Россия;  
e-mail: \*chlorops@zin.ru, \*\*e\_hachikov@mail.ru, \*\*\*posvet0578@gmail.com

Поступила в редакцию 11.02.2020. После доработки 24.08.2020. Принята к публикации 26.10.2020

Дан обзор двух чужеродных видов двукрылых из сем. Stratiomyidae (Diptera), вселившихся на Черноморское побережье Кавказа (Россия). Рассмотрена история расселения *Exaireta spinigera* (Wiedemann, 1830), впервые отмеченного в России, и *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758), недавно зарегистрированного на территории России, их биология, перспективы дальнейшего расселения, включения в аборигенные экосистемы, возможности использования и возникшие опасности.

**Ключевые слова:** *Exaireta spinigera*, *Hermetia illucens*, Черноморское побережье Кавказа, Россия.

### Введение

За последние годы на Черноморском побережье Кавказа в России появился целый ряд чужеродных видов. Особенно опасными оказались чешуекрылые – пальмовый мотылек *Paysandisia archon* (Burmeister, 1880) (сем. Castniidae) [Карпун и др., 2017a] и самшитовая огнёвка *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) (сем. Crambidae) [Гниненко и др., 2014; Гниненко, Лянгузов, 2017; Пономарёв и др., 2018]. В 2013 г. зарегистрирован коричнево-мраморный клоп, или мраморный щитник *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) [Гапон, 2016; Митюшев, 2016], в 2014 – красный пальмовый долгоносик *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) [Карпун и др., 2014], а также другие жесткокрылые: хармония изменчивая *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) [Orlova-Bieńkowska, Bieńkowski, 2017], кипарисовая радужная златка *Lamprodila festiva* [Карпун и др., 2017b], в 2015 – червец *Ceroplastes cerfenis* (Fabricius, 1798) [Карпун, 2018], в 2016 – восточная каштановая орехотворка *Dryocastus kuriphilus* Yasumatsu, 1951 [Гниненко, Лянгузов, 2017], в 2019 г. – ориентальная белокрылка *Aleuroclava aucubae* (Kuwana, 1911) [Gavrilov-Zimin, Borisov, 2020]. Это находки за последние годы. Появились также два вида

двукрылых из сем. Stratiomyidae, которые будут рассмотрены в этой статье.

### Обзор видов

#### *Exaireta spinigera* (Wiedemann, 1830)

(рисунок, 1, 2).

Одна самка этого вида поймана на Черноморском побережье: г. Адлер, окрестности станции Олимпийский парк (п. Весёлый, 43.4149903 с. ш., 39.975296 в. д), 2.11.2018 (Э. Хачиков). Муха собрана в помещении на окне. Кроме того, там же на полу, находились ещё три экзувия, по-видимому, того же вида. Естественный ареал этого вида – Австралия, где муха тоже обычна в помещениях на окнах [Colles, McAlpine, 1970]. Род *Exaireta* Schiner, 1868 принадлежит к подсем. Beridinae и включает два австралийских вида, кроме *E. spinigera*, *E. siliaceae* (White, 1916). *E. spinigera* – чужеродный вид, по-английски его называют «garden soldier fly» или «blue soldier fly», русское название, использованное в Интернете – «садовая муха солдата» – неудачный перевод с английского слова «soldier» как солдат, хотя на русском языке имеется аналогичное английскому «soldier fly» название муха-львинка. Более целесообразно назвать *Exaireta spinigera* по-русски «шипо-

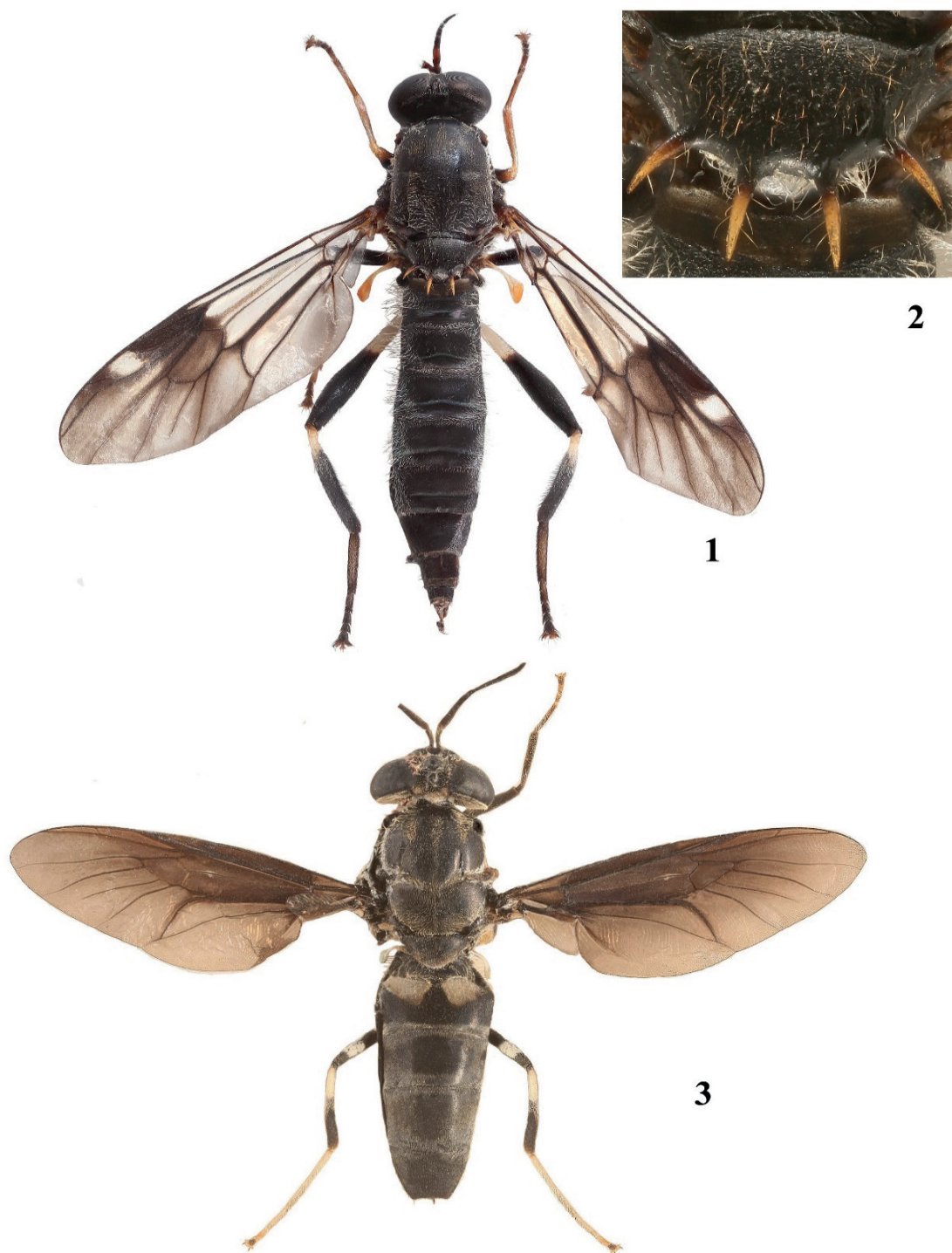
носная львинка», основываясь на латинском видовом эпитете. Муха до 14 мм длиной, с удлинённым телом чёрной окраски в серо-голубоватом опылении, щиток с 4 длинными желтоватыми шипами. Торчащие вперед усики чёрные, длиннее головы, состоят из 3 сегментов, брюшко плоское, крылья с тёмными пятнами, ноги чёрные с белыми перевязями (рис.: 1, 2). Эти признаки позволяют легко отличать её от аборигенных видов *Stratiomyidae* с шипами на щитке. Мухи питаются нектаром и пылью растений. Личинка с уплощённым телом, без склеротизованной головной капсулы, как у всех высших двукрылых, коричневатой окраски с ясной сегментацией, взрослая личинка до 25 мм длиной. Личинка *E. spinigera* сапрофаг, развивается в различных разлагающихся субстратах растительного происхождения. В Австралии и Новой Зеландии имаго были выведены также из плодов *Castanaspermum australe*, подгнивших картофеля и сахарного тростника [Colles, McAlpine, 1970]. Личинки могут развиваться в ранах на стволах папайи и в мёртвой коре [Hudson, 1950; Woodley, 1995]. В Европе отмечено развитие личинок только в разлагающихся субстратах растительного происхождения [Cocquempot, Martinez, 2017]. Мухи активно разводятся человеком. Из Австралии они были завезены в Новую Зеландию [Woodley, 2001]. На Гавайских о-вах были впервые обнаружены в 1890 г. [Hardy, 1960]. Первый экземпляр на территории Америки был собран в теплице в Санта-Барбара в Калифорнии в 1985 г. В 2002–2006 гг. несколько экземпляров мухи было найдено в Канаде на юго-западе провинции Британская Колумбия, что указывает на существование там постоянной популяции. Предполагается, что муха была завезена в Канаду с гниющими растениями с Гавайев или из Калифорнии [Swann et al., 2006]. Завезена *E. spinigera* также в Европу. Найдена во многих департаментах Франции, примыкающих к Атлантическому океану и Средиземному морю [Lapeyre, Dauphin, 2008], в Италии, включая Сицилию, и в Бельгии [Cocquempot, Martinez, 2017; Schifani, Paolinelli, 2018]. На интернет ресурсах так же имеется указание о нахождении данного вида в Краснодаре крае, по приведённым на

ресурсе координатам (43.8972320557 с. ш., 39.3530578613 в. д.) пункт определяется как пос. Лазаревское (Большое Сочи). Имя наблюдателя Marinakisundra [2019]. Данного материала мы не видели.

Можно предположить, что муха могла быть завезена на Черноморское побережье на корнях растений с почвой, богатой органикой. Каковы перспективы, что мухи будут размножаться на Черноморском побережье и других территориях России? Пищевые ресурсы этот вид не ограничивают, а вот температурные условия могут оказаться лимитирующим фактором. В отличие от вида, который будет рассмотрен ниже, эту муху, насколько нам известно, не разводят искусственно, и ее температурные предпочтения и толерантность к низким температурам не изучены. Расселение вида по миру продолжается, в сводке 2001 г. [Woodley, 2001] был указан завоз на Гавайи и в Новую Зеландию, затем были Калифорния (США), Британская Колумбия (Канада), а далее многие страны Европы и теперь Россия.

#### *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758), чёрная львинка

В Краснодарском крае на Черноморском побережье *H. illucens* отмечена в двух пунктах. Одна самка собрана в г. Адлере в окрестностях парка «Южные культуры», 43.422386 с. ш., 39.936403 в. д., 28.10.2019 Э. Хачиковым. Ранее 4 экземпляра наблюдались в августе 2019 г. в пос. Малый Утриш, два из них были пойманы [Гладун, 2019]. Так как этот вид разводят искусственно, в том числе и на Черноморском побережье, Гладун [2019] высказал два предположения о источниках появления мухи. Экземпляры были завезены, возможно, с почвой, богатой органикой, или вылетели из садков, где их разводили. Предположение о самостоятельном проникновении из ближайших известных пунктов нахождения, несмотря на тёплый климат Черноморского побережья, этот автор не поддерживает. Ближайшие местонахождения – Албания [Beschovski, Manassieva, 1996], Черногория [Roháček, Hora, 2013], Хорватия [Beschovski, Manassieva, 1996] и Турция [Üstüner et al., 2003] находятся на значительном удалении.



**Рис. 1** – *Exaireta spinigera* (Wiedemann, 1830): общий вид; **2** – *E. spinigera*: щиток; **3** – *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758): общий вид.

От всех аборигенных видов Stratiomyidae, обитающих на Кавказе, *H. illucens* легко отличается по чёрной окраске крыльев и следующему комплексу признаков: крыло с 4 медиальными жилками, антеннальный флагеллум из 8 сегментов, вершинный сегмент ланцетовидный, щиток без шипов, средние голени без апикальной шпоры, брюшко выглядит

пятисегментным, так как 6-й и 7-й сегменты сильно редуцированы (рис.: 3).

Род *Hermetia* Latreille, 1804 принадлежит к подсем. Hermetiinae, которое распространено преимущественно в тропиках. В роде известно 76 видов, преобладающее большинство видов (52) обитают в Неотропике. Только один вид *H. illucens* распространён практически всемирно

благодаря деятельности человека [Rozkošný, Nartshuk, 1988; Woodley, 2001]. Виды *Hermetia* довольно крупные мухи, которые напоминают ос. *H. illucens* – муха чёрной окраски, с удлинённым телом длиной 12–14 мм, основание брюшка с двумя светлыми полупрозрачными пятнами, что при полёте создаёт впечатление стебельчатого брюшка. Крылья интенсивно затемнены, усики вдвое длиннее головы, ноги чёрные с белыми лапками и белым основанием задних голеней. Личинки видов *Hermetia* сапрофаги, развиваются в разлагающихся субстратах органического происхождения. Некоторые виды приурочены только к определённым субстратам [McFadden 1967]. Например, *H. palmivora* James, 1972 считается вредителем масличной пальмы [James, 1972]. Личинка *H. illucens* – генералист-сапрофаг, питается разнообразными разлагающимися веществами как растительного, так и животного происхождения, в том числе известны находки личинок в трупах животных и человека [McFadden, 1967; Rozkošný, 1983; Martínez-Sánchez et al., 2011; Roháček, Hora, 2013; Антонов и др., 2017]. Отмечены случаи кишечных миазов и фурунклообразных образований, или кожных миазов, у человека [Meleney, Harwood, 1935; Adler, Brancato, 1995]. Образование типа фурункула было найдено в США на спине у 35-летней женщины, вернувшейся из Кении и Уганды, где она посещала плантации сахарного тростника. Во вздутии кожи примерно 7 мм в длину с отверстием в 1 мм была обнаружена одна личинка *H. illucens* [Adler, Brancato, 1995]. Авторы считают, что женщина получила заражение в Африке, хотя уже было известно нахождение *H. illucens* в Сев. Америке.

Вид *H. illucens* был описан К. Линнеем ещё в середине XVIII в. по материалу из Южной Америки, но материал не сохранился [Rozkošný, 1983]. С тех пор вид неоднократно переописывался под разными названиями несколькими авторами [Woodley, 2001]. Первоначальный ареал *H. illucens* – тропические и субтропические регионы Центральной и Южной Америки. В настоящее время этот вид распространился почти всесветно, главным образом, благодаря деятельности человека.

Личинки *H. illucens* довольно крупных размеров, они употребляют в пищу широкий

круг разлагающихся субстратов, поэтому вид разводят искусственно и используют в переработке органических отходов, производстве органических удобрений и как корм для домашних и сельскохозяйственных животных, для разводимых рыб и даже для человека [Newton et al., 1977; Sheppard, 1992; Sheppard et al., 1994; Myers et al., 2008; Ушакова, Некрасов, 2015; Józefiak et al., 2016; Антонов и др., 2017; Wang, Shelomi, 2017; Ушакова и др., 2018; Zarantoniello et al., 2019]. Разводят этот вид даже на искусственных средах [Sheppard et al., 2002; Tomberlin et al., 2002].

В настоящее время вид населяет почти на всех континентах регионы с достаточно тёплым климатом. Такое широкое распространение явилось следствием как случайного и намеренного развоза этого вида для разведения в коммерческих целях, так и самостоятельного расселения из новых мест обитания, так как вид достаточно толерантен к климатическим условиям. Было высказано соображение, что вид мог быть завезён в Европу ещё во времена Колумбовых путешествий [Benelli et al., 2014]. Однако, это документально не подтверждено. Достоверно известно первое нахождение *H. illucens* в Европе на Мальте только в 1926 г. [Lindner, 1936]. Е. Линднер нашел в 1936 г. в коллекции Гамбургского зоологического музея наколотый на булавку экземпляр этого вида с этикеткой «Malta, 16.V.1926, E Krause» и, чтобы избежать ошибки, специально выяснил, что Е. Краузе никогда не был в Южной Америке. До 1950-х гг. в других местах в Европе вид не отмечался, а затем относительно быстро заселил практически все западноевропейские страны. Вначале те, которые имеют морские границы, благодаря развозке через морские порты, что связано с увеличением транспортных связей. Это фиксировалось в разные годы: Испания [Lindner, 1955; Perris, 1962; Leclercq, 1969; Leclercq, 1997; Navarro, Peris, 1991; Carles-Tolrá, 1999, 2001], Португалия [Carles-Tolrá, 2001], Франция [Leclercq, 1969; Aubert, 1964; Chevin, 1986; Dauphin, 2003], Италия, включая Сицилию и Сардинию [Lindner, 1955; Venturi, 1956; Rozkošný, 1983; Navarro, Peris, 1991; Mazon et al., 2009], Албания [Beschovski, Manassieva,

1996], Черногория [Roháček, Hora, 2013], Хорватия [Beschovski, Manassieva, 1996], Греция [Tsagkarakis et al., 2015]. Во Франции в настоящее время вид зафиксирован в 22 департаментах [Cocquempot, Martinez, 2017]. Вид был завезён и на Канарские о-ва [Baez, 1975]. Кроме приморских стран, вид быстро проник в континентальные страны: Швейцария [Sauter, 1989; Tóth, 1994; Üstüner et al., 2003], Германия [Ssymank, Doczkal, 2010], Чехия [Roháček, Hora, 2013; Roháček, Ševčík, 2013; Tkoč, Vendl, 2016], Словения [De Groot, Veenvliet, 2011]. Находки в континентальных странах показывают способность вида проникать во внутренние районы, если не доказано, что это вылеты из садков с коммерческим разведением. Находки в юго-восточной части Турции [Üstüner et al., 2003] и в Иране показывают распространение *H. illucens* на Ближнем Востоке. На востоке Евразии вид известен из Японии [Miyatake, 1965; Rozkošný, Nartshuk, 1988; Morimoto, Kiritani, 1995], Южной Кореи [Kim, 1997; Kim et al., 2008; Park et al., 2017; Jeong et al., 2018]. Имаго *H. illucens* активны в Европе и Ближнем Востоке с начала марта до середины ноября [Üstüner et al., 2003].

В Африке вид отмечен в следующих странах: Камерун, Конго, Гана, Кот-д'Ивуар, Кения, Мадагаскар, Мали, Намибия, Южная Африка, Танзания, Заир, Замбия. В южной и юго-восточной Азии: Индия, Индонезия (о. Ява, о. Сулавеси), Малайзия, Непал, Филиппины, Шри-Ланка, Тайвань, Таиланд, Вьетнам, в Японии известен с островов Рюкю и Окинава. В материковой части Китая вид пока не отмечен [Yang, Zhang, Li, 2014]), В Австралии заселяет штаты Квинсленд и Западная Австралия. Отмечен также на многих островах Океании: Палау, Бонинские о-ва, Французская Полинезия (Австралийские о-ва, о-ва Общества), Гуам, Гавайские о-ва, Индонезия (Западная Новая Гвинея), Кирибати (о-ва Гилберта), Маршалловы о-ва, Микронезия, Новая Каледония, Новая Зеландия, Северные Марианские о-ва, Папуа – Новая Гвинея (о. Бугенвиль, собственно Папуа – Новая Гвинея), Соломоновы о-ва, Вануату, Западное Самоа [Woodley, 2001].

