

ISSN 1996–1499

2021

№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

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

Содержание

<i>Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П., Решетников Ю.С.</i> БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ: ЕВРОПЕЙСКАЯ КОРЮШКА <i>OSMERUS EPERLANUS</i> (L.) И МИКРОСПОРИДИЯ <i>GLUGEA HERTWIGI</i> WEISSENBERG, 1911	2
<i>Бибин А.Р.</i> ФАУНА КСИЛОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ ТИСО-САМШИТОВОЙ РОЩИ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ПОСЛЕ ИСЧЕЗНОВЕНИЯ САМШИТНИКОВ	15
<i>Бычкова Е.И., Якович М.М., Дегтярик С.М.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ГЕЛЬМИНТОВ РЫБ БЕЛАРУСИ	20
<i>Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С., Литихина Ю.А., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пустовалова Л.А., Яковлева А.В.</i> ЗАТЕНЕНИЕ И ПЕРЕХВАТ СВЕТА В ЗАРОСЛЯХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ <i>ACER NEGUNDO</i> И <i>SORBARIA SORBIFOLIA</i>	30
<i>Гуцин А.В., Ежова Е.Е., Боровикова Е.А.</i> ПИТАНИЕ ВСЕЛЕНЦА БЫЧКА-КРУГЛЯКА <i>NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS</i> (PERCIFORMES: GOBIIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ	43
<i>Каплин В.Г.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА ФАСОЛЕВОЙ ЗЕРНОВКИ <i>ACANTHOSCELIDES OBTECTUS</i> (INSECTA, COLEOPTERA, BRUCHIDAE)	54
<i>Керчев И.А., Кривец С.А., Бисирова Э.М., Смирнов Н.А.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОЮЗНОГО КОРОЕДА <i>IPS AMITINUS</i> (EICHNOFF, 1872) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	77
<i>Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шерышева Н.Г.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА И ИХ ЦЕНОТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ В КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ	85
<i>Кушинир Н.В., Бондарева Л.М.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ФЕНОЛОГИЯ <i>METCALFA PRUINOSA</i> (SAY, 1830) (AUCHENORRHYNCHA: HEMIPTERA) В НАЦИОНАЛЬНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМЕНИ М.М. ГРИШКО НАН УКРАИНЫ	97
<i>Лысенков С.Н., Галкина М.А.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>SOLIDAGO</i> × <i>NIEDEREDERI</i> КНЕК (ASTERACEAE) В ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ (ЕВРОПЕЙСКАЯ ЧАСТЬ РОССИИ)	106
<i>Романов Д.А., Матвейкина Е.А.</i> <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) В Г. МОСКВЕ И Г. ЯЛТЕ: ЕЁ КОНКУРЕНЦИЯ С НАТИВНЫМИ ВИДАМИ КОКЦИНЕЛЛИД И ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОИДОВ НА ЕЁ ЧИСЛЕННОСТЬ	114
<i>Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Охлопков И.М.</i> ИНТРОДУКЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЯКУТИИ: АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТИВНОСТИ, ПЕРСПЕКТИВ И НЕГАТИВНЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ	134
<i>Шаловенков Н.Н.</i> РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА НА ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ	157
<i>Irina B. Rapoport, Andrey Y. Puzachenko, Csaba Csuzdi, Nelli L. Tsepikova</i> PRELIMINARY ESTIMATION OF THE INFLUENCE OF <i>CYDALIMA PERSPECTALIS</i> INVASION ON THE SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF EARTHWORM POPULATION (OLIGOCHAETA: LUMBRICIDAE, ACANTHODRILIDAE) IN THE RANGE OF <i>BUXUS SEMPERVIRENS</i> (WESTERN CAUCASUS)	178

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ: ЕВРОПЕЙСКАЯ КОРЮШКА *OSMERUS EPERLANUS* (L.) И МИКРОСПОРИДИЯ *GLUGEA HERTWIGI* WEISSENBERG, 1911

© Аникиева Л.В.^{а,*}, Иешко Е.П.^а, Стерлигова О.П.^а, Решетников Ю.С.^б

^а Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск 185910, Россия;

^б Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;
e-mail: *lva-45@mail.ru

Поступила в редакцию 24.01.2020. После доработки 14.10.2021. Принята к публикации 08.11.2021