На Американском континенте вид распространён на север до Канады, в США заселя-

ет практически все штаты [Woodley, 2001; Marshall et al., 2015]. В Центральной и Южной Америке встречается также во всех странах: Аргентина, Белиз, Бразилия, Британские Виргинские о-ва, Чили, Колумбия, Коста-Рика, Эквадор, Доминика, Доминиканская Республика, Сальвадор, Гренада, Гватемала, Гайана, Гаити, Гондурас, Ямайка, Мексика (Чьяпас, Чихуахуа, Халиско, Нуэво-Леон, Оахака, Кинтана-Роо, Сан-Луис-Потоси, Синалоа, Тамаулипас, Веракрус, Юкатан), Панама, Парагвай, Перу, Пуэрто-Рико, Суринам, Тринидад, Венесуэла, Уругвай.

Только в Африке были найдены паразитоиды *Hermetia illucens* – *Eniacomorpha hermetiae* Delvare, 2019 и *Dirhinus gerardii* (Silvestri, 1913) (Hymenoptera, Chalcidoidea, Chalcididae), которые заражают личинку и вылупляются из пупария [Devic, Maquart, 2015; Delvare et al., 2019]. *Dirhinus gerardii* – неспецифический паразитоид, его личинки паразитируют также в пупариях мух-пестрокрылок (Tephritidae).

### Заключение

Оба обсуждаемых вида Stratiomyidae: *Exaireta spinigera* и *Hermetia illucens*, появившиеся на Черноморском побережье Кавказа, имеют сходные черты в биологии и характере распространения. Оба участника пищевой цепи разложения, и в их распространении задействован человеческий фактор. Их личинки генералисты-сапрофаги, живых растений не повреждают, и поэтому не представляют опасности для культивируемых в нашей стране сельскохозяйственных растений. Органика растительного и животного происхождения обычно богата представлена, особенно в гумидных регионах, поэтому эти виды не окажутся конкурентами за пищевой субстрат аборигенным видам со сходной пищевой ориентацией, таким как другие виды Stratiomyidae из подсемейств Sarginae и Beridinae, а также многим видам из семейств Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae и другим. Оба вида активно расселяются, в том числе с помощью человека, поэтому можно ожидать их расселение к северу по Европейской равнине. *E. spinigera* зарегистрирована



на Американском континенте в Канаде (Британская Колумбия), а в Европе наиболее северное местонахождение – Бельгия. Можно ожидать проникновения этого вида на Крымский полуостров, юг Украины и южные области России. *H. illucens* более толерантна к низким температурам. В Европе самое северное местонахождение в Германии на широте 47°33' [Ssymank, Doczkal, 2010]. Как отмечают авторы, это самый тёплый уголок Германии на границе со Швейцарией и Францией. *H. illucens* может проникнуть до средней полосы России. Другой вопрос, насколько эти виды смогут включиться в аборигенные экосистемы. *E. spinigera* много лет назад была завезена в Новую Зеландию, но до сих пор более обычна в антропогенных условиях, а не в естественных биоценозах [Derraik, Heath, 2009]. В Британской Колумбии в Канаде этот вид отмечается также только в антропогенных условиях [Swann et al., 2006]. Оба вида могут использоваться, а *H. illucens* уже используется для переработки органических отходов и разводится для получения белкового корма для животных. Личинки этого вида развиваются в трупах, в том числе в трупах человека, и могут представлять интерес для криминалистики и судебной медицины [Lord et al., 1994; Martínez-Sánchez et al., 2011]. Описаны также случаи интестинальных и кожных миазов у человека, вызываемые личинками *H. illucens* [Meleney, Harwood, 1935; Adler, Brancato, 1995; Gonzales, Oliva, 2009]. Поэтому появление *H. illucens* в курортном районе, где фрукты и овощи продаются на открытых рынках и даже на пляже, где нет возможности хорошо промыть продукты, может представлять опасность. Яйца или мелкие личинки могут попасть в пищевой тракт со слегка попортившимися фруктами и овощами, а у собак с падалью. Яйца могут быть отложены на раны и царапины человека, домашних и сельскохозяйственных животных. Медикам и ветеринарам следует учитывать этот фактор. Вид уже включён в ряд руководств по медицинской и ветеринарной энтомологии. Вселившийся вид может также представлять потенциальную опасность для пчеловодства. Имеются наблюдения о нахождении личинок *H. illucens* в ассоциации с пчёлами. В Южной

Америке личинки были найдены в гнёздах социальной пчелы *Melipona* sp., мёд которой используют индейцы [Burgmeier, 1889], в штате Алабама в США – в ульях медоносных пчёл (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758 [Reley & Howardt, 1889]).

### Благодарности

Авторы признательны д-ру Н. Вудлей (Dr. N. Woodley, Smithsonian Institute, USA) за консультации по *Exairreta spinigera*, д-ру М. Мартине (M. Martinez, France) и д-ру М. Хаузеру (M. Hauser, California Department of Food and Agriculture, Plant Pest Diagnostics Branch, USA) за литературу по теме и благодарят Д.В. Касаткина (Ростов-на-Дону) за изготовление иллюстраций. Авторы признательны неизвестным рецензентам за ряд ценных замечаний.

### Финансирование работы

Работа подготовлена в рамках Программы «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» (Э.П. Нарчук) и реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. АААА-А19-119011190176-7 (С.В. Поушкова).

### 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

- Антонов А.М., Lutovinovas E., Иванов Г.А., Пастухова Н.О. Адаптация и перспективы разведения мухи чёрная львинка (*Hermetia illucens*) в Циркумполярном регионе // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 4–19.
- Гапон Д.А. Первая находка восточноазиатского мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera, Pentatomidae) в России, Абхазии и Грузии // Энтомологическое обозрение. 2016. Т. 95. № 4. С. 851–854.
- Гладун В.В. Первая находка *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera, Stratiomyidae) в России // Natura Conservation research. Заповедная наука. 2019. Т. 4. № 4. С. 111–113.

- Гниненко Ю.И., Лянгузов М.Е. Восточная каштановая орехотворка *Dryocasmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951 (Hymenoptera, Сynipidae) – новый инвайдер в леса Северного Кавказа // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 13–19.
- Гниненко Ю.И., Ширяева Н.В., Щуров В.И. Самшитовая огнёвка – новый инвазивный организм в лесах российского Кавказа // Карантин растений. Наука и практика. 2014. 1. № 7. С. 32–36.
- Карпун Н.Н. Структура комплексов вредных организмов древесных растений во влажных субтропиках и биологическое обоснование мер защиты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сочи, 2018. 43 с.
- Карпун Н.Н., Айба Л.Я., Журавлёва Е.Н., Игнатова Е.А., Шинкуба М.Ш. Руководство по определению новых видов вредителей декоративных древесных растений на Черноморском побережье Кавказа / Под ред. Б.А. Борисова. Сочи, 2017а. 78 с.
- Карпун Н.Н., Журавлёва Е.Н., Волкович М.Г., Проценко В.Е., Мусолин Д.Л. К фауне и биологии новых чужеродных видов насекомых-вредителей древесных растений во влажных субтропиках России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017б. Вып. 220. С. 169–185.
- Карпун Н.Н., Игнатова Е.А., Журавлёва Е.Н. Новые виды вредной энтомофауны на декоративных древесных растениях во влажных субтропиках Краснодарского края / ФГБНУ ВНИИ цветоводства и субтропических культур, Сочи, 2014. С. 13.
- Митюшев И.Б. Первая находка коричневого мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) // Защита растений и карантин. 2016. № 3. С. 47.
- Пономарёв В.Л., Нестеренкова А.Э., Сергеева Ю.А., Ширяева Н.В., Лянгузов М.Е. Самшитовая огнёвка *Neoglyphodes perspectalis* Walker – новый опасный вредитель самшита на юге европейской части России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. 36 с.
- Ушакова Н.А., Некрасов Р.В. Перспективы использования насекомых в кормлении сельскохозяйственных животных // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Материалы VIII Московского международного конгресса. М.: Экспо-биохим-технологии, 2015. С. 147–149.
- Ушакова Н.А., Пономарёв С.В., Баканева Ю.М., Федоровых Ю.В., Левина О.А., Котельников А.В., Котельникова С.В., Бастраков А.И., Козлова А.А., Павлов Д.С. Биологическая эффективность предкулолек *Hermetia illucens* в рационе молоди мозамбикской тилипии *Oreochromis mossambicus* // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2018. № 4. С. 417–423.
- Adler A.I., Brancato F.P. Human furuncular myiasis caused by *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) // Journal of Medical Entomology. 1995. Vol. 32. № 5. P. 745–746.
- Aubert J.F. Un Diptère bien acclimaté en France: *Hermetia illucens* L. (Stratiomyidae) // Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse. Vol. 4. 1964. P. 19–20.
- Báez M. Presencia de *Hermetia illucens* (L.) en las islas Canarias (Dipt., Stratiomyidae). Vieraea. 1975. Vol. 4. P. 173–179.
- Benelli G., Canale A., Raspi A., Fornaciari G. The death scenario of an Italian renaissance princess can shed light on a zoological dilemma: did the black soldier fly reach Europe with Columbus? // Journal of Archaeological Science. 2014. Vol. 49. P. 203–205.
- Beschovski V.L., Manassieva E.P. Contribution to the study of the Stratiomyidae species in the Balkan Peninsula, with description of *Nemotelus rumelicus* spec. nov. (Insecta: Diptera) // Reichenbachia. 1996. Vol. 31. No. 2. P. 217–223.
- Burgmeier Th. Über die Vorkommender Larven von *Hermetia illucens* L. (Diptera, Stratiomyidae) in der Nesten von Meliponiden // Zoologischer Anzeiger. 1889. Bd. 90. S. 225–235.
- Carles-Tolrá M. Dipteros nuevos e interesantes para la Peninsula Ibérica e islas Baleares (Diptera: Xylomyidae, Stratiomyidae, Acroceridae, Sciopinidae, Lonchopteriidae, Opetiidae, Platypezidae, Conopidae) // Boletín de la Asosidad España Entomológica. 1999. Vol. 23. P. 152–212.,
- Carles-Tolrá M. Nuevos datos sobre dipteros iberobaleares (Diptera: Orthorrhapha y Cyclorrhapha) // Boletín de la Asosidad España Entomológica. 2001. Vol. 25. P. 53–95.
- Chevin H. Présence d'*Hermetia illucens* (L.) en Charante-Maritime (Dipt., Stratiomyidae) // L'Entomologiste. 1986. T. 42. No. 2. P. 76.
- Cocquempot Ch., Martinez M. *Exaireta spinigera* (Wiedemann, 1830) – un Diptère invasif en expansion in Europe (Stratiomyidae) // Bulletin de la Société entomologique de France. 2017. Vol. 122. P. 471–474. doi:10.32475/bsef.1949
- Colles D.H., McAlpine D.K. Diptera // In: The insects of Australia. Melbourne university press. 1970 P. 656–740.
- Dauphin P. Présence de *Hermetia illucens* (Linné, 1758) dans le sud-ouest de la France (Diptera, Stratiomyidae) // Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux. 2003. Vol. 31. No. 4. P. 229–230.
- De Groot M., Veenvliet P. 2011. *Hermetia illucens* L. (Diptera, Stratiomyidae), a new alien invasive species in Slovenia // Acta Entomologica Slovenica. 2011. Vol. 19. No. 2. P. 195–198.
- Delvare G., Copelano R.S., Tonga Ch. Description of *Eniacomorpha hermetiae* Delvare sp. n. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Chalcididae) a pupal parasitoid of *Hermetia illucens* (L.) (Diptera, Stratiomyidae), and a potential threat to mass production of the fly as a feed supplement for domestic animals // Zootaxa. 2019. Vol. 4638. No. 2. 115–120.
- Derraik J.G.B., Heath A.C.G. Brief comparison between the Diptera fauna at native forest edge and at a nearby house backyard, in Wellington, New Zealand // Entomotropica. 2009. Vol. 24. P. 35–39.
- Devic E., Maquart P-O. *Dirhinus giffardii* (Hymenoptera, Chalcididae), parasitoid affecting Black Soldier fly production systems in West Africa // Entomologia. 2015. Vol. 3. No. 1. P. 284–236.
- Gavrilov-Zimin I.A., Borisov B.A. *Aleuroclava aucubae* (Homoptera: Aleyrodinea), a new adventive species for Russian Black Sea Coast and its concomitant entomoparasitic fungus *Conoideocrella luteoestrata* (Ascomycota:

- Hypocreales: Clavicipitaceae // Zoosystematica Rossica. 2020. Vol. 29. No. 1. P. 3–10.
- Gonzales O.F., Oliva G.R. Primer reporte en Cuba miasis intestinales por *Hermetia illucens* (Diptera, Stratiomyidae) // Revista cubana de medicina tropical. 2009. V. 6. No. 1. P. 97–99.
- Hardy D.E. Diptera: Nematocera-Brachycera (except Dolichopodidae) // Insects of Hawaii 10. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii. 1960. 368 pp.
- Hudson G.V. Fragments of New Zealand Entomology. A popular account of all the New Zealand cicadas. The natural history of the New Zealand glow-worm. A second supplement to the butterflies and moths of New Zealand and notes on many other native insects // Ferguson and Osborn, Wellington, New Zealand, 1950. P. 1–188.
- James M. T. A new *Hermetia* of potential economic importance (Diptera: Stratiomyidae) // Pacific Insects. 1972. Vol. 14. No. 1. P. 73–75.
- Jeong G., Kang H., Choi H., Lee Y., Jin S.D. External morphology and habitat of Black Soldier Fly (*Hermetia illucens* L.) in Korea // Environmental Biology Research. 2018. Vol. 36. No. 4. P. 584–590. [In Korean with English summary].
- Józefiak D., Józefiak A., Kierończyk B., Rawski M., Świątkiewicz S., Długosz J., Engberg R.M. Insects – a natural nutrient source for poultry – a review // Annals of Animal Science. 2016. Vol. 16. No. 2. P. 297–313.
- Kim J.I. Newly recording two exotic insects species from Korea // Journal Korean Biota. 1997. Vol. 2. P. 223–225. [In Korean with English summary].
- Kim J.-G., Choi Y.-C., Choi J.-young, Kim W.-T., Jeong G.-S., Park K.-H., Hwang S.-J. Ecology of the Black Soldier Fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) in Korea // Korean Journal of Applied Entomology. 2008. Vol. 47. No. 4. P. 337–343. [In Korean with English summary].
- Lapeyre R., Dauphin P. Présence en France d'*Exaireta spinigera* (Wiedemann) (Diptera, Stratiomyidae) // Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux. 2008. Vol. 36. No. 3. P. 257–258.
- Leclercq J. À propos de *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) ("soldier fly") (Diptera Stratiomyidae: Hermetiinae) // Bulletin et Annales de la Société royale belge. 1997. Vol. 133. P. 275–282.
- Leclercq M. Dispersion et transport des insectes nuisibles: *Hermetia illucens* L. en Afrique et en Asie (Diptera, Stratiomyidae) // Bulletin de la recherche agricole de Gembloux. (N.S.). 1969. Vol. 4. P. 139–143.
- Lindner E. Die amerikanische *Hermetia illucens* im Mittelmeergebiet (Stratiomyidae, Dipt.) // Zoologischer Anzeiger. 1936. Bd. 113. S. 335–336.
- Lindner E. Stratiomyiden von Ceylon (Dipt.) // Verhandlungender Naturforschenden Gesellschaft in Basel. 1955. Bd. 66. S. 176–189.
- Lord W.D., Goff M.L., Adkins T.R., Haskell N.H. The black soldier flies (Diptera, Stratiomyidae) as a potential measure of human postmortem interval. Observations and case histories // Journal of forensic sciences. 1994. Vol. 39. P. 215–222.
- Marinakisundra. Information on record iNaturalist database. 2019 // (<https://www.discoverlife.org/mp/20l?id=INAT14036162>). Проверено 24.08.2020.
- Marshall S.A., Woodley N.E., Hauser M. The historical spread of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (L.) (Diptera, Stratiomyidae, Hermetiinae), and its establishment in Canada // Journal of the Entomological Society of Ontario. 2015. Vol. 146. P. 51–54.
- Martínez-Sánchez A., Magañ C., Saloña M., Rojo S. First record of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) on human corpses in Iberian Peninsula // Forensic science international. 2011. No. 206. P. e76–e78.
- Mazon F., Rozkošný R., Hauser M. A review of the soldier flies (Diptera, Stratiomyidae) of Sardinia // Zootaxa. 2009. No. 2318. P. 507–530.
- McFadden M.W. Soldier fly larvae in America North of Mexico // Proceedings of the United State National Museum. 1967. Vol. 121 (3569). P. 1–72.
- Meleney H.E., Harwood P.D. Human intestinal myiasis due to the larvae of the soldier fly *Hermetia illucens* Linné (Diptera, Stratiomyidae) // The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 1935. Vol. 15. No. 1. P. 45–49.
- Miyatake M. Stratiomyidae // Iconographia Insectorum Japonicorum: Colore naturali edita. Tokyo: Hokuryu-Kan Publishing Co., 1965. Vol. 3. P. 195–196. [In Japanese].
- Morimoto N., Kiritani K. Fauna of exotic insects in Japan // Bulletin of National Institute for Agro-Environmental Sciences. 1995. No. 12. P. 87–120.
- Myers H. M., Tomberlin J. K., Lambert B. D., Kattes D. Development of black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) larvae fed dairy manure // Environmental Entomology. 2008. Vol. 37. P. 11–15.
- Navarro P., Peris M. *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) aclimatada tn España com un resumen de su interés económico (Diptera: Stratiomyidae) // Boletín de la Sociedad Española d'Historia Natural (Sec. biol.). 1991. Vol. 87. P. 239–247.
- Newton G.L., Booram C.V., Barker R.W., Hale O.M. Dried *Hermetia illucens* larvae meal as a supplement for swine // Journal of Animal Science. 1977. Vol. 44. No. 3. P. 395–400.
- Orlova-Bieńkowskaja M.Ja., Bieńkowski A.O. Alien coccinellidae (ladybirds) in Sochi national park and its vicinity, Russia // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. Vol. 2. No. 4. C. 96–101.
- Park S., Choi H., Ji-young Choi J.-young, Jeong G. Population structure of the exotic Black Soldier Fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) in Korea // Korean Journal of Environment and Ecology. 2017. Vol. 31. No. 6. P. 520–528.
- Perris S. *Hermetia illucens* po primera vez en España (Dipt., Stratiomyidae) // Publicacio Instituto biologico aplicado. 1962. Vol. 33. P. 51–56.
- Reley Ch.V., Howardt L.O. *Hernetia illucens* infesting bee-hives // Insect life. 1889. № 1. P. 353–354.
- Roháček J., Hora M. A northernmost European record of the alien black soldier fly *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Stratiomyidae) // Časopis Slezského zemského muzea. Série A vědy přírodní. 2013. Vol. 62. P. 101–106.

- Roháček J., Ševčík J. Dvoukřídli (Diptera) // Příroda Slezska. Opava: Slezské zemské museum, 2013. P. 263–283.
- Rozkošný R. A biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Vol. 2. Clitellariinae, Hermetiinae, Pachygasterinae and Bibliography. Series Entomologica. Hague; Boston; London: Dr. W. Junk, 1983. Vol. 25. 431 pp.
- Rozkošný R., Nartshuk E.P. Family Stratiomyidae // Catalogue of Palaearctic Diptera. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1988. Vol. 5. P. 42–96.
- Sauter W. Interessante neue Insektenfunde aus der Schweiz (Dipt., Lep.) // Mitteilungen der Schweizerischen entomologischen Gesellschaft. 1989. Bd. 62. S. 147–149.
- Schifani E., Paolinelli R. Forum and social media help to discover exotic in Europe and monitor their spread: the case of *Exaireta spinigera* (Wiedemann, 1830) (Diptera, Stratiomyidae) in the Italian peninsula and Sicily // Graellsia. 2018. Vol. 74. No. 2. P. 1–4.
- Sheppard D.C. Large-scale feed production from animal manures with a non-pest native fly // Food Insects Newsletter. 1992. Vol. 5. No. 2. P. 3–4.
- Sheppard D.C., Newton G.L., Thompson S.A., Savage S. A value added manure management system using the black soldier fly // Bioresource Technology. 1994. Vol. 50. No. 3. P. 275–279.
- Sheppard D.C., Tomberlin J.K., Joyce J.A., Kiser B.C., Sumner S.M. Rearing methods for the Black Soldier Fly (Diptera: Stratiomyidae): Table 1 // Journal of Medical Entomology. 2002. Vol. 39. No. 4. P. 695–698.
- Ssymank A., Doczkal D. *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Stratiomyidae), a soldier fly new for the German fauna // Studia dipterologica. 2010. Vol. 16. No. 1/2 (2009). P. 84–86.
- Swann J.E., Kenner R.D., Canings R.A., Cropley C.R. *Exaireta spinigera* (Diptera: Stratiomyidae): the first published North American records of an Australian soldier fly // Journal of the entomological society of British Columbia. 2006. Vol. 103. P. 71–72.
- Tkoč M., Vendl T. New and rare records of soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) from the Czech Republic // Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales. 2016. Vol. 65. P. 219–222.
- Tomberlin J.K., Sheppard D.C., Joyce J.A. Selected life-history traits of Black Soldier Flies (Diptera: Stratiomyidae) reared on three artificial diets // Annals of the Entomological Society of America. 2002. Vol. 95. No. 3. P. 379–386.
- Tóth S. Angaben zur Schweb- und Waffnenfliegenfauna der Insel Brissago, Südschweiz (Diptera: Syrphidae, Stratiomyidae) // Entomologische Berichte. Luzern, 1994. Bd. 32. S. 119–126.
- Tsagkarakis A.E., Arapostathi E.I., Strouvalis G.I. First record of the black soldier fly, *Hermetia illucens*, in Greece // Entomologica Hellenica. 2015. Vol. 24. No. 2. P. 27–30.
- Üstüner T., Hasbenli A., Rozkošný R. The first record of *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera, Stratiomyidae) from Near East // Studia dipterologica. 2003. Vol. 10. No. 1. P. 181–185.
- Venturi F. Notulae dipterologicae X. Specie nuove per l'Italia // Bolletino della società entomologica Italiana. 1956. Vol. 86. P. 56–58.
- Wang Yu-Sh., Shelomi M. Review of Black Soldier Fly as animal feed and human food // Foods journal. 2017. Vol. 6. No. 10. P. 1–3.
- Woodley N.E. The genera of Beridinae (Diptera: Stratiomyidae) // Memoirs of the Entomological Society of Washington. 1995. Vol. 16. P. 1–231.
- Woodley N.E. A world catalog of the Stratiomyidae (Diptera) // Myia. 2001. Vol. 11. P. 1–473.
- Yang D., Zhang T., Li Zh. Stratiomyidae of China // China agricultural University press. Beijing, 2014. 744 pp. [In Chinese with English summary].
- Zarantoniello M., Randazzo B., Truzzi C., Giorgini E., Marcellucci C., Vargas-Abúndez J.A., Zimbelli A., Annibaldi A., Parisi G., Tulli F., Riolo P., Olivotto I. A six-months study on Black Soldier Fly (*Hermetia illucens*) based diets in zebrafish // Scientific Reports. 2019. No. 9. P. 85–98. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45172-5>

# TWO ALIEN SPECIES OF SOLDIER FLIES (DIPTERA: STRATIOMYIDAE) ON THE BLACK SEA COAST OF RUSSIA

© 2020 Nartshuk E.P.<sup>a,\*</sup>, Khachikov E.A.<sup>b,\*\*</sup>, Poushkova E.A.<sup>c,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Zoological institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

<sup>b</sup> Southern Federal University, Academy of Biology and Biotechnology, Rostov-on-Don 344090, Russia;

<sup>c</sup> Federal Research Center Southern Sciences Center of the Russian Academy of Science, Rostov-on-Don 344006, Russia  
e-mail: \*[chlorops@zin.ru](mailto:chlorops@zin.ru), \*\*[e\\_hachikov@mail.ru](mailto:e_hachikov@mail.ru), \*\*\*[posvet0578@gmail.com](mailto:posvet0578@gmail.com)

A review of two alien species of Stratiomyidae (Diptera) invaded the Black Sea coast of Russia is given. The species *Exaireta spinigera* (Wiedemann, 1830) is recorded in Russia for the first time. The history of invasion of *Exaireta spinigera* and *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758), their biology, prospects for further spread in the territory of Russia including the native ecosystems, methods of use and dangers arisen are discussed.

**Keywords:** *Exaireta spinigera*, *Hermetia illucens*, black soldier fly, the Black Sea coast of the Caucasus, Russia.

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ТИСО-САМШИТОВОЙ РОЩИ КАВКАЗСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА ПОСЛЕ ГИБЕЛИ *BUXUS* *COLCHICA* POJARCK

© 2020 Пшегусов Р.Х.\*, Чадаева В.А.\*\*

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051; Россия  
e-mail: \*p\_rustem@inbox.ru; \*\*v\_chadayeva@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2020. После доработки 21.08.2020. Принята к публикации 26.10.2020

На ранних этапах сукцессионных процессов, вызванных гибелью *Buxus colchica*, на территории Хостинской тисо-самшитовой рощи отмечено 58 видов чужеродных растений, 14 из которых активно внедряются в естественные лесные фитоценозы. На пробных площадках (400 м<sup>2</sup>) выявлено 1–8 чужеродных видов травянистых растений, что составляет от 8 до 57% от общего числа видов. Наибольшее их число отмечено на участках лесных сообществ с сомкнутостью крон деревьев верхнего яруса от 0.4 до 0.7. Травяно-кустарничковый ярус таких участков сформирован в условиях относительно хорошей освещённости и относительно не высокого проективного покрытия доминантов. При этом наиболее высокой конкурентоспособностью чужеродные виды травянистых растений обладают на участках лесных сообществ с высокой сомкнутостью крон деревьев, где из-за низкой освещённости в травяно-кустарничковом ярусе хорошо выраженные доминанты отсутствуют.

**Ключевые слова:** Хостинская тисо-самшитовая роща, *Cydalima perspectalis*, инвазивность, полноценность фитоценозов.

## Введение

Биологические инвазии в настоящее время – одна из глобальных проблем, связанных с деградацией лесов [Rai, 2015]. Воздействие чужеродных видов на лесные экосистемы может носить как краткосрочный, так и долгосрочный характер, осуществляться посредством простых трофических взаимодействий (травоядность, хищничество, паразитизм) или через сложные механизмы конкурентных отношений [Lovett et al., 2006; Kenis et al., 2009; Liebhold et al., 2017]. Так, последствиями инвазий насекомых и микроорганизмов являются не только дефолиация и гибель деревьев, но и изменения видового состава, структуры леса, режима инсоляции, микроклиматических и эдафических условий, утрата биоразнообразия, базовых экологических функций и деградация лесных экосистем [Lovett et al., 2006; Shearer et al., 2009; Økland et al., 2011; Price et al., 2011; Krivets et al., 2015; Adigbli et al., 2019]. Внедрение одних видов на новую территорию нередко проис-

ходит во взаимосвязи с вторжением других видов [Wardle, Peltzer, 2017]. Инвазии животных могут инициировать изменения в лесных экосистемах, способствующие внедрению чужеродных видов растений [Eisenhauer et al., 2009; Anderson et al., 2013; Barrios-Garcia et al., 2014; Wood et al., 2015].

Подобный сценарий развития событий наблюдается в настоящее время в самшитовых лесах Западного Кавказа, подвергшихся в 2013–2017 гг. экспансии самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* Walker, 1859 (Lepidoptera, Crambidae: Spilomelinae). Вызвав массовую гибель самшитников Черноморского побережья, внедрение этого восточноазиатского вида чешуекрылых насекомых привело к проявлению динамических процессов в лесных фитоценозах. Формируя второй и третий ярусы широколиственных и смешанных лесов, самшит колхидский *Buxus colchica* Pojark до недавнего времени выполнял функцию эдификатора, определяющего условия произрастания сопутствующих ви-

дов [Mitchell et al., 2018]. Его гибель сопровождалась значительным осветлением нижних ярусов, и, как следствие, разрастанием живого напочвенного покрова, интенсивным возобновлением *древостоя главных пород*, внедрением чужеродных видов растений [Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Акатова и др., 2019].

Одним из удобных полигонов для изучения последствий экспансии *Cydalima perspectalis* и гибели *Buxus colchica* Черноморского побережья является территория Хостинской тисо-самшитовой рощи – одного из отделов Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова. Располагаясь в нижнем течении р. Хоста на границе с Хостинским административным районом г. Сочи, территория рощи подвержена инвазиям чужеродных растений из рудеральных сообществ города, а также видов интродуцентов (*Persica vulgaris* Mill., *Ficus carica* L., *Morus alba* L., *Elaeagnus pungens* Thunb. и др.), плоды и семена которых разносят птицы и экскурсанты [Цвигун, Тимухин, 2004; Акатова, Акатов, 2013; Цымбал, Трубачёва, 2016]. Непреднамеренный перенос семян чужеродных растений посетителями рощи на подошвах обуви и одежде, вероятно, происходит по развитой дорожно-тропичной сети. Источником поступления некоторых видов (*Euonymus japonicus* Thunb., *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H.Wendl., *Commelina communis* L., *Hibiscus syriacus* L. и др.) в естественные фитоценозы является культурная флора заповедника, используемая для декорации административных и хозяйственных объектов. В итоге, ещё к 2013 г. в пределах Хостинской тисо-самшитовой рощи было зарегистрировано 47 чужеродных видов растений (преимущественно на полянах и осветлённых участках леса, ветровалах), из которых 32 вида проникали в естественные растительные сообщества [Загурная и др., 2013]. Данная ситуация усугубляется постоянным увеличением видового богатства чужеродной флоры Черноморского побережья (в том числе за счёт натурализовавшихся растений), общее число видов которой к настоящему времени насчитывает около 170 [Tuniyev, Timukhin, 2017]. По другим данным

[Солтани, 2016], только древесных интродуцированных видов, способных к самостоятельному распространению на территории Сочинского Причерноморья, насчитывается более 160.

Несмотря на большое число литературных источников, описывающих распространение *Cydalima perspectalis* в странах Европы и Азии [Leuthardt, Baur, 2013; Nacambo et al., 2014; Nagy et al., 2017; Badano et al., 2019; Bras et al., 2019; и др.], сведения о последствиях гибели самшита для лесных экосистем представлены в основном работами российских исследователей, в которых отражены отдельные аспекты динамики растительного покрова [Литвинская, Савченко, 2016; Цымбал, Трубачёва, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Акатова и др., 2019]. Представление же о закономерностях внедрения чужеродных видов растений в лесные экосистемы после гибели *Buxus colchica*, факторах, ограничивающих инвазии, отсутствует. В то же время вопросы, связанные с инвазиевельностью растительных сообществ, их способностью противостоять биологическим инвазиям, в настоящее время вызывают острый интерес, как у научного сообщества, так и управленческих структур [Миркин, Наумова, 2002; Pyšek et al., 2012; Nunez-Mir et al., 2017; Wardle, Peltzer, 2017; и др.].

Цель данного исследования – выявить основные закономерности инвазионных процессов в лесных фитоценозах Хостинской тисо-самшитовой рощи на ранних этапах развития сукцессионного процесса после гибели *Buxus colchica*. Задачи: изучить видовой состав чужеродной флоры рощи; оценить характер распространения и относительную конкурентоспособность чужеродных видов растений в травяно-кустарничковом ярусе нарушенных лесных фитоценозов, а также факторы их определяющие; выявить относительный потенциал инвазиевельности этих сообществ.

## Материал и методика

Исследования проводили на южном макросклоне Западного Кавказа (Черноморское побережье, Хостинская тисо-самшитовая роща) (рис. 1).

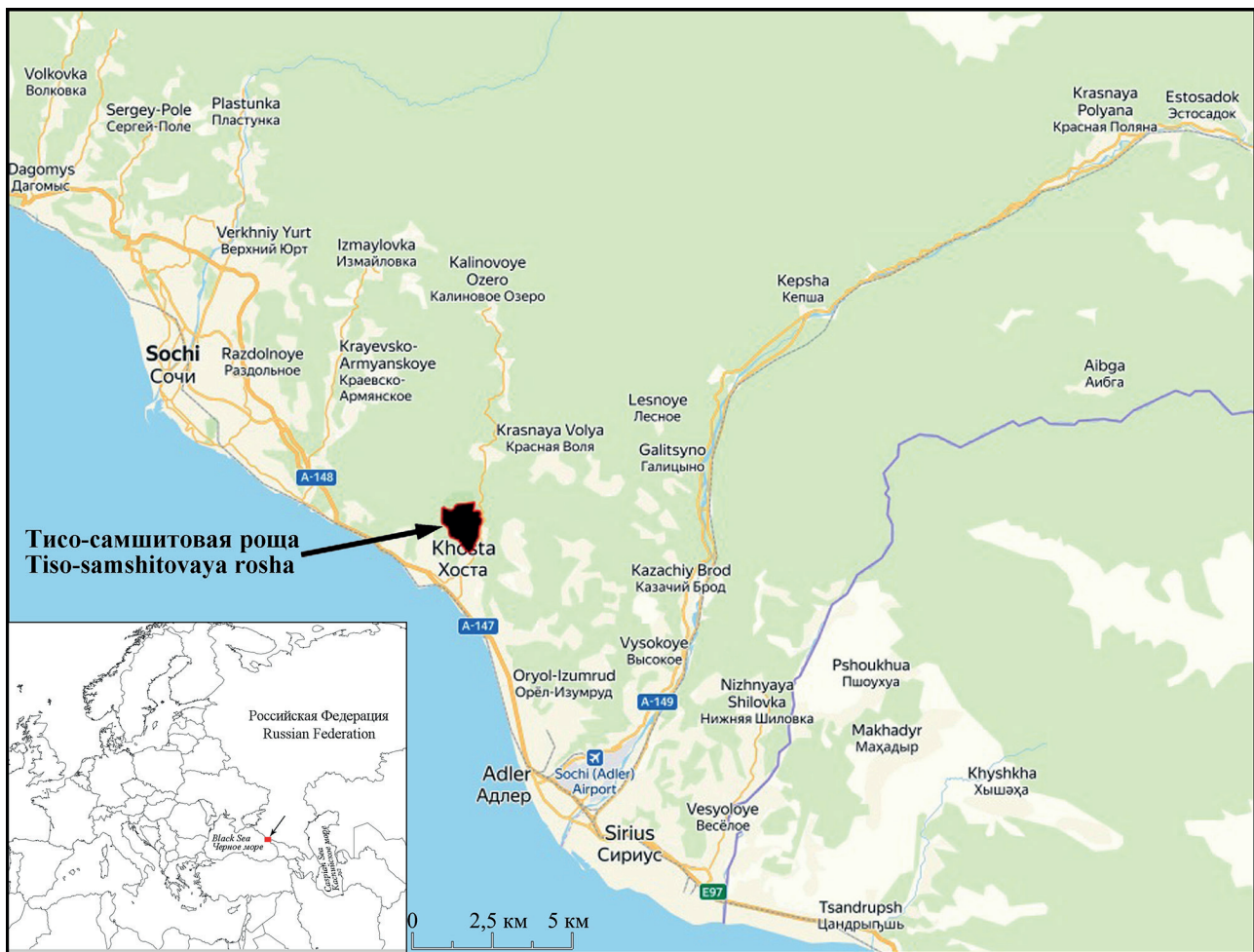


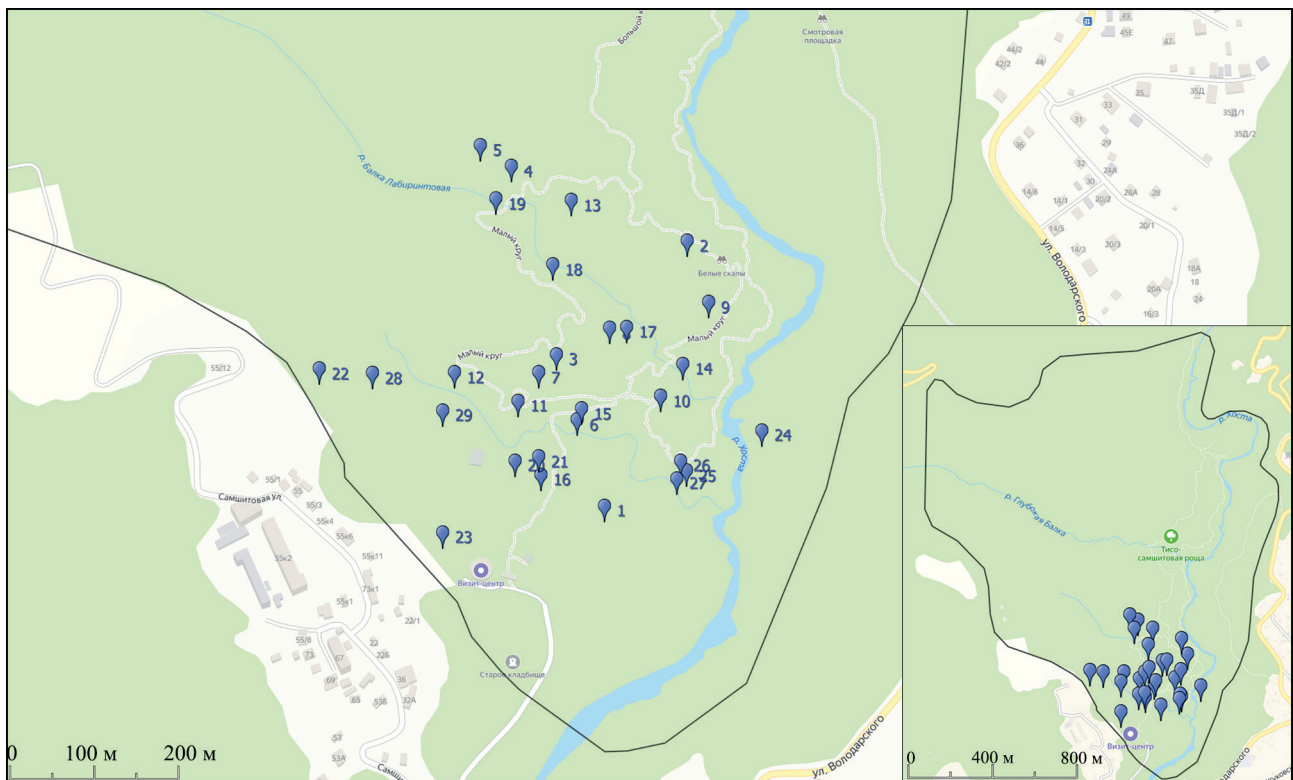
Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследований.

Природно-климатические условия данного района соответствуют влажной субтропической зоне с характерными обилием тепла (длительность безморозного периода 8–10 месяцев, среднегодовая температура воздуха +13.2 °С, средняя многолетняя температура января +6 °С, июля и августа – +23 °С), влажностью воздуха 95–98% и количеством осадков в среднем 1550 мм в год [Рыбак, 2016; Солтани, Рыбак, 2018]. Согласно литературным данным [Семагина, 1990; Дворецкая, 2010, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018], в бассейне р. Хоста на момент массового усыхания самшит в основном был распространён в лесах из *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Tilia begoniifolia* Steven, *Taxus baccata* L., *Acer campestre* L. и *A. laetum* C.A. Mey., *Quercus iberica* Steven. В разреженном подлеске встречались *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Staphylea colchica* Steven, напочвенный покров формировали рассеянно произрастающие *Ruscus colchicus*

*Yeo*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, *Sambucus nigra* L., *Sanicula europaea* L. Общее проективное покрытие растений травяно-кустарничкового яруса не превышало 35%, широко были представлены леса мёртвопокровного типа.

Описание лесных фитоценозов проводилось в течение 2018 и 2019 гг. (в мае, июле и октябре) на 29 пробных площадках площадью 400 м<sup>2</sup> (ПП), в пределах которых были заложены (регулярным способом) 30 микроплощадок (МП) размером 0.5 м<sup>2</sup>. В качестве основного принципа, которым мы руководствовались при выборе участков под ПП, являлось наличие на участке погибших деревьев *Buxus colchica* (не менее 30% стволов от общего древостоя). Кроме того, их закладывали таким образом, чтобы охватить различные типы лесных сообществ (по доминирующим видам в травяно-кустарничковом ярусе) на разном удалении от тропинойной сети (рис. 2).





**Рис. 2.** Локалитеты пробных площадок в районе исследований.

Структуру древостоя на каждой ПП оценивали через соотношение числа стволов деревьев разных видов диаметром 30–90 см, сомкнутость крон определяли глазомерно [Неронов, 2002]. Пересчёт подроста проводили на ПП (400 м<sup>2</sup>). Для характеристики травяно-кустарничкового яруса на каждой ПП и микроплощадках отмечали виды травянистых растений и кустарничков, оценивали их проективное покрытие. На этой основе были определены значения следующих характеристик: общее число видов растений (N), в том числе чужеродных (N<sub>a</sub>), на ПП, их среднее число на микроплощадках (S и S<sub>a</sub>), общее проективное покрытие всех растений (C<sub>ov</sub>, %) и отдельно чужеродных видов (C<sub>ov<sub>a</sub></sub>, %), покрытие отдельных видов аборигенных и чужеродных растений, их встречаемость на площадках 0.5 м<sup>2</sup> (отношение числа микроплощадок, на которых обнаружен вид к общему числу площадок – F, %).

Для оценки относительной конкурентоспособности чужеродных видов на ПП использовали показатель Sa/ESa, где ESa = Na(S/N) – ожидаемое среднее число чужеродных видов на микроплощадках в том случае, если они равноценны с аборигенными с

точки зрения их способностей к расселению и выживанию. Соотношение Sa/ESa больше единицы свидетельствует о большей конкурентоспособности чужеродных видов по отношению к аборигенным, меньше единицы – наоборот [Акатов и др., 2009, 2012].

Потенциал инвазивности изученных сообществ (то есть вероятность внедрения в них новых чужеродных видов) оценивали через соотношение S/N [Акатов и др., 2009, 2012; Akatov, Akatova, 2010]. Сделано предположение, что этот показатель отражает относительный уровень полноты ценозов, рост которого обычно идёт в направлении достижения максимального видового разнообразия при минимально возможной численности особей (встречаемости) отдельных видов. Соответственно, чем выше значения N по отношению к S, тем ниже средняя встречаемость видов в ценозах, тем ниже вероятность внедрения в них новых видов, в том числе чужеродных, без вытеснения старых [Акатов и др., 2009, 2012; Akatov, Akatova, 2010].

Анализ данных был выполнен с использованием регрессионного анализа. Номенклатура видов дана в соответствии с междуна-

родной таксономической базой The Plant List [2019]. Исключение – название *Buxus colchica* Rojark., которое в указанной базе приводится как синоним *Buxus sempervirens* L.

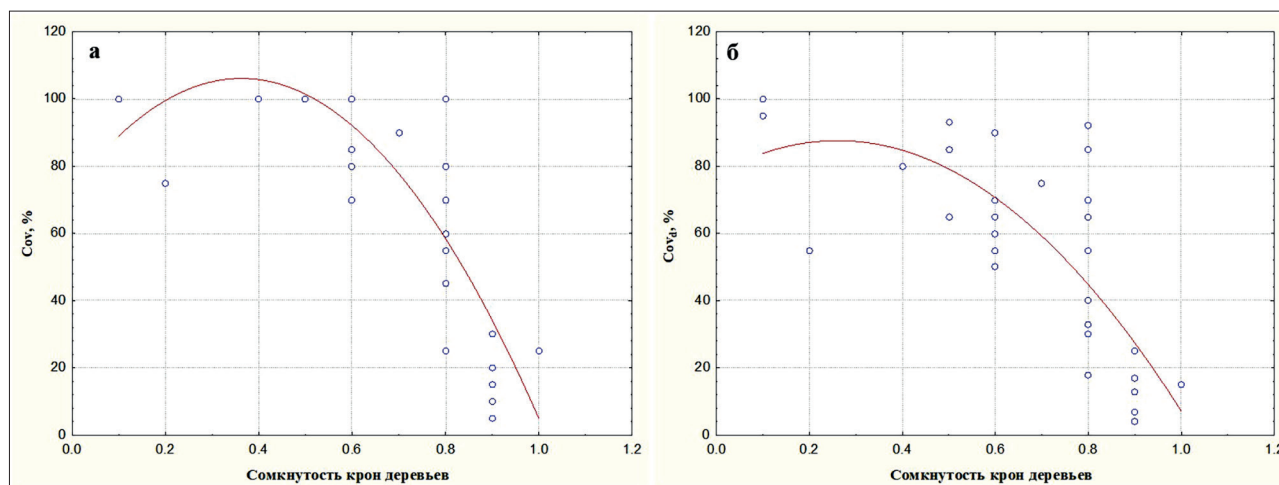
### Результаты и обсуждение

В 2018–2019 гг. на территории Хостинской тисо-самшитовой рощи были исследованы 29 участков лесных фитоценозов с погибшим *Buxus colchica* на удалении 2–120 м от тропиной сети (табл. 1). На месте некогда мёртвопокровных самшитников под пологом главных древесных пород и самшитников скальных отмечены лесные фитоценозы на разных стадиях формирования живого напочвенного покрова. При относительно разреженном древостое главных пород (в среднем 310 шт./га) низкая инсоляция в травяно-кустарничковом ярусе ранее была обусловлена затенением со стороны *Buxus colchica* с сомкнутостью крон 0.7–1 (в среднем 2134 шт./га взрослых деревьев и 995 шт./га подроста около 2 м высотой). Выпадение самшитового древостоя привело к осветлению нижних ярусов леса, распространению кустарничков и травянистых растений, возобновлению главных древесных пород [Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Акатова и др., 2019]. Как следует из наших данных, интенсивность этого процесса в значительной мере определяется сомкнутостью крон деревьев верхнего

**Таблица 1.** Соотношение между показателем сомкнутости крон деревьев основных пород и некоторыми количественными параметрами травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

Параметры	Модель	R <sup>2</sup>
Cov, %	$y = -248.87x^2 + 180.44x + 73.403$	0.670**
Cov <sub>d</sub> , %	$y = -154.13x^2 + 84.041x + 76.694$	0.556**
N	$y = -43.057x^2 + 47.881x + 2.5592$	0.461**
Na	$y = -13.803x^2 + 12.735x + 1.6$	0.296**
S	$y = -12.339x^2 + 12.475x + 0.4495$	0.541**
Sa	$y = -2.9052x^2 + 2.8507x + 0.0522$	0.274*
Sa/ESa	$y = 0.6882x + 0.4261$	0.191*
S/N	$y = -0.2719x^2 + 0.2034x + 0.2054$	0.164

*Примечание:* Cov и Cov<sub>d</sub>, % – общее проективное покрытие растений травяно-кустарничкового яруса всех видов и суммарное проективное покрытие двух содоминантов травяно-кустарничкового яруса на площадках 400 м<sup>2</sup>; N и Na – общее число, соответственно, всех видов и только чужеродных видов на площадках 400 м<sup>2</sup>; S – среднее число всех видов растений на микроплощадках 0.5 м<sup>2</sup>, Sa – среднее фактическое число чужеродных видов на площадках 0.5 м<sup>2</sup>; R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации; уровень достоверности: \*\* – p < 0.01, \* – p < 0.05.



**Рис. 3.** Соотношение между показателями сомкнутости крон деревьев основных пород, общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса Cov, % (а) и суммарного проективного покрытия двух наиболее обильных видов Cov<sub>d</sub>, % (б).

**Таблица 2.** Характеристика лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

№ ПП	Координаты: с. ш., в. д.	Высота над уровнем моря, м	Крутизна склона, °	Формула древостоя	Сомкнутость крон	L, м	Виды растений – доминанты живого напочвенного покрова
1	43.52810; 39.87600	32	5	7Б2Л1Гр	0.8	30	<i>Ruscus colchicus</i>
2	43.53090; 39.87720	102	5	8Я2Л	0.5	2	<i>Rubus anatolicus</i>
3	43.52970; 39.87530	98	10	8Я2Г	0.8	2	<i>Ruscus colchicus</i>
4	43.53168; 39.87465	146	5	5Я4Л1Гр	0.6	3	<i>Duchesnea indica</i>
5	43.53191; 39.87420	147	5	9Я1Гр	0.6	2	<i>Achnatherum virescens</i>
6	43.52901; 39.87560	51	10	5Л4Т1Б	0.8	35	<i>Ruscus colchicus</i>
7	43.52951; 39.87505	50	5	9Гр1Я	0.9	2	–
8	43.52998; 39.87608	79	10	6Л3Я1Гр	0.4	3	<i>Geranium robertianum</i>
9	43.53025; 39.87752	100	10	7Я2К1Л	0.7	10	<i>Ruscus colchicus</i>
10	43.52926; 39.87682	70	5	5Гр3Л2Я	0.6	3	<i>Vinca minor</i>
11	43.52921; 39.87475	63	15	4Б4Т2К	1	2	–
12	43.52951; 39.87382	76	5	5Б3К2Л	0.2	2	<i>Ruscus colchicus</i>
13	43.53133; 39.87552	117	5	8Б2Гр	0.9	4	–
14	43.52959; 39.87714	78	5	5Л3Гр2Я	0.5	20	<i>Geranium robertianum</i>
15	43.52913; 39.87567	35	5	5Л3Гр2Т	0.8	4	<i>Ruscus colchicus</i>
16	43.52843; 39.87508	54	5	7Г2Б1К	0.8	50	<i>Allium ursinum</i>
17	43.52999; 39.87633	77	5	5Гр3Я2Б	0.5	60	<i>Ruscus colchicus</i>
18	43.53065; 39.87525	96	10	4Г3Т2Б1К	0.8	2	–
19	43.53134; 39.87443	119	5	5Я4Л1Г	0.6	2	<i>Ruscus colchicus</i>
20	43.52858; 39.87470	63	5	6Г3Я1К	0.8	2	<i>Allium ursinum</i>
21	43.52862; 39.87505	66	5	7Г2К1Т	0.8	10	<i>Ruscus colchicus</i>
22	43.52955; 39.87186	157	10	5Г3Л1Я1Б	0.6	4	<i>Rubus anatolicus</i>

23	43.52782; 39.87365	67	5	4Т2Л2Г2Я	0.8	1	<i>Vinca minor</i>
24	43.52889; 39.87829	21	50	5Я3К2Б	0.1	120	<i>Ruscus colchicus</i>
25	43.52847; 39.87719	31	15	6Я2Д2К	0.6	40	<i>Ruscus colchicus</i>
26	43.52858; 39.87711	30	5	5Я5Л	0.1	50	<i>Rubus anatolicus</i>
27	43.52839; 39.87705	25	15	6Я2К1Д1Л	0.9	60	–
28	43.52950; 39.87263	80	10	7Г2Б1Т	0.9	100	–
29	43.52911; 39.87365	85	30	5Г4Б1Д	0.9	100	–

Примечание: № ПП – номер пробной площадки; L, м – расстояние от ПП до тропы; Б – бук (*Fagus orientalis*), Л – липа (*Tilia begoniifolia*), Гр – грабинник (*Carpinus orientalis* Mill.), Г – граб (*Carpinus betulus*), Я – ясень (*Fraxinus excelsior*), Т – тис (*Taxus baccata*), К – клён (*Acer campestre*), Д – дуб (*Quercus iberica*); прочерком «–» обозначено отсутствие в сообществе выраженного доминанта живого напочвенного покрова.

яруса. Между значениями этой характеристики и показателем общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса  $Cov$ , %, так же как суммарного проективного покрытия двух наиболее обильных видов (содоминантов)  $Cov_d$ , %, наблюдается статистически значимая отрицательная полиномиальная (второй степени) зависимость (табл. 1, рис. 3 а, б).

При низкой сомкнутости крон верхнего яруса 0.1–0.6 на 19 из 29 ПП (ПП2–6, 8–10, 12, 14–17, 19, 20, 22, 24–26) отмечено интенсивное распространение отдельных видов аборигенных и чужеродных растений травяно-кустарничкового яруса. Так, на девяти из указанных площадок (ПП3, 6, 9, 12, 15, 17, 19, 24, 25:  $Cov$  – 60–100%) практически монодоминантный напочвенный покров образует *Ruscus colchicus* (табл. 2, 3). Число видов нижнего яруса на данных ПП составляет 6–17, среднее число экземпляров подроста (*Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *C. orientalis* Mill., *Tilia begoniifolia*, реже *Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Taxus baccata*) высотой до 100 см варьирует в пределах 9–20 шт.

На ПП2, 22 и 26 ( $Cov$  – 60–100%) плотные заросли в нижнем ярусе формирует *Rubus anatolicus* Focke, число видов травяно-кустарничкового яруса составляет 7–18, число экземпляров подроста, как и в предыдущем случае, невелико – 5–16 шт.

На ПП10 ( $Cov$  – 100%) в качестве доминанта нижнего яруса леса выступает *Vinca minor* L., отмечено всего восемь видов кустарничков и травянистых растений, число экземпляров подроста (*Acer campestre*, *Carpinus orientalis*) – 19 шт.

Среди травянистых растений массовое распространение в нижнем ярусе получили *Geranium robertianum* L. (ПП8, 14:  $Cov$  – 85–100%), *Allium ursinum* L. (ПП16, 20:  $Cov$  – 85–90%), *Duchesnea indica* (Jacks.) Focke и *Achnatherum virescens* (Trin.) Banfi, Galasso & Bartolucci (ПП4 и 5:  $Cov$  – 80%). Число сопутствующих видов на данных ПП варьирует в пределах 12–21 (максимально в сообществах с *Duchesnea indica* и *Achnatherum virescens* – 20–21), возобновление главных древесных пород характеризуется наличием в среднем всего 15 побегов подроста.

Более выраженное затенение со стороны верхнего яруса замедляет разрастание живого напочвенного покрова. Так, при сомкнутости крон 0.7–1 значения показателя  $Cov$  не превышают 5–60% (ПП1, 7, 11, 13, 18, 21, 23, 27, 28, 29). При этом относительно высокие значения проективного покрытия растительности травяно-кустарничкового яруса на ПП1, 21, 23 (35–60%) обусловлены распространением под пологом леса теневыносливых видов *Ruscus colchicus* и *Vinca minor*. Для данных ПП при сомкнутости крон 0.8 отмечена наибольшая интенсивность возобновления

Таблица 3. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса на пробных площадках лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

Виды растений	Пробные площадки																												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Achnatherum virescens</i>	-	г	-	-	55	-	-	-	г	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	г	-	5	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	г	-
<i>Ajuga reptans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Allium ursinum</i>	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	70	-	-	-	-	60	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	-	г	-	г	-	-	-	-	г	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calystegia sylvestris</i>	г	1	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex pendula</i>	-	г	г	г	5	3	-	-	г	-	-	-	-	г	г	г	г	г	3	г	-	-	-	-	-	-	г	г	-
<i>Carex remota</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carpesium abrotanoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	г	-	г	-	-	-	-	-	г	-	-	-	г	-	-	г	-
<i>Chaerophyllum bulbosum</i>	-	г	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	5	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dentaria quinquefolia</i>	г	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	г	2	г	г	г	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dryopteris filix-mas</i>	2	-	г	г	-	-	-	-	г	-	4	5	г	-	1	г	-	г	-	г	-	2	-	5	-	4	-	г	г
<i>Fragaria viridis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galeobdolon caucasicum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galium aparine</i>	-	-	-	г	-	г	г	г	-	-	-	-	-	г	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geranium robertianum</i>	1	5	г	10	10	-	2	70	2	-	-	-	г	40	1	-	3	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geum urbanum</i>	г	г	г	2	г	-	-	3	-	-	-	г	г	г	-	-	г	г	г	-	-	г	г	-	-	-	-	г	-
<i>Glechoma hederacea</i>	-	1	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	г	-	-	-	-	-	г
<i>Hedera colchica</i>	3	-	1	-	-	г	г	-	-	-	-	10	-	г	5	г	2	-	-	г	10	-	5	4	2	-	г	3	1
<i>Helleborus caucasicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	г	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex colchica</i>	г	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	г	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inula conyza</i>	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-
<i>Luzula forsteri</i>	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oplismenus undulatifolius</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	10	5	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Виды аборигенной флоры



основных пород (соответственно, 2693, 1068, 813 побегов).

При максимальной сомкнутости крон 0.9–1 в составе мёртвопокровных лесов (ПП13, 28, 29) и мёртвопокровных лесов на начальных этапах разрастания живого напочвенного покрова (ПП7, 11, 18, 27) отмечены минимальные значения  $Cov$  – соответственно, 5–15% и 20–30%. На данных ПП число экземпляров подроста, вероятно, в силу неблагоприятного режима инсоляции, составляет всего 7–21 шт.

Гибель самшитников и осветление нижних ярусов лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи способствовали не только проявлению сукцессионных процессов, но и интенсивному проникновению под полог леса чужеродных видов растений. Наиболее полная сводка по чужеродной флоре рощи, составленная Т.В. Акатовой и В.В. Акатовым [Акатова, Акатов, 2013] в период, предшествующий инвазии *Cydalima perspectalis* и гибели самшитников, включает 47 видов. Из них 23 вида деревьев и крупных кустарников, большинство которых – натурализовавшиеся интродуценты. В ходе исследований нами отмечены 11 видов древесно-кустарниковой растительности из приведённого авторами списка. Среди них *Trachycarpus fortunei* H. Wendl. и *Ficus carica* L. (встречаемость 52.3 и 24.2%, 2–5 деревьев на ПП), *Gleditsia triacanthos* L., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Laurus nobilis* L., *Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steudel (встречаемость 6–9%, 1–4 экземпляра на ПП) и единично отмеченные *Aesculus hippocastanum* L., *Catalpa bignonioides* Walter, *Euonymus japonicus*, *Morus alba* L., *Robinia pseudoacacia* L. (1–2 экземпляра на ПП).

Кроме того, в приусловом лесу найдены два экземпляра ранее не указанного вида *Buddleja davidii* Franch., недалеко от входа в рощу – экземпляр *Rosa multiflora* Thunb. Среди не отмеченных нами 12 видов деревьев и кустарников – единично встречающиеся в роще *Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl., *Elaeagnus pungens*, *Ligustrum japonicum* Thunb., *Lonicera ligustrina* var. *yunnanensis* Franch., *Poncirus trifoliata* (L.) Rafin. *Cupressus lusitanica* Mill., а также произрастающие вдоль троп и на

смотровой площадке *Malus domestica* Borkh., *Persica vulgaris* Mill., *Amorpha fruticosa* L., *Morus nigra* L. и используемые для озеленения *Albizia julibrissin* Durazz, *Hybiscus syriacus* L. [Акатова, Акатов, 2013]. Таким образом, в составе чужеродной древесно-кустарниковой флоры тисо-самшитовой рощи на данный момент зарегистрировано 25 видов.

Однако более динамичным компонентом лесных фитоценозов рощи, в короткие сроки реагирующим на гибель самшитового яруса и изменение микроклиматических условий, являются травяно-кустарничковая растительность и лианы. Перечень таких видов во флористической сводке Т.В. Акатовой, В.В. Акатова включает 24 таксона [Акатова, Акатов, 2013]. Из них в 2018–2019 гг. нами не отмечены только два вида с локальным произрастанием – *Miscanthus sinensis* Anderss. и *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. В то же время найдено девять ранее не указанных видов растений (табл. 4). Среди них встреченные единично с низким проективным покрытием *Actinidia chinensis* Planch., *Sorghum halepense* (L.) Pers., *Xanthium albinum* (Widder) Scholz & Sukopp, *Eleusine indica* (L.) Gaertn и *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. Коэффициент встречаемости *Microstegium japonicum* (Miq.) Koidz., *Symphyotrichum graminifolium* (Spreng.) G.L. Nesom в настоящее время не превышает 7 и 21%, соответственно. Наибольший интерес среди новых для флоры рощи видов представляют *Bidens frondosa* L. и *Solidago canadensis* L. (встречаются на около 30% ПП), чаще произрастающие по обочинам троп, опушкам, у хозяйственных построек. Несмотря на всё ещё низкое проективное покрытие под пологом леса (до 3%), оба вида имеют тенденцию к распространению на территории рощи с формированием локальных зарослей.

Из ранее известных чужеродных видов рощи наибольшее распространение в лесных фитоценозах отмечено для *Duchesnea indica* (Andrews) Focke, *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Phytolacca americana* L. (28–59% ПП). Резкое увеличение обилия этих светолюбивых видов произошло вскоре после поражения самшитников [Резчикова, 2017; Акатова и др., 2019].

**Таблица 4.** Встречаемость чужеродных видов травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

Вид	F, %	Наличие в 2010 г.	Вид	F, %	Наличие в 2010 г.
<i>Abutilon theophrasti</i>	3.4	+	<i>Galinsoga parviflora</i>	10.3	+
<i>Acalypha australis</i>	3.4	+	<i>Microstegium japonicum</i>	6.9	–
<i>Actinidia chinensis</i>	3.4	–	<i>Oxalis corniculata</i>	3.4	+
<i>Amaranthus retroflexus</i>	3.4	+	<i>Oxalis stricta</i>	3.4	+
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	3.4	+	<i>Paspalum dilatatum</i>	13.7	+
<i>Bidens frondosa</i>	27.6	–	<i>Phyllostachys viridi-glaucescens</i>	3.4	+
<i>Commelina communis</i>	3.4	+	<i>Phytolacca americana</i>	27.6	+
<i>Conyza canadensis</i>	10.3	+	<i>Pseudosasa japonica</i>	3.4	+
<i>Digitaria sanguinalis</i>	3.4	–	<i>Pueraria lobata</i>	3.4	+
<i>Duchesnea indica</i>	58.6	+	<i>Solidago canadensis</i>	31.0	–
<i>Eleusine indica</i>	3.4	–	<i>Sorghum halepense</i>	3.4	–
<i>Erigeron annuus</i>	41.4	+	<i>Symphyotrichum graminifolium</i>	20.7	–
<i>Euphorbia maculata</i>	3.4	+	<i>Wisteria sinensis</i>	6.9	+
<i>Euphorbia nutans</i>	3.4	+	<i>Xanthium albinum</i>	3.4	–
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	3.4	+	–	–	–

*Примечание:* F, % – средний показатель встречаемости видов на пробных площадках (ПП). Данные о наличии/отсутствии видов на территории рощи в 2010 г. приведены по материалам Т.В. Акатовой и В.В. Акатова [Акатова, Акатов, 2013].

Таким образом, в настоящее время во флоре Хостинской тисо-самшитовой рощи зарегистрировано 58 видов чужеродных растений: 25 видов деревьев и кустарников, 29 видов травянистых растений и кустарничков, четыре вида лиан. С 2010 г. на территорию рощи проникли 9 новых видов чужеродных растений.

Ещё 13 видов, в настоящее время не известных для рощи, отмечены нами в её непосредственных границах (рудеральные придорожные сообщества населённого пункта Хоста – микрорайона г. Сочи), и в дальнейшем могут проникнуть на её территорию. Среди них сорные виды *Armoracia rusticana* P.G. Gaertn., В. Mey. & Scherb., *Bidens bipinnata* L., *Conyza sumatrensis* (Retz.) E. Walker, *Cuscuta campestris* Yunck., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Cyperus eragrostis* Vahl, *Eupatorium cannabinum* L., *Portulaca oleracea* L. и «беженцы» из культуры *Cosmos sulphureus* Cav., *Helianthus tuberosus* L., *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Mirabilis jalapa* L., *Rudbeckia fulgida* Aiton. Так, например, череда дваждыперистая *Bidens bipinnata*, входящая в список карантинных вредных организмов, отсутствующих

на территории Евразийского экономического союза [Единый перечень..., 2019], в октябре 2019 г. была выявлена в трёх придорожных сообществах. На участке между обочиной дороги и руслом р. Хоста проективное покрытие вида составляет 55% при средней высоте особей 1.2 м, в остальных точках отмечены 5–25 более низкорослых (15–30 см) растений в фазе цветения, реже начала обсеменения. Высокий репродуктивный потенциал ( $48.62 \pm 19.94$  соцветий на побеге) и эффективное распространение семян, цепляющихся за одежду, шерсть и т. п., вероятно, вскоре позволят виду внедриться на территорию рощи.

Количественный анализ видового богатства флоры травяно-кустарничкового яруса Хостинской тисо-самшитовой рощи выявил на ПП в среднем 13 (5–21) видов, из которых в среднем 3 (1–8) чужеродных и 10 (3–16) аборигенных (табл. 5). Средняя доля чужеродных видов, таким образом, составляет 24% (8–57%). Общее число видов на МП (S) составляет в среднем 2.62, число чужеродных видов  $S_a = 0.5$  (19%).



**Таблица 5.** Видовое богатство и насыщенность адвентивными видами исследованных лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

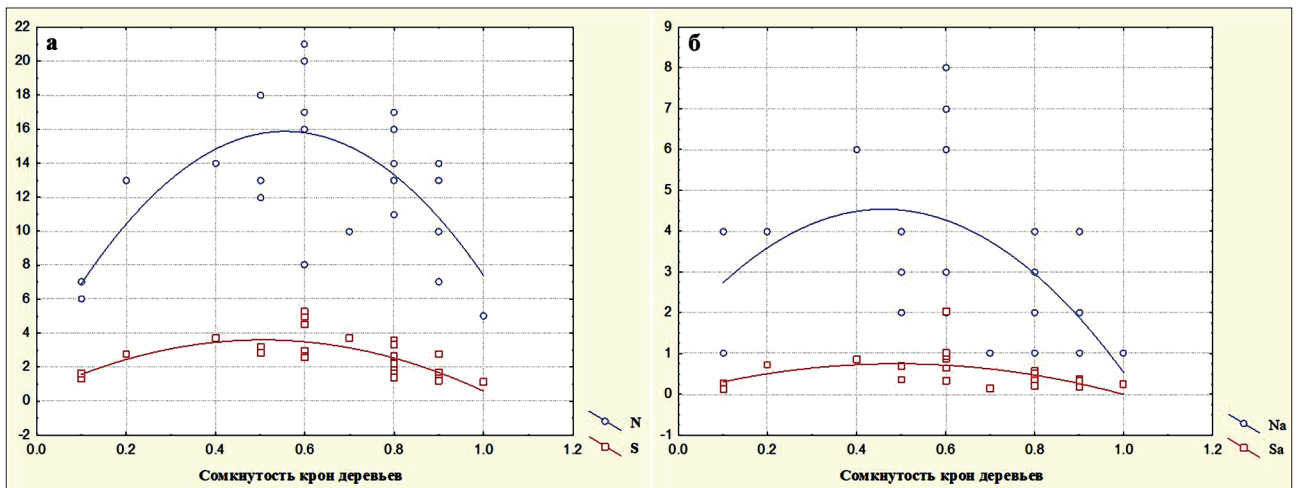
№ ПП	Cov, %	Cov <sub>a</sub> , %	Cov <sub>d</sub> , %	N	Na	S	Sa	ESa	Sa/ESa	S/N
1	45	3	33	16	4	2.23±0.66/30.98	0.24±0.10/40.02	0.52	0.47	0.13
2	100	8	85	18	4	3.18±1.02/32.10	0.71±0.36/46.27	0.72	1.01	0.18
3	100	2	92	14	2	1.82±0.52/34.96	0.25±0.11/35.14	0.26	0.96	0.13
4	85	65	60	20	7	5.25±1.73/33.04	2.04±0.51/31.64	1.84	1.11	0.26
5	100	10	65	21	8	4.96±1.04/20.86	0.89±0.41/48.34	1.73	0.52	0.22
6	70	5	55	11	2	2.32±0.61/26.36	0.32±0.18/38.42	0.42	0.76	0.21
7	20	1	17	10	2	1.43±0.44/43.52	0.36±0.15/29.46	0.29	1.22	0.14
8	100	15	80	14	6	3.71±0.94/25.23	0.86±0.38/42.37	1.59	0.54	0.27
9	90	1	75	10	1	3.71±1.15/30.96	0.14±0.06/29.35	0.37	0.38	0.37
10	100	5	70	8	2	2.96±0.84/30.39	0.33±0.12/21.08	0.74	0.45	0.37
11	25	1	15	5	1	1.11±0.31/28.45	0.25±0.13/42.16	0.22	1.13	0.22
12	75	5	55	13	4	2.75±0.65/23.47	0.73±0.25/27.33	0.85	0.86	0.21
13	10	1	7	14	4	1.21±0.32/30.41	0.39±0.15/34.52	0.35	1.13	0.09
14	100	25	65	12	2	2.86±0.80/28.12	0.36±0.19/39.73	0.48	0.75	0.24
15	80	2	70	11	3	1.61±0.50/30.88	0.5±0.21/48.35	0.44	1.14	0.15
16	100	1	85	13	1	2.21±0.69/30.99	0.36±0.18/37.27	0.17	2.10	0.17
17	100	2	90	13	3	3.18±1.02/32.10	0.36±0.20/42.36	0.73	0.49	0.24
18	25	2	18	14	3	3.61±1.07/29.55	0.50±0.23/35.24	0.77	0.65	0.26
19	100	5	90	16	3	4.50±0.96/21.38	0.64±0.27/34.38	0.84	0.76	0.28
20	80	5	65	17	4	2.64±0.83/31.26	0.57±0.17/25.36	0.62	0.92	0.16
21	55	1	40	14	2	1.36±0.36/31.17	0.21±0.13/47.32	0.19	1.11	0.09
22	80	5	55	16	6	2.64±0.78/29.52	0.93±0.21/27.18	0.76	1.23	0.13
23	60	1	30	17	4	3.36±0.87/25.91	0.52±0.19/30.44	0.67	0.77	0.17
24	100	1	95	6	1	1.32±0.38/31.99	0.13±0.06/25.11	0.22	0.59	0.22
25	70	4	50	17	6	2.57±0.79/30.73	1.02±0.32/30.67	0.86	1.19	0.14
26	100	2	100	7	4	1.61±0.44/30.88	0.29±0.16/37.25	0.92	0.31	0.23
27	30	1	25	10	1	2.75±0.84/30.70	0.21±0.12/45.33	0.28	0.78	0.28
28	15	0.5	13	13	1	1.68±0.47/31.89	0.18±0.06/26.85	0.13	1.38	0.13
29	5	1	4	7	2	1.21±0.42/34.41	0.32±0.15/46.75	0.35	0.93	0.17

*Примечание:* № ПП – номер пробной площадки; в таблице для показателей S и Sa приведены среднее значение признака ± его стандартное отклонение, через знак дроби – коэффициент изменчивости CV, %.

В целом, как следует из таблицы 1 и рисунков 4 а, б, между сомкнутостью крон деревьев основных пород и параметрами N, S, Na, Sa наблюдается статистически значимая унимодальная (полиномиальная второй степени) связь. Наиболее высокое видовое богатство травяно-кустарничкового яруса на ПП и МП (N и S), также, как и наибольшее число адвентивных видов (Na и Sa), наблюдается в фитоценозах с сомкнутостью крон верхнего яруса от 0.5 до 0.7. Можно предположить, что при относительно низкой сомкнутости крон

проникновению под полог леса, как аборигенных, так и чужеродных видов растений препятствует высокое проективное покрытие доминантов живого напочвенного покрова (биотический барьер), при относительно высокой сомкнутости крон – пониженная инсоляция (абиотический барьер).

Как видно из рисунка 5а, наиболее высокие значения S/N, то есть наиболее низкий уровень полнотности фитоценозов и, соответственно, наиболее высокий потенциал их инвазивности (вероятность проникно-



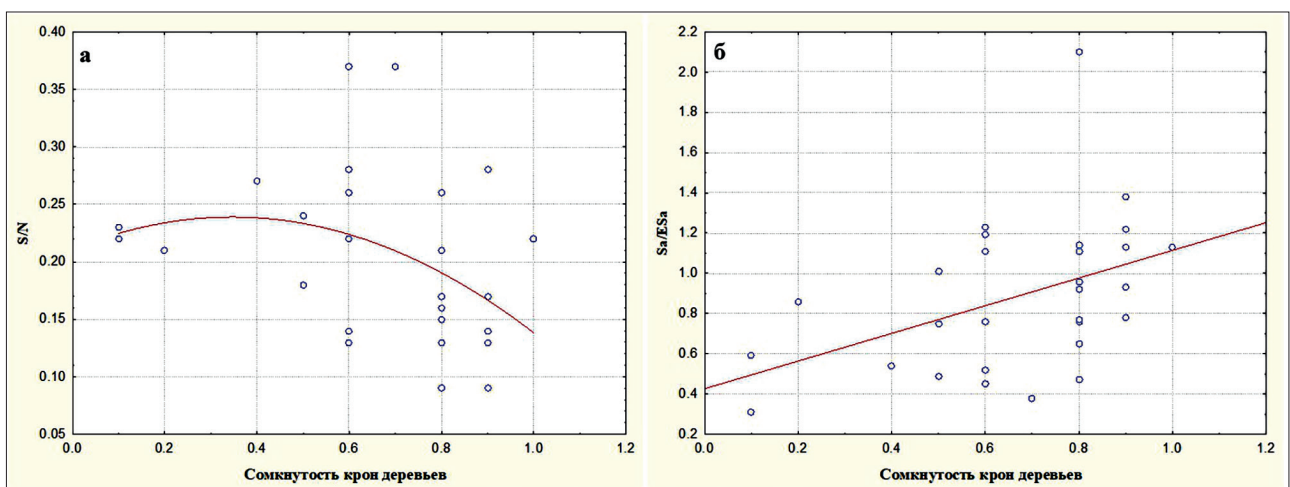
**Рис. 4.** Соотношение между показателями сомкнутости крон деревьев основных пород и видового богатства травяно-кустарничкового яруса: N и S – соответственно, число всех видов растений на площадках 400 и 0.5 м<sup>2</sup> (а); Na и Sa – число чужеродных видов на площадках 400 и 0.5 м<sup>2</sup> (б).

вения в сообщества в будущем новых, в том числе чужеродных, видов), также отмечены на ПП со средними значениями сомкнутости крон деревьев. Можно предположить, что это обусловлено ослабленными на данных ПП как биотическим, так и абиотическим барьерами: относительно низкой конкуренцией со стороны доминирующих видов и относительно высокой освещённостью. Однако, обратим внимание, что связь между сомкнутостью крон и значениями S/N статистически не значима (табл. 1).

Среднее значение показателя Sa/ESa для всех ПП – 0.88, то есть ниже единицы. Это позволяет предположить, что относительная конкурентоспособность чужеродных видов

на изученных участках леса в среднем ниже, чем аборигенных. В то же время, на 9 из 29 ПП фитоценологические позиции чужеродных видов можно оценить как более сильные, чем позиции аборигенных видов ( $Sa > ESa$ ). В настоящее время на таких ПП представлены фитоценозы как с развитым напочвенным покровом из *Allium ursinum*, *Rubus anatolicus*, *Ruscus colchicus*, *Duchesnea indica* (ПП4, 15, 16, 22, 25), так и мёртвопокровные леса на ранних этапах разрастания живого напочвенного покрова (ПП7, 11, 13, 28).

В целом же относительная конкурентоспособность чужеродных видов возрастает по мере увеличения сомкнутости крон деревьев верхнего яруса (табл. 1, рис. 5б). Та-



**Рис. 5.** Соотношение между показателем сомкнутости крон деревьев основных пород, инвазивностью сообществ травяно-кустарничкового яруса S/N (а) и относительной конкурентоспособностью чужеродных видов Sa/ESa (б).

ким образом, в условиях низкой инсоляции в фитоценозах рощи произрастает относительно небольшое число как чужеродных, так и аборигенных видов, однако первые при отсутствии выраженного угнетения со стороны доминантов живого напочвенного покрова успешнее осваивают пространство.

### Заключение

В настоящее время чужеродная фракция флоры Хостинской тисо-самшитовой рощи насчитывает 58 видов, из которых 25 видов деревьев и кустарников (в основном натурализовавшиеся интродуценты), 28 видов травянистых растений и кустарничков, 4 вида лиан. Из них в естественных фитоценозах рощи наиболее широко распространены *Duchesnea indica* и *Phytolacca americana*, в меньшей степени – *Bidens frondosa*, *Solidago canadensis*, *Pueraria lobata*, *Wisteria sinensis*, *Trachycarpus fortunei*, *Ailanthus altissima*, *Ficus carica*, *Laurus nobilis*, *Conyza canadensis*, *Erigeron annuus*, *Symphotrichum graminifolium*, *Microstegium japonicum*. В рудеральных сообществах, по обочинам дорог, вблизи построек расселяются *Acalypha australis*, *Paspalum dilatatum*, *Galinsoga parviflora*. Остальные виды на территории рощи встречаются единично и с незначительным покрытием.

В составе придорожных рудеральных фитоценозов из окрестностей Хостинской тисо-самшитовой рощи дополнительно отмечено ещё 13 чужеродных видов растений, которые в дальнейшем могут распространиться по её территории. Среди них особенно стоит отметить агрессивные инвазионные виды *Bidens bipinnata* (по официальным данным, отсутствующий на территории Евразийского экономического союза), *Helianthus tuberosus*, *Ipomoea purpurea*.

На пробных площадках Хостинской тисо-самшитовой рощи (400 м<sup>2</sup>) в настоящее время произрастает в среднем 3 (1–8) чужеродных вида растений травяно-кустарничкового яруса (около 23% от общего видового богатства), на микроплощадках – 0.5 (0.13–2.04) видов (19% от общего числа). Наибольшее число как чужеродных, так и аборигенных

видов растений на микроплощадках и пробных площадках отмечено при средних показателях сомкнутости крон деревьев верхнего яруса (от 0.4 до 0.7). Данные лесные сообщества, характеризующиеся достаточно благоприятным уровнем инсоляции в нижнем ярусе и относительно слабой конкуренцией со стороны доминантов напочвенного покрова, одновременно наиболее инвазибельны. При более низкой и высокой сомкнутости крон, вероятно, вследствие ограничения со стороны абиотического (низкая инсоляция) и биотического (высокая конкуренция со стороны доминантов растительного покрова) барьеров, под полог погибших самшитников внедряется меньшее число как аборигенных, так и чужеродных видов растений. При этом наибольшей относительной конкурентоспособностью чужеродные виды обладают в сообществах с высокой сомкнутостью крон деревьев, где из-за низкой освещённости в травяном ярусе отсутствуют хорошо выраженные доминанты.

Таким образом, в настоящее время распространение чужеродных видов растений по территории рощи в существенной степени определяется сомкнутостью крон деревьев главных пород, обуславливающей уровень инсоляции напочвенного яруса, проективное покрытие живого напочвенного покрова и степень доминирования в них определенных видов. Дальнейшее развитие сукцессионных процессов в лесных экосистемах Хостинской тисо-самшитовой рощи и связанное с ним возможное изменение данных параметров (например, благодаря интенсивному развитию подроста и кустарничкового яруса) могут привести к изменению характера распространения чужеродных видов. Полученные нами результаты являются основой для проведения мониторинга рассмотренных выше процессов.

### Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (рос-

сийский Западный и Центральный Кавказ)», а также при финансовой поддержке гранта РФФИ 18-04-00961.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели // Новые технологии. 2009. № 2. С. 89–93.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 2. С. 2–15. [Akotov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Zagurnaya Yu.S. Relative competitive of adventive plants in herbaceous communities of the Western Caucasus // Russian journal of biological invasions. 2012. Vol. 3. Issue 4. P. 235–242].
- Акатова Т.В., Акатов В.В. Распространение адвентивных видов растений в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 84–109.
- Акатова Ю.С., Резчикова О.Н., Грабенко Е.А. Отклик биоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи на гибель самшита колхидского // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на Западном Кавказе. Мат. Международ. конф. Нальчик, 2019. С. 94–95.
- Дворецкая Е.В. Влияние природно-климатических факторов на обилие и распределение подроста самшита колхидского // Лесоведение. 2010. № 4. С. 27–33.
- Дворецкая Е.В. Характеристика древостоев *Buxus colchica* и их состояние с 2005 по 2009 год // Труды Сочинского национального парка. 2016. Вып. 7. С. 41–53.
- Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза. 2019 (Электронный ресурс) // (<https://vniikr.ru/edinyij-perechen-karantinnyix-obektov-evrazijskogo-ekonomicheskogo-soyuza>). Про-верено 30.12.2019.
- Загурная Ю.С., Акатов В.В., Акатова Т.В. Инвазии адвентивных видов в растительные сообщества Хостинской тисо-самшитовой рощи // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 258–266.
- Литвинская С.А., Савченко М.Ю. К вопросу об инвазивности флоры Западного Кавказа // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 23–35.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Неронов В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе европейской России: Методическое пособие. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 139 с.
- Резчикова О.Н. Характер возобновления *Taxus baccata* на Западном Кавказе // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия Естественно-математические и технические науки. 2017. Т. 3, вып. 206. С. 88–94.
- Рыбак Е.А. Общая характеристика климата и климатообразующих факторов района исследований // Труды Сочинского национального парка. 2016. Вып. 7. С. 26–31.
- Семагина Р.Н. Растительность колхидских субтропических лесов Сочинского побережья Кавказа // Труды Кавказского государственного заповедника. 1990. Вып. 14. С. 33–44.
- Солтани Г.А. Адвентивная арборифлора Сочинского Причерноморья // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 42–55.
- Солтани Г.А., Рыбак Е.А. Прогнозирование направления сукцессии самшитников черноморского побережья Кавказа // Социальные, экономические, технологические и экологические аспекты устойчивого развития регионов России. Мат. Всерос. научн. конф. Сочи: Оптима, 2018. С. 275–281.
- Цвигун Н.Е., Тимухин И.Н. Видовой состав инвазийных растений тисо-самшитовой рощи // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Мат. V конф. молодых учёных. Сочи, 2004. С. 94–118.
- Цымбал Г.С., Трубочёва Т.А. К анализу флоры Хостинской тисо-самшитовой рощи Кавказского биосферного заповедника // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Мат. научно-технич. конф. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 177–179.
- Adigbli D.M., Anning A.K., Adomako J.K., Fosu-Mensah B.Y. Effects of *Broussonetia papyrifera* invasion and land use on vegetation characteristics in a tropical forest of Ghana // Journal of Forestry Research. 2019. Vol. 30. Issue 4. P. 1363–1373. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0691-9>
- Akatov V.V., Akatova T.V. Saturation and invasion resistance of non-interactive plant communities // Russian Journal of Ecology. 2010. Vol. 41. № 3. P. 229–236.
- Anderson C.B., Lencinas M.V., Wallem P.K., Valenzuela A.E.J., Simanonok M.P., Pastur G.M. Engineering by an invasive species alters landscape-level ecosystem function, but does not affect biodiversity in freshwater systems // Diversity and Distributions. 2013. Vol. 20. Issue 2. P. 214–222. <https://doi.org/10.1111/ddi.12147>
- Badano D., Caracciolo D., Mariotti M., Raineri V. Destruction of a protected habitat by an invasive alien species:

- the case of *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) in the box tree formations of Liguria (North-West Italy) (Lepidoptera: Crambidae) // SHILAP. 2019. Vol. 47. Issue 185. P. 87–95.
- Barrios-Garcia M.N., Classen A.T., Simberloff D. Disparate responses of above- and belowground properties to soil disturbance by an invasive mammal // *Ecosphere*. 2014. Vol. 5(4). Art. 44. P. 1–13.
- Bras A., Avtzis D.N., Kenis M., Li H., Véték G., Bernard A., Courtin C., Roussele J., Roques A., Auger-Rozenberg M.-A. A complex invasion story underlies the fast spread of the invasive box tree moth (*Cydalima perspectalis*) across Europe // *Journal of Pest Science*. 2019. Vol. 92. Issue. 3. P. 1187–1202. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01111-x>
- Eisenhauer N., Partsch S., Parkinson D., Scheu S. Invasion of a deciduous forest by earthworms: changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation // *Soil Biology and Biochemistry*. 2009. Vol. 39. P. 1099–1110. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.12.019>
- Kenis M., Auger-Rozenberg M.-A., Roques A., Timms L., Péré Ch., Cock M.J.W., Settele J., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Ecological effects of invasive alien insects // *Biological Invasions*. 2009. Vol. 11. P. 21–45. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9318-y>
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Transformation of taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four-eyed fir bark beetle Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015. Vol. 6. Issue 2. P. 94–108. <https://doi.org/10.1134/S207511715020058>
- Leuthardt F.L.G., Baur B. Oviposition preference and larval development of the invasive moth *Cydalima perspectalis* on Five European Box-Tree Varieties // *Journal of Applied Entomology*. 2013. Vol. 137. P. 437–444.
- Liebholt A.M., Brockerhoff E.G., Kalisz S., Nuñez M.A., Wardle D.A., Wingfield M.J. Biological invasions in forest ecosystems // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. P. 3437–3458. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1458-5>
- Lovett G.M., Canham C.D., Arthur M.A., Weathers K.C., Fitzhugh R.D. Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in Eastern North America // *BioScience*. 2006. Vol. 56. Issue 5. P. 395–405. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0395:FERTEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0395:FERTEP]2.0.CO;2)
- Mitchell R., Chitanava S., Dbar R., Kramarets V., Lehtijärvi A., Matchutadze I., Mamadashvili G., Matsiakh I., Nacambo S., Papazova-Anakieva I., Sathyapala Sh., Tuniyev B., Véték G., Zukhbaia M., Kenis M. Identifying the Ecological and Societal Consequences of a Decline in *Buxus* forests in Europe and the Caucasus // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, Issue 12. P. 3605–362. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1799-8>
- Nacambo S., Leuthardt F.L.G., Wan H., Li H., Haye T., Baur B., Weiss R.M., Kenis M. Development Characteristics of the Box-tree Moth *Cydalima perspectalis* and its Potential Distribution in Europe // *Journal of Applied Entomology*. 2014. Vol. 138. Issue 1–2. P. 14–26. <https://doi.org/10.1111/jen.12078>
- Nagy A., Szarukán I., Csabai J., Molnár A., Molnár B.P., Kárpáti Z., Tóth M. Distribution of the Box Tree Moth (*Cydalima perspectalis* Walker 1859) in the North-Eastern Part of the Carpathian Basin with a New Ukrainian Record and Hungarian Data // *EPP0 Bulletin*. 2017. Vol. 47(2). P. 279–282. <https://doi.org/10.1111/epp.12384>
- Nunez-Mir G.C., Liebhold A.M., Guo Q., Brockerhoff E.G., Jo I., Ordóñez, Fei S. Biotic resistance to exotic invasions: its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. P. 3287–3299. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1413-5>
- Økland B., Erbilgin N., Skarpaas O., Christiansen E., Långström B. Inter-species interactions and ecosystem effects of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles // *Biological Invasions*. 2011. Vol. 13. P. 1151–1164. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9957-2>
- Price M.F., Gratzer G., Duguma L.A., Kohler Th., Maselli D., Romeo R. Mountain forests in a changing world-realizing values, addressing challenges. Rome: FAO/MPS and SDC, 2011. 84 p.
- Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilà M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment // *Global Change Biology*. 2012. Vol. 18. P. 1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- Rai P.K. Paradigm of plant invasion: multifaceted review on sustainable management // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2015. Vol. 187. P. 759. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4934-3>
- Shearer B.L., Crane C.E., Fairman R.G., Dunne C.P. Ecosystem dynamics altered by pathogen-mediated changes following invasion of woodland and *Eucalyptus marginata* forest biomes of south-western Australia by *Phytophthora cinnamomi* // *Australasian Plant Pathology*. 2009. Vol. 38. Issue 4. P. 417–436. <https://doi.org/10.1071/AP09018>
- The Plant List. (Electronic resource) // (<http://www.the-plantlist.org>). Accessed 27.12.2019.
- Tuniyev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea coast (Russia) // *Nature Conservation Research*. 2017. Vol. 2. Issue 4. P. 2–25.
- Wardle D.A., Peltzer D.A. Impacts of invasive biota in forest ecosystems in an aboveground–belowground context // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. Issue 11. P. 3301–3316. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1372-x>
- Wood J., Dickie I.A., Moeller H.V., Peltzer D.A., Bonner K.I., Rattray G., Wilmshurst J.M. Novel interactions between non-native mammals and fungi facilitate establishment of invasive pines // *Journal of Ecology*. 2015. Vol. 103. P. 121–129. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12345>

# DISTRIBUTION OF PLANT ALIEN SPECIES IN FOREST COMMUNITIES OF KHOSTA YEW-BOXWOOD GROVE OF THE CAUCASUS STATE NATURAL BIOSPHERE RESERVE AFTER DESTRUCTION OF *BUXUS COLCHICA* POJARK

© 2020 Pshergusov R.H.\*, Chadaeva V.A.\*\*

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences,  
Nalchik 360051, Russia

e-mail: \*p\_rustem@inbox.ru; \*\*v\_chadayeva@mail.ru

In the early stages of succession processes caused by the destruction of *Buxus colchica*, 58 species of alien plants have been noted on the territory of the Khosta yew-boxwood grove, 14 of which introduces actively into natural forest communities. The number of alien flora species growing on test plots (400 m<sup>2</sup>) is 1–8 (8–57% of total species richness). The largest number of alien species has been noted in forest communities with tree crowns density of the upper forest layer from 0.4 to 0.7. The lower forest layer of such communities has formed under conditions of relatively good illumination and a relatively low projective cover of dominants. At that, alien species are most competitive in forest communities with a high tree crowns density, where, due to low illumination, there are no well-defined dominants in the lower layer.

**Key words:** Khosta yew-boxwood grove, *Cydalima perspectalis*, invasibility, saturation of phytocenoses.

## РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *FRAXINUS PENNSYLVANICA* MARSH. В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ГОРОДА БРЯНСКА

© 2020 Холенко М.С.\*, Семенищенков Ю.А.

Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского, г. Брянск 241036, Россия;  
e-mail: \*marina.holenko@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.07.2020. После доработки 30.10.2020. Принята к публикации 11.11.2020.

В условиях городских лесных насаждений чужеродный вид *Fraxinus pennsylvanica* имеет высокий репродуктивный потенциал: для вида характерно интенсивное семенное размножение, активное распространение семян. Однако прорастание требует достаточно специфичных условий, которые встречаются преимущественно в пойменных экосистемах и изредка – в мезофитных и ксерофитных городских местообитаниях. Интенсивное вегетативное возобновление позволяет ясеню пенсильванскому длительное время задерживаться в местообитаниях, в том числе после нарушений, однако малоэффективно для быстрого распространения вида и захвата новых территорий.

*F. pennsylvanica* активно внедряется в естественные и полуестественные сообщества, выступает в качестве эдификатора и доминанта, вытесняет виды природной флоры и/или препятствует их возобновлению. Тем не менее, эти черты проявляются не во всех местообитаниях, а преимущественно в условиях речных долин, в том числе в лесных культурах, которые имеют упрощённую структуру.

Вызывает опасение возможное случайное распространение диаспор *F. pennsylvanica* в речные поймы птицами и человеком, что может приводить к массовому распространению данного вида с последующей угрозой биоразнообразию речных долин.

**Ключевые слова:** *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., репродуктивный потенциал, натурализация, Брянская область.

### Введение

*Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (*F. lanceolata* Borkh., *F. americana* auct. Fl. Ross. p. p., non L., *F. pubescens* Lam.) – североамериканский вид, интродуцированный в Среднюю Россию, где его высокая активность в качестве инвазионного отмечена во всех регионах [Виноградова и др., 2010]. В пределах естественного ареала типичные местообитания вида – речные долины, реже – болота, низины, подверженные частым подтоплениям и затоплениям. Предпочитает плодородные слабокислые супесчаные почвы; нередко поселяется как пионерный вид на аллювиальных почвах [Stewart, Krajicek, 1973; Burns, Honkala, 1990; Brakie, 2013]. Указываются некоторые древесные породы, обычно растущие вместе с *F. pennsylvanica* в естественных местообитаниях: *Acer negundo*, *A. rubrum*, *Carya illinoensis*, *Populus deltoides*, *P. tremuloides*, *Salix nigra*, *Ulmus americana*; на склонах речных долин форми-

рует сообщества с участием *Acer rubrum*, *Ulmus americana* [Burns, Honkala, 1990; Harvey, Kennedy, 1990].

В литературе отмечается инвазия *F. pennsylvanica* в естественные растительные сообщества разных регионов Европы [Vicherek et al., 2000; Csiszár, Bartha, 2004; Drescher, Prots, 2005, 2016; DASIE..., 2020].

В пределах вторичного ареала в Средней России яшень осваивает рудеральные местообитания, растёт на городских пустырях, в оврагах, на дорогах и обочинах, выемках грунта, у фундаментов зданий, в карьерах и даже на степных и меловых склонах [Виноградова и др., 2010]. Отмечается его инвазия в пойменные леса [Овчаренко, Золотухин, 2003; Булохов, Харин, 2008; Панасенко, 2009, 2013; Виноградова и др., 2010; Булохов, Онофрейчук, 2018; Холенко и др., 2019]; в некоторых областях Средней России существенно изменяет состав и структуру растительных сообществ, в которые внедряется [Панасенко, 2013].

Указания на успешную интродукцию *F. pennsylvanica* в Брянской обл. и г. Брянске имеются с 1970-х гг. П.З. Босек [1975. С. 328] отмечал «хорошо развитые» его экземпляры в Брянске, Трубчевске и в парке «Любин хутор» (Новозыбковский р-н), не указывая при этом на натурализацию вида. Позднее автор отнёс этот вид к «наиболее распространённым экзотам» в области [Босек, 1985. С. 22]. Как «интродуцент» *F. pennsylvanica* приводился для парков и придорожных посадок на Брянщине без точных локалитетов [Булохов, Величкин, 1998]. В качестве редкого «адвентивного» вида указан для заповедника «Брянский лес» [Евстигнеев, Федотов, 2007]. Отмечено внедрение вида в естественные сообщества и образование самосева в рудеральных местообитаниях в г. Брянске [Панасенко, 2009]. Анализируя дендрофлору усадебных парков области, Е.П. Елисеенко и Н.Н. Панасенко [2012] указывают ясень пенсильванский как широко распространённый «интродуцент» (в 10 парках из 26). Отмечался в посадках усадебного парка виллы Д. Сапозкова (Клинцовский р-н) [Петренко и др., 2016]; на территории памятника природы «Добруньские склоны» [Емельяшина и др., 2016]. Гербарные материалы по данному виду в Гербарии Брянского госуниверситета (BRSU) немногочисленны и относятся только к г. Брянску.

В 1957 и 1962–1963 гг. в долинах рек Десны и её притока Снежети в Брянске созданы культуры *F. pennsylvanica*, где отмечено семенное возобновление и формирование благонадёжного подроста [Булохов, Харин, 2008; Рубцов, Савельева, 2008]. На основе сведений о распространении ясеня в поймах этих рек Н.Н. Панасенко [2009] отнёс *F. pennsylvanica* в Брянске к эргазиофитам и агрофитам.

В последнее десятилетие интерес к сообществам, сформированным в культурах ясеня и с его участием в Брянской обл., существенно возрос в связи с инвентаризацией растительности областного центра на основе метода Ж. Браун-Бланке [Семенищенков, 2006, 2009; Булохов, Харин, 2008; Булохов, Онофрейчук, 2018; Холенко и др., 2019]. Обзор фитоценологических связей вида, важных для

характеристики его экологии в нашем регионе, ранее уже проводился авторами [Холенко и др., 2019]. Изучалась аллелопатическая активность ясеня в лабораторных условиях [Изоткин, Холенко, 2020].

Цель настоящей статьи – оценить репродуктивные возможности *F. pennsylvanica* в пределах вторичного ареала в Брянской обл.

## Материалы и методы

В 2018–2019 гг. авторами проведено выявление местонахождений *F. pennsylvanica* в г. Брянске и выполнена оценка следующих показателей репродуктивной биологии вида.

**1. Семенная продуктивность** интродуцированных растений ясеня оценена путём подсчёта числа семян на 4 участках, описание которых даётся ниже (рис. 1).

Участок 1 (табл. 1, 1; рис. 1, 1). Посадки в правобережной пойме р. Десна у завода «Брянский Арсенал» в г. Брянске, 53.257219° с. ш., 34.392088° в. д., 7.08.2019. Насаждения имеют простую структуру: верхний подъярус древостоя сформирован *F. pennsylvanica*, иногда с небольшой примесью *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Populus tremula*. Во втором подъярусе обильны *Acer negundo* и *F. pennsylvanica*. Общая сомкнутость древостоя составляет 80–90%. Подлесок сомкнутостью 10% представлен подростом обоих перечисленных видов с участием *Sorbus aucuparia*. Травостой сильно мозаичен и угнетён из-за высокого затенения (его проективное покрытие – не более 30%). Наиболее обильны: *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens parviflora*, *Lysimachia nummularia*, *Rubus caesius*. Моховой покров отсутствует; есть отдельные куртинки *Amblystegium serpens*, *Atrichum undulatum*, *Sciuro-hypnum curtum*. Опад мощностью 1–5 см сформирован в основном листьями *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Fraxinus pennsylvanica* с преобладанием *Quercus robur*. Имеются совершенно незадернованные мертвопокровные участки, в том числе лишённые подстилки. Почвы пойменные дерновые супесчаные, свежие.

В пределах данного участка были заложены по 10 площадок в центре лесного массива (табл. 1, 1, вариант а) и в окнах древостоя



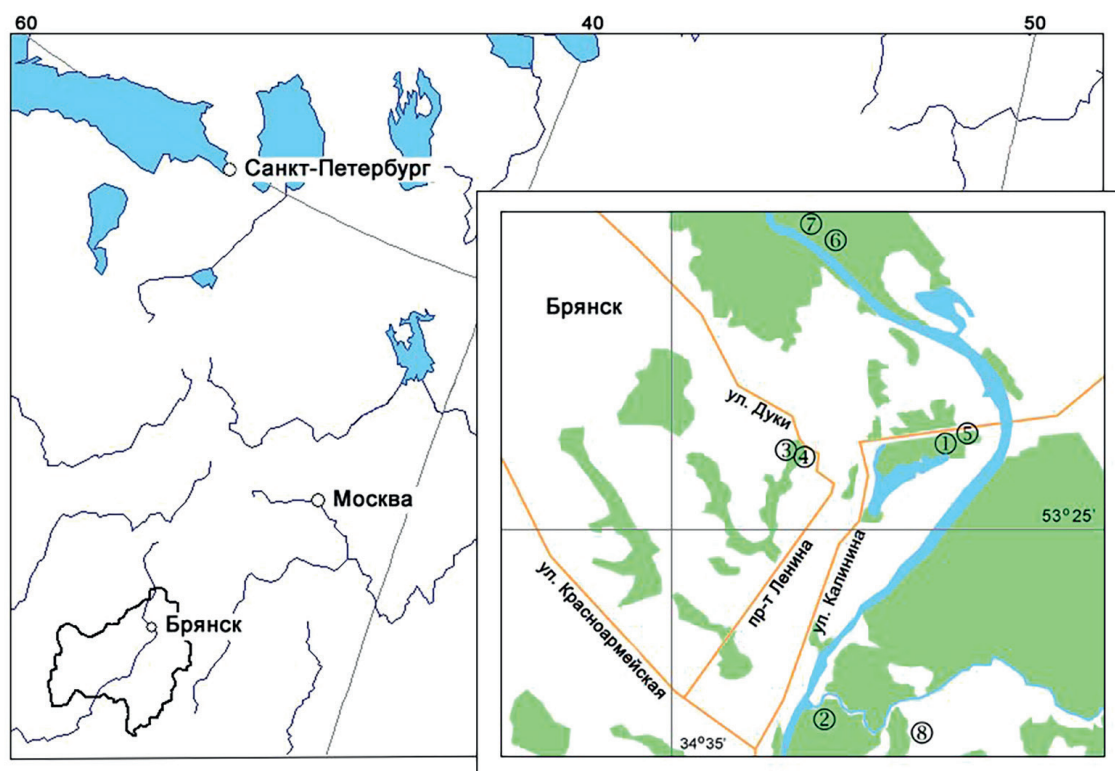


Рис. 1. Локализация участков, на которых проводились исследования в г. Брянске (обозначения в тексте).

Таблица 1. Показатели семенной продуктивности и возобновления *F. pennsylvanica*

Участки	1		2	3	4
Варианты	а	б	–	–	–
Среднее число семян на площадке в 1 м <sup>2</sup> , шт	126±24	130±26	160±35	546±56	623±52
Жизнеспособность семян, %	88.0		84.2	82.5	87.5
Среднее число проростков текущего года, шт	6±3.1	12±5.5	5±1.5	7±2.5	24±8.1
Доля числа проростков от общего числа семян на площадке, %	4.5	15.6	3.0	1.7	3.8

(табл., 1, 1, вариант б), сформировавшихся после выпадения немногочисленных погибших или спиленных деревьев ясеня, вокруг их старых пней.

Участок 2 (табл. 1, 2; рис. 1, 2). Посадки в блюдцеобразной низине в левобережной пойме р. Десна у впадения в неё р. Снежить, восточнее ул. Нижняя Заречная в г. Брянске, 53.234107° с. ш., 34.373934° в. д., 10.09.2019. Древостой одноярусный и сформирован исключительно *F. pennsylvanica* с сомкнутостью 70%. В подлеске – подрост *Acer negundo*, *F. pennsylvanica* (наиболее обилен), *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Quercus robur* с сомкнутостью 8%. Травостой густой с преобладанием *Rubus caesius* и *Urtica dioica*, с участием характерных для пойменных широколиственных лесов *Filipendula ulmaria*,

*Geum rivale*, *Glechoma hederacea*, *Lysimachia vulgaris* и др. (проективное покрытие – 60%). Моховой покров полностью отсутствует. Опад мощностью 1–2 см сформирован в основном листьями *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Fraxinus pennsylvanica* с преобладанием *Quercus robur*; есть незадернованные мертвопокровные участки. Почвы пойменные дерновые супесчаные, свежие.

Участок 3 (табл. 1, 3; рис. 1, 3). Посадки в лесопарке «Лесные сараи» в г. Брянске по ул. Дуки, 53.256633° с. ш., 34.371007° в. д., 17.08.2019. Древостой сформирован исключительно *F. pennsylvanica* (посадки в рядах через 3 м, расстояние между рядами – 4 м). Сомкнутость 60%. Подлесок отсутствует. Травостой представляет собой смесь газонных злаков с участием рудеральных видов:

*Taraxacum officinale* agg., *Capsella bursa-pastoris*, *Polygonum aviculare* agg. и др. Проективное покрытие травяного яруса – 20%. Травостой нерегулярно скашивается. Опад убирается осенью и весной. Почвы серые лесные суглинистые, иногда вытапываемые.

Участок 4 (табл. 1, 4; рис. 1, 4). Там же, по соседству с предыдущим участком, 53.256662° с. ш., 34.371351° в. д., 17.08.2019. Отличается от предыдущего тем, что при строительстве памятника на почве был разбросан оставшийся песок слоем от 2 до 5 см. Проективное покрытие травяного яруса – 15%.

В пределах каждого участка были заложены случайным образом по 10 площадок в 1 м<sup>2</sup>; определено среднее значение числа всех семян после опадения на почву на площадке.

**2. Жизнеспособность** – количество полнозернистых здоровых семян, с характерной для данного вида окраской (индигокармин, водный раствор, 0.05%) зародыша и эндосперма, выраженное в процентах от общего числа семян, взятых случайным образом из общего количества для анализа (100 в 4 повторностях) [ГОСТ..., 1995].

**3. Всхожесть семян** ясеня была изучена двумя способами.

1) В лабораторных условиях. В связи с отсутствием в РФ ГОСТ на определение всхожести семян для данного вида, использована методика, принятая в работе J.A. Ashley [2000]. Семена обеззараживали в течение 30 минут в 1%-м растворе NaClO, содержащем две капли Tween 20 на 1 литр раствора. Затем их промывали в дистиллированной воде в течение 5 минут. Затем 250 семян проращивались в закрытом грунте в теплице Брянского госуниверситета. Семена погружались в прокалённую почву на глубину 1 см. Почва обильно увлажнялась отстоянной водопроводной водой. Прорастанием считалось появление на поверхности почвы зелёных семядолей. Учёты прорастания производились на 10-й, 14-й, 17-й, 24-й и 28-й день [по: Ashley, 2000].

2) Установлена всхожесть и охарактеризован рост проростков при выращивании ясеня из семян в открытом грунте на экспериментальном участке Брянского госунивер-

ситета в 2019 г. без заделки в почву (условия, приближённые к природным). Почвы серые лесные, суглинистые, свежие, не пересыхающие в течение сезона. Участки расположены в условиях естественного затенения расположенными рядом деревьями. Производилась прополка сорняков каждые две недели. Семена ясеня были собраны на почве после естественной стратификации в феврале 2019 г. в лесопарке «Лесные сараи» г. Брянска и хранились в тканевых мешках при уличной температуре. Семена предварительно не замачивались и не освобождались от перикарпия.

Высев семян проведён 22.04.2019 на участках 3 м × 0.5 м в 5 вариантах, имитирующих условия различных возможных местообитаний, из расчёта:

а) 50 семян на 1 м<sup>2</sup>, укрытие прошлогодним смешанным опадом деревьев *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, без полива, подобные условия создаются в смешанных широколиственных лесах в г. Брянске;

б) 200 семян на 1 м<sup>2</sup>, открыто, без полива, имитируются условия городских парков с отсутствием сплошного напочвенного покрова и опада;

в) 200 семян на 1 м<sup>2</sup>, мульчирование почвой, без полива;

г) 8000 семян на 1 м<sup>2</sup> – массивный их слой, имитирующий условия, отмеченные на газонах и в парках в г. Брянске, открыто, без полива;

д) 200 семян на 1 м<sup>2</sup>, открыто, полив – 10 л воды на площадку еженедельно, имитация местообитаний с обильно увлажняемыми почвами.

Общее количество высеванных семян составило 12 975.

Число проростков определялось еженедельно. Прорастанием считалось появление на поверхности почвы зелёных семядолей [по: Ashley, 2000].

**4. Оценка естественного возобновления** *F. pennsylvanica* произведена на 50 пробных площадках в 1 м<sup>2</sup> в пределах тех же 4 участков, где проводилась оценка семенной продуктивности: выполнен подсчёт проростков текущего года в разных локальных экологических условиях.

Изучение состава ценопопуляций *F. pennsylvanica* осуществлялось на 4 участках в 400 м<sup>2</sup> в долине р. Десна в Брянске: 1) посадки ясеня в левобережной пойме р. Десна у завода «Брянский Арсенал» в г. Брянске, участок, прилегающий к насыпи автодороги (рис. 1, 5), 7.08.2019; 2) там же, в центре массива (рис. 1, 1), 7.08.2019; 3) посадки дуба на гриве в левобережной пойме р. Десна, памятник природы «Роща Соловьи» (рис. 1, б), 30.07.2019; 4) посадки ясеня, относительно пониженный участок вдоль пересыхающей старицы в левобережной пойме р. Десна, памятник природы «Роща Соловьи» (рис. 1, 7), 30.07.2019. Установлена онтогенетическая структура ценопопуляции ясеня; при учёте отмечены растения следующих морфолого-онтогенетических групп: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные высотой не более 50 см (*im*<sub>1</sub>), имматурные высотой не более 1.5 м (*im*<sub>2</sub>), виргинильные (*v*), среднегеративные (*g*<sub>2</sub>).

**5. Дана оценка внедрения *F. pennsylvanica*** в пойменные леса; для этого выполнено геоботаническое описание сообществ, в которые произошла инвазия вида и описаны последствия этого внедрения в составе и структуре сообществ.

Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову [1995], мохообразных – по М.С. Игнатову и др. [Ignatov et al., 2006].

### Результаты и обсуждение

**Семенная продуктивность.** По результатам подсчёта, на участках 1 и 2 наблюдались близкие значения числа семян на площадках (табл. 1). Эти данные превышают приводимый для *F. pennsylvanica* показатель в 60 семян/м<sup>2</sup> в год для северо-востока США (район Великих озёр) [McEuen, Curran, 2004]. Семенную продуктивность ясеня можно оценить как высокую. Семена сохраняются в почве и подстилке и способны прорасти в течение нескольких лет, что способствует созданию банка семян.

Данные для участков 3 и 4 существенно отличаются от описанных выше. Здесь в условиях разреженного древостоя, отсутствия подлеска и низкорослого редкого травостоя

высока освещённость в приземном ярусе. Отмечены площадки с разным количеством семян ясеня на почве: от единичных до образующих сплошной слой толщиной 5–10 см. На отдельных площадках в конце апреля 2019 г. количество его семян превышало 3000 на 1 м<sup>2</sup> [Холенко и др., 2019]. В целом семенную продуктивность ясеня можно оценить как очень высокую.

Важным критерием успешности семенного воспроизведения в ценопопуляции является жизнеспособность образующихся семян. Она оказалась высокой и близкой для всех описанных выше участков (табл. 1).

**Семенное возобновление.** Опадение плодов ясеня в Брянске наблюдается в период с ноября по июнь, однако наиболее массово оно происходит в феврале – апреле. Как и другие ясени, *F. pennsylvanica* относится к эванемохорам – растениям, семена которых в силу их абсолютной или относительной лёгкости могут разноситься воздушными течениями на большие расстояния [Левина, 1957]. Возможно распространение семян и талыми водами [Burns, Honkala, 1990], а также птицами.

Семена прорастают на тающем снегу в конце апреля – мае. Есть данные, что небольшая часть семян способна прорасти в год формирования до массового листопада [Виноградова и др., 2010]. Однако в литературе отмечается, что у ясеней наблюдается низкая всхожесть семян текущего года [Заугольнова, 1997]. В пределах естественного ареала некоторые семена *F. pennsylvanica* могут прорасти в текущем году, в то время как другие могут сохраняться без прорастания в течение нескольких лет. Данный покой объясняют комбинацией внутренних факторов и влиянием перикарпия [Bonner, 2008]. Следуя J. Ashley [2000], покой семян этого растения вызван тремя основными факторами: незрелые зародыши, внутренние химические и гормональные агенты и непроницаемые для кислорода перикарпии. В практике выращивания ясеня из семян производят частичное или полное разрушение перикарпия, однако в природе это происходит достаточно редко: семена опадают с неразрушенными оболочками на субстрат.

В литературе отмечается варьирование показателей всхожести у *F. pennsylvanica* [Preece et al., 1995; Ashley, 2000]. Считается, что он нуждается либо в холодной влажной стратификации, либо в комбинированной тепловой обработке с последующей стратификацией для преодоления покоя семян [Bonner, 1974; Young, Young, 1992]. Стандартная методика, используемая для дозревания зародышей у этого растения, – это «согревающая» обработка: семена выдерживают при температуре 20 °С в течение 60 дней. При стратификации семена хранят при 0–5 °С в течение 120 дней [Dirr, 1998]. В естественных условиях стратификация происходит на субстрате лишь после опадения плодов в период с поздней осени до конца весны [Виноградова и др., 2010].

Результаты эксперимента по *оценке всхожести семян в лабораторных условиях* приведены в таблице 2. Всхожесть семян в лабораторных условиях можно оценить как низкую.

**Оценка семенного возобновления в условиях полевого эксперимента.** В таблице 3 представлены данные контрольного подсчёта, произведённого 13.07.2019.

По результатам эксперимента, *F. pennsylvanica* продемонстрировал чрезвычайно низкую всхожесть семян (0–3.00%) (табл. 3). Наибольшая численность проростков отмечена на участке 5 с дополнительным поливом (3.00%). Вероятное объяснение данному факту – предпочтение ясенем условий обильного увлажнения для прорастания. Можно предположить положительный эффект от на-

хождения семян в объёмной рыхлой массе, предотвращающей испарение дефицитной влаги в условиях отсутствия полива. Это способствовало прорастанию отдельных семян в варианте 4. Следует отметить и интересный факт: всходы активно появлялись из семян в узких углублённых междурядьях между площадками, где застаивалась дождевая вода и было меньше её испарение (семена туда попали случайно; не учитывались при подсчётах).

**Оценка естественного семенного возобновления *F. pennsylvanica* в растительных сообществах.** Результаты оценки естественного возобновления ясеня представлены в таблице 1.

Число проростков текущего года на участках 1–3 соответствует низкой интенсивности семенного возобновления. На значительной их части всходы отсутствуют. Активным оно является в окнах древостоя, сформировавшихся после выпадения немногочисленных погибших или спиленных деревьев ясеня, вокруг их старых пней, где выше освещённость, по сравнению с остальным массивом (табл. 1, 1, б). Наибольшее же число проростков отмечено на участке 4 с искусственным песчаным сырым субстратом в разреженных насаждениях ясеня, при отсутствии подлеска и при низкой сомкнутости травостоя (табл. 1, 4).

Низкую интенсивность семенного возобновления можно объяснить несколькими причинами. С одной стороны, это высокое затенение под пологом леса. Несмотря на то, что взрослые растения *F. pennsylvanica* считаются теневыносливыми [Stewart, Krajcicek,

**Таблица 2.** Показатели семенной продуктивности и возобновления *F. pennsylvanica*

Дни учёта	10-й	14-й	17-й	24-й	28-й
Доля числа проростков от общего числа семян на площадке, %	1.6	1.6	1.6	5.2	6.2

**Таблица 3.** Результаты полевого эксперимента по проращиванию семян *F. pennsylvanica*

№ участка	1	2	3	4	5
Количество высеянных семян, шт/м <sup>2</sup> .	50	200	200	8000	200
Количество проростков, шт.	0	2	0	31	9
Всхожесть семян, %	0	0.67	0	0.26	3.00

1973], следуя Д.Н. Цыганову [1983], синэкологическая амплитуда этого вида смещена в сторону гелиофильности: 1–6 баллов по шкале освещённости (максимальное значение шкалы – 9, что соответствует наибольшему затенению). В пределах естественного ареала отмечается прорастание семян на участках без сомкнутого растительного покрова [Burns, Honkala, 1990].

Другая причина – недостаточное увлажнение субстрата. Несмотря на расположение в пределах речной долины, описанные участки 1 и 2 (табл. 1) не заливаются на протяжении нескольких лет. Это уже привело к обсыханию старичных озёр и существенной мезо- и ксерофитизации местообитаний пойменных лесов [Семищенко, Лобанов, 2019].

Известно, что семена ясеней могут повреждаться птицами [Юркевич, Адерихо, 1973]. Однако, учитывая определённую отрицательную роль перикарпия в прорастании, можно предположить, что частичное его повреждение птицами без травмирования внутреннего содержимого семени может, наоборот, способствовать прорастанию. Следует отметить, что в пределах естественного ареала плоды ясеня используют в пищу чёрный дрозд, зяблик, различные виды воробьиных птиц с крупными клювами (*Passeroidea*) [Twedt, Best, 2004; Brakie, 2013]. По нашим наблюдениям, в г. Брянске наиболее часто ясенем питаются снегири, которые, по-видимому, играют роль в его распространении. Мы наблюдали, что до массового опадения плодов с деревьев эти птицы поедают их, сидя на ветвях; после осыпания плодов на снег или почву – собирают на поверхности.

В качестве возможного фактора, ингибирующего прорастание семян, можно предположить засоление субстрата на газонах в связи со смывом NaCl-содержащих смесей с расположенных поблизости автодорог в зимний период.

**Особенности семенного возобновления в городских условиях.** Несмотря на обильное плодоношение, по-видимому, образование проростков *F. pennsylvanica* на мезофитных субстратах в городских насаждениях вызывает трудности. Об этом свидетельствуют данные подсчёта проростков на участках

3 и 4 (табл. 1), которые расположены на неподтопляемых территориях в городском парке, где субстрат нередко пересыхает в летний период.

Во время массового опадения семян (январь – апрель) они в некоторых случаях полностью покрывают газоны, обочины дорог, парковые дорожки, забивают локальные понижения, дефекты в асфальтовом покрытии, тротуарной плитке (рис. 2). В период таяния снега и подсыхания почвы (февраль – апрель) эти семена обычно не убирают с газонов, позднее участки очищают от семян и опада; на некоторых участках они сохраняются в течение всего сезона. Немногочисленные семена остаются после уборки на почве, однако их количество пополняется за счёт опадения новых семян, остающихся на растениях до появления новых листьев (первая половина мая) и немного позднее.

Большинство семян ясеня опадает под материнским растением или разносится в радиусе до 50–70 м; отдельные семена могут преодолевать расстояние более 100 м. Это согласуется с предложенной для *F. pennsylvanica* моделью распространения семян [Schmiedel, Tackenberg, 2013], в соответствии с которой большинство их рассеивается на расстоянии до 100 м от источника диаспор. Однако по твёрдым городским покрытиям (асфальт, бетон, уплотнённая почва), а также по спрессованному снегу можно ожидать достаточно дальнего разноса семян. В г. Брянске отдельные семена ясеня обнаружены нами в апреле 2020 г. на расстоянии не менее 300 м от ближайшего источника диаспор.

Несмотря на огромное количество семян на почве в некоторых местах, их прорастание практически не происходит. В целом возобновление *F. pennsylvanica* семенным путём в мезофитных и ксерофитных городских местообитаниях можно считать малоэффективным. В то же время регулярно отмечаются проростки ясеня в местах скопления воды и на непросыхающих субстратах: в трещинах асфальта, у фундамента зданий с застаивающейся или стекающей водой (рис. 3), в водосборных лотках у крыши зданий, где скапливается пылевой субстрат. Так, например, в посадках ясеня на терри-



**Рис. 2.** Участок под пологом деревьев *F. pennsylvanica* в лесопарке «Лесные сараи» в Брянске во время массового опадения семян (март 2020 г.).



**Рис. 3.** Молодые растения *F. pennsylvanica*, выросшие из семян в месте скопления воды у стены здания (сентябрь 2019 г.).

тории лесопарка «Лесные сараи» в Брянске отмечено активное образование проростков 17.08.2019 на завезённом при строительстве памятника хорошо увлажнённом песке под кронами деревьев: 15–37 проростков на 1 м<sup>2</sup> (табл. 1, 4). Но на расположенном рядом участке с уплотнёнными серыми лесными почвами (табл. 1, 3) число проростков было в 4 раза меньше. Во всех перечисленных местах обычно молодые растения ясеня уничтожаются человеком.

**Состав ценопопуляций *F. pennsylvanica* в сообществах с его участием.** Данные о составе ценопопуляций *F. pennsylvanica* в условиях семенного возобновления на четырёх участках в долине р. Десна в г. Брянске представлены в таблице 4.

Спектры в посадках в левобережной пойме р. Десна у завода «Брянский Арсенал» (участки 1, 5) можно считать практически полночленными. Максимум по числу особей приходится на молодые растения ( $im_1$ ), присутствуют проростки и ювенильные растения, что свидетельствует о наличии в ценопопуляциях семенного размножения. Прорастанию семян способствует наличие незадернованных участков и низкая сомкнутость травостоя (0–30%). Виргинильные растения пока немногочисленны, а молодые генеративные отсутствуют, что указывает как на интенсивное самоизреживание насаждений, так и на недостаточное время, необходимое для достижения генеративного состояния растений семенного происхождения.

**Таблица 4.** Онтогенетические спектры ценопопуляций *F. pennsylvanica*

Участки	1	5	6	7
p	25	98	0	114
j	54	35	0	420
$im_1$	300	158	18	370
$im_2$	75	33	26	158
v	12	29	12	24
$g_2$	6	5	0	8

*Примечание:* обозначения участков и онтогенетических состояний – в разделе «Материалы и методы».

Спектры в левобережной пойме р. Десна на территории памятника природы «Роща Соловьи» (6, 7) неполночленные; в них отсутствуют проростки. Ингибирование прорастания семян, вероятно, происходит за счёт сильного затенения развитым травяным покровом (проективное покрытие 70–90%). На участке, расположенном на гриве (6), в наиболее мезофитных условиях, семенное возобновление затруднено. На пониженном участке с обильным увлажнением (7) оно идёт активно. Молодые генеративные растения отсутствуют по той же причине, что и на участках 1 и 5.

Таким образом, интенсивность семенного возобновления в изучаемых ценопопуляциях существенно различается.

**Внедрение *F. pennsylvanica* в пойменные леса.** В долинах рек Десна и Снежеть в г. Брянске отмечено массовое распространение *F. pennsylvanica* в пойменных лесах, сформированных *Quercus robur*, а также в пойменных посадках *Quercus robur* и *Populus balsamifera*. Наиболее заметной является инвазия ясеня в культуры дуба, которые создавались в 1960-е гг. в левобережной пойме р. Десна.

На участке, расположенном на территории памятника природы «Роща Соловьи» (рис. 1, б), первый подъярус древостоя формирует *Q. robur* высотой 14–20 м. Насаждения имеют простую структуру, которая, вероятно, облегчает инвазию ясеня: деревья дуба расположены рядами на расстоянии 120 см друг от друга; между рядами – 5 м; имеются окна на месте погибших деревьев. Второй подъярус древостоя отсутствует. Сомкнутость составляет 70–80%.

В подлеске встречаются *Swida alba*, *Frangula alnus*, *Padus avium* и др.; имеется подрост *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus tremula*.

Фоновым видом в сообществах является *F. pennsylvanica*, имеющий обильный подрост семенного происхождения разного возраста. Общая сомкнутость подлеска колеблется от 10 до 80%, причём его облик создаёт ясьень пенсильванский. На некоторых участках высокое обилие имеет *Acer negundo*, однако особенности конкурентных взаимоотношений этих видов в пойменных сообществах пока не описаны.

В травяном покрове наиболее обильны и константны *Bromopsis inermis*, *Glechoma hederacea*, *Rubus caesius*, *Urtica dioica*; его проективное покрытие 30–60%. Моховой ярус не выражен.

В соответствии с флористической классификацией растительности, эти сообщества относятся к варианту *Fraxinus pennsylvanica* ассоциации дубовых пойменных лесов *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015 (союз *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968, порядок *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968) класса *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968, объединяющего пойменные галерейные евросибирские и средиземноморские леса [Семенищенков, Холенко, 2020].

В исследуемой пойменной дубраве и других дубовых лесах в долине Десны *F. pennsylvanica* значительно преобразует облик, состав и структуру сообществ. При образовании ясеневых подлесков с высокой сомкнутостью нередко наблюдается низкое покрытие травяного яруса в сообществах, образуются мертвопокровные участки, иногда характерно низкое видовое богатство [Семенищенков, Холенко, 2020]. Это можно объяснить активным участием ясеня в создании фитосреды посредством сильного затенения, угнетения приземного яруса обильным опадом. Тенденция к снижению проективного покрытия травяного яруса с ростом сомкнутости подлеска (в том числе и за счёт участия *F. pennsylvanica*) характерна для пойменных дубрав в Верхнем Поднепровье [Семенищенков, в печати]. Возможно и ингибирующее аллелопатическое воздействие ясеня на другие растения, которое продемонстрировано пока только в лабораторных условиях [Изоткин, Холенко, 2020].

В целом можно оценить возможности распространения ясеня пенсильванского в пойменных дубовых лесах как высокие.

**Вегетативное размножение.** По литературным данным, *F. pennsylvanica* относится к быстрорастущим деревьям с ежегодным приростом побегов до 1 м и более [Козловский и др., 2015]. При нарушении ствола он формирует порослевые побеги, которые способны к

плодоношению уже на 3–4-й год [Решетникова и др., 2019]. Определённый вклад в вегетативное размножение вносит способность ясеня формировать укореняющиеся с помощью придаточных корней плагиотропные побеги до 50–70 см в длину, которые могут образовываться на ранних этапах онтогенеза (преимущественно в толще подстилки, в приземном слое).

Наблюдение за вегетативным возобновлением от пня мы проводили на вырубке в посадках *F. pennsylvanica* под ЛЭП в долине р. Снежень в районе оз. Мутное (г. Брянск) (рис. 1, 8) 10.09.2019. Вырубка 48-летних деревьев ясеня (возраст определён по годичным кольцам) была произведена в 2018 г.; сохранились пни высотой 20–30 см от поверхности земли. Подсчёт двулетних вегетативных побегов возобновления проведён на 10 пнях; среднее число побегов составило  $9 \pm 5$  при их длине 90–135 см. Это соотносится с литературными данными для естественного ареала вида: в лесополосах на Великих равнинах (США) ежегодный прирост составлял в среднем 0.4 м в течение первых 6.5 лет [Wright, 1965]; указывается общий прирост 5 м после 5 вегетационных периодов [Harvey, Kennedy, 2020]. Такую интенсивность отрастания можно считать высокой. Отмечено ветвление двулетних побегов, связанное с гибелью верхушечной почки в первом сезоне.

Перечисленные особенности вегетативного размножения способствуют в большей степени не распространению вида, а его удержанию и восстановлению в местах произрастания, в том числе после нарушений.

### Заключение

Репродуктивный потенциал *F. pennsylvanica* в условиях города можно оценить как высокий: для вида характерно интенсивное семенное размножение, активное распространение семян. Однако прорастание требует достаточно специфических условий, которые встречаются преимущественно в пойменных экосистемах и изредка – в мезофитных и ксерофитных городских местообитаниях. Интенсивное вегетативное возобновление позволяет ясеню длительное время задержи-



ваться в местообитаниях, в том числе после нарушений, однако малоэффективно для быстрого распространения вида и захвата новых территорий.

*F. pennsylvanica* активно внедряется в естественные и полустественные сообщества (к таковым можно отнести и лесные культуры дуба в пойме в возрасте более 50 лет); выступает в качестве эдификатора и доминанта, вытесняет виды природной флоры и/или препятствует их возобновлению. Тем не менее, эти черты проявляются не во всех местообитаниях, а преимущественно в условиях речных долин, в том числе в лесных культурах, которые имеют упрощённую структуру.

Вызывает опасение возможное распространение диаспор *F. pennsylvanica* в речные поймы птицами и человеком (случайным образом), так как это может приводить к массовому распространению данного вида с последующей угрозой биоразнообразию речных долин.

### Финансирование работы

Анализ данных по распространению вида и подготовка рукописи выполнены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-44-320003 p\_a).

### 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

- Босек П.З. Растения Брянской области. Брянск: Приокское кн. изд-во, 1975. 465 с.
- Босек П.З. О встречаемости интродуцированных видов древесных растений в Брянской области // Бюл. ГБС АН СССР. 1985. № 138. С. 22–25.
- Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России. 2-е изд., доп. Брянск: Изд-во БГУ, 1998. 380 с.
- Булохов А.Д., Онофрейчук О.Н. Леса поймы реки Снежить в пределах города Брянска // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2018. № 1. С. 60–78.
- Булохов А.Д., Харин А.В. Растительность Брянска и его пригородной зоны. Брянск: Изд. БГУ, 2008. 312 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 502 с.
- ГОСТ 13056.7-93. Семена деревьев и кустарников. Методы определения жизнеспособности. М.: Изд-во стандартов, 1995. 52 с.
- Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. Флора сосудистых растений заповедника «Брянский лес». Брянск, 2007. 106 с.
- Елисеенко Е.П., Панасенко Н.Н. Флора усадебных парков Брянской области // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. 2012. Вып. 25. № 3. С. 76–81.
- Емельяшина Е.В., Стрижакова И.В., Андреева М.А., Анищенко Л.Н. Обзор флоры и растительности памятника природы «Добруньские склоны» (Брянская область, Брянский район) // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2016. № 4. С. 93–103.
- Заугольнова Л.Б. Онтогенез ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 34–39.
- Изоткин Д.И., Холенко М.С. Влияние экстрактов из *Fraxinus excelsior* L. и *Fraxinus pennsylvanica* March. на параметры роста кресс-салата // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2020. № 1. С. 54–59.
- Козловский Б. Л., Куропятников М. В., Федоринова О. И. Основы дендрологии: Уч. пособие. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮФУ, 2015. С. 25.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во Моск. университета, 1957. 360 с.
- Овчаренко Л.А., Золотухин А.И. О распространении *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в пойменных лесах степной зоны Балашовского района (Саратовская область) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. науч. конф. Тула, 2003. С. 75–76. [
- Панасенко Н.Н. Флора города Брянска. Брянск: Группа компаний «Десяточка», 2009. С. 97.
- Панасенко Н.Н. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 17–22.
- Петренко А.М., Полякова О.В., Семенищенков Ю.А., Фейгина Ж.М. К вопросу о реконструкции усадебного парка виллы Д. Сапожкова (Клинцовский район, Брянская область) // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2016. № 4. С. 111–121.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. Чёрная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга, ООО «Ваш Домъ», 2019. С. 104–110.
- Рубцов В.И., Савельева З.А. Лиственные интродуценты-лесообразователи североамериканского происхождения в посадках Брянской области // Лесной

- комплекс: состояние и перспективы развития. Междунар. науч.-тех. конф. 19–21 ноября 2008 г. URL: [http://www.science-bsea.bgita.ru/2008/leskomp\\_2008/rubcov\\_list.htm](http://www.science-bsea.bgita.ru/2008/leskomp_2008/rubcov_list.htm)
- Семенищенков Ю.А. Эколого-флористическая классификация как основа охраны флористического и фитоценотического разнообразия: на примере Судость-Деснянского междуречья: Дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2006. 412 с.
- Семенищенков Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ, 2009. 400 с.
- Семенищенков Ю.А. Экологические эффекты в формировании флористического состава и их отражение в синтаксономии пойменных дубрав бассейна Верхнего Днепра // Растительность России, 2020. №39. С. 26–46.
- Семенищенков Ю.А., Лобанов Г.В. Геоэкологические особенности местообитаний пойменных дубрав в долинах рек бассейна Верхнего Днепра // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер.: Науки о Земле. 2019. Т. 64. Вып. 2. С. 328–362.
- Семенищенков Ю.А., Холенко М.С. Искусственные пойменные дубравы и последствия флористических инвазий в них в долине реки Десны и её притоков (Брянская область) // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2020. Мат. межрегион. науч. конф., посвящ. 85-летию Центрально-Чернозёмного государств. природного биосферного заповедника им. проф. В.В. Алёхина, (п. Заповедный, 25 апреля 2020 г.). Курск: Мечта, 2020.
- Холенко М.С., Семенищенков Ю.А., Харин А.В. Разнообразие растительных сообществ, формируемых инвазионным видом *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в речных поймах города Брянска // Разнообразие растительного мира. 2019. № 2 (2). С. 45–58.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Юркевич И.Д., Адериго В.С. Типы и ассоциации ясеневых лесов. Минск, 1973. 256 с.
- Ashley J.A. The effects of seed treatments on germination of dormant *Fraxinus americana* L. and *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. Seeds. Honors Theses. 2000. Paper 86.
- Bonner F.T. *Fraxinus* ash. // Seeds of woody plants in the United States. Technical Coordinator: C.S. Schopmeyer. U. S. Dep. Agric. Agric. Handb., 1974. P. 411–416.
- Bonner F.T. *Fraxinus* Ash // Woody Plant Seed manual. Washington, DC.: US Department of Agriculture, Agriculture Handbook, 2008. P. 537–543.
- Brakie M. Plant Guide for green ash (*Fraxinus pennsylvanica*). USDA-Natural Resources Conservation Service, East Texas Plant Materials Center. Nacogdoches, Texas. 2013. URL: [https://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg\\_frpe.pdf](https://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg_frpe.pdf)
- Burns R.M., Honkala B.H. Silvics of North America. Vol. 1. Conifers. Washington DC: U. S. D. A., 1990. 654 p.
- Csiszár A., Bartha D. Néhány fontos inváziós faj bemutatása. Amerikai kôris. (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) // In: Botond M., Botta-Dukat Z. Biológiai inváziók magyarországon Özönnövények. Budapest: Alapítvány Kiado, 2004. P. 131–142.
- DASIE – Alien Species in Europe // (<http://www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=19475#>). Date of access: 10.04.2020.
- Dirr M.A. Manual of woody landscape plants: their identification, ornamental characteristics, culture, propagation, and uses. Stipes Publishing L.L.c., Champaign, IL., 1998.
- Drescher A., Prots B. European floodplain forests: a case study in Transcarpathia (Zakarpattia), Ukraine // In: Commarmot B., Hamor F.D. (eds). Natural Forests in the Temperate Zone of Europe – Values and Utilisation., Conference 13–17 October 2003, Mukachevo, Ukraine, Proceedings. Birmensdoerf, Swiss Federal Research Institute WSL; Rachiv, Carpathian Biosphere Reserve, 2005. P. 440–446.
- Drescher A., Prots B. *Fraxinus pennsylvanica* – an invasive tree species in middle Europe: Case studies from the Danube basin // Contribuții Botanice. 2016. 51. P. 55–69.
- Harvey E., Kennedy Jr. *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. Silvics of North America. Vol. 2. Hardwoods. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook, 1990. P. 348–354.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 10–131.
- McEuen A.B., Curran L.M. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments // Ecology. 2004. 85. P. 507–518.
- Preece J.E., Bates S.A., Van Sambeek J.W. Germination of cut seeds and seedling growth of ash (*Fraxinus* spp.) in vitro // Can. J. For. Res. 1995. 25. P. 1368–1374.
- Schmiedel D., Tackenberg O. Hydrochory and water induced germination enhance invasion of *Fraxinus pennsylvanica* // For. Ecol. Manage. 2013. 304. P. 437–443.
- Twedt D.J., Best C. Restoration of floodplain forests for the conservation of migratory landbirds // Ecological Restoration. 2004. 22 (3). P. 194–203.
- Vicherek J., Antonín V., Danihelka J., Grulich V., Gruna B., Hradílek Z., Řehořek V., Šumberová K., Vampola P., Vágner A. Flora and vegetation at the confluence of the Morava and Dyje rivers. Brno: Masaryk University, 2000. 362 p.
- Wright J.W. Green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) // Silvics of forest trees of the United States. H. A. Fowells, comp. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook, 1965. P. 185–190.
- Young J.A., Young C.G. Seeds of woody plants in North America. Revised and enlarged edition. Portland, OR: Dioscorides Press, 1992.

# REPRODUCTIVE POSSIBILITIES OF ALIEN SPECIES *FRAXINUS PENNSYLVANICA* MARSH. IN THE FOREST STANDS OF THE CITY OF BRYANSK

© 2020 Kholenko M.S.\*, Semenishchenkov Yu.A.

I.G. Petrovsky Bryansk State University,  
Bryansk 241036, Russia;  
e-mail: \*[marina.holenko@yandex.ru](mailto:marina.holenko@yandex.ru)

In the natural and urban habitats, the alien North American species green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) has a high reproductive potential. The species is characterized by intensive seed reproduction and the active distribution of seeds. However, their germination requires quite specific conditions, which are found mainly in floodplain ecosystems and occasionally in mesophytic and xerophytic urban habitats. Intensive vegetative renewal allows ash trees to linger in their habitats for a long time, including after disturbances, but it is ineffective for the rapid spread of the species and occupation of new territories.

*F. pennsylvanica* actively penetrates into the natural and semi-natural communities, acts as an edifier and dominant, displaces and (or) prevents the regeneration of species of natural flora. However, these features are not manifested in all habitats, but mainly in the conditions of river valleys, including forest cultures, which have a simplified structure.

Of concern is the possible introduction of *F. pennsylvanica* diaspores into the river floodplains by birds and humans (randomly), as this can lead to the mass distribution of this species with a subsequent threat to the biodiversity of river valleys.

**Key words:** *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., reproductive potential, naturalization, Bryansk oblast.