Прослежена феноменология инвазии европейской корюшки *Osmerus eperlanus* и микроспоридии *Glugea hertwigi* в новое место обитания – озеро Сямозеро (Карелия), где ранее оба вида не встречались. Инвазия корюшки проходила в 4 этапа: первый – латентный, с момента проникновения корюшки в озеро до первых единичных случаев встречаемости в уловах (1968–1970 гг.); второй (с 1971 по 1980 г.) – вспышка численности вселенца, корюшка становится доминирующим видом в рыбной части сообщества, аборигенный планктофаг ряпушка *Coregonus albula* переходит в категорию «исчезающий вид»; третий этап (с 1980 по 1991 г.) – популяционный взрыв численности паразита корюшки микроспоридии *Glugea hertwigi*, и развитие эпизоотии; четвёртый этап (с 1991 г. по настоящее время) – падение численности интродуцентов – корюшки и микроспоридии *Glugea hertwigi*, восстановление аборигенного вида ряпушки.

Ключевые слова: инвазии, европейская корюшка *Osmerus eperlanus*, микроспоридия *Glugea hertwigi*, эпизоотия.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-2-14

Введение

Биологические инвазии – одна из актуальных проблем современной экологии. Негативные последствия вселения чужеродных видов часто определяют как «биологическое загрязнение» [Elliott, 2003]. Примеры инвазий в водные экосистемы изучены преимущественно на представителях свободноживущих гидробионтов [Биологические инвазии..., 2004]. Инвазиям паразитических организмов уделено значительно меньше внимания. Известно, что расселение новых видов рыб сопровождается переносом неспецифичных паразитов и их переходом на аборигенных рыб, что часто приводит к эпизоотиям и наносит значительный экономический ущерб рыбному хозяйству [Лутта, 1941; Догель, 1962; Malmberg, 1989; Molnar et al., 1994; Sures and Knopf, 2004; Granath et al., 2007; Marcogliese, 2008].

В последние десятилетия по северным озёрно-речным системам интенсивно расселяются корюшки рода *Osmerus* – европейская

корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и американская корюшка *Osmerus mordax* (L.), осваивая не только новые водоёмы, но и новые зоогеографические провинции [Mills et al., 1993; Rooney, Paterson, 2009; Корляков, 2011; Стерлигова, Ильмаст, 2012; Решетников и др., 2020]. Вместе с корюшкой в новые места обитания вселяется её специфичный паразит *Glugea hertwigi* Weissenberg 1921 [Lovy et al., 2009; Costa et al., 2016; Kipp et al., 2019].

Микроспоридия *Glugea hertwigi* – облигатный внутриклеточный паразит с прямым циклом развития. Заражение происходит при попадании спор в пищевой тракт хозяина. Паразит развивается в прямом контакте с клеткой хозяина, причём развитие паразитов как в пределах одной клетки, так и в разных клетках хозяина не синхронизировано. Одновременно можно встретить и меронты, и зрелые споры паразита [Исси, Воронин, 2007]. Интенсивно заражая рыбу, *G. hertwigi* вызывает воспаление и нарушение функций большинства её органов, что приводит к зна-

чительному ослаблению, замедлению роста и развития, снижению плодовитости и гибели заражённой рыбы, принимающей подчас массовый характер [Петрушевский, Шульман, 1958].

G. hertwigi найдена у проходной и пресноводных форм европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в эстуарии р. Эльбы [Costa et al., 2016], озёрах Финляндии [Valtonen et al., 2012], Ладожском оз. [Барышева, Бауер, 1957], р. Неве, озёрах верховья Волги: Селигер, Белое [Хлопина, 1920], Северной Двине [Шульман, Шульман-Альбова, 1953]. Массовое заражение микроспоридией *G. hertwigi* и её патогенность отмечались для снетка *Osmerus eperlanus eperlanus m. spirinchus* – карликовой формы европейской озёрной корюшки в озёрах Селигер, Ильмень, Пестово [Хлопина, 1920; Петрушевский, Шульман, 1958]. Сильное заражение европейской корюшки микроспоридией *G. hertwigi* отмечено в Ладожском оз., озёрах Весиярви и Туусулан (Финляндия) [Барышева, Бауер, 1957; Стерлигова и др., 1992; Рексан-Неким et al., 2005]. В системе Великих озёр *G. hertwigi* широко распространена у американской корюшки *Osmerus mordax* [Kipp et al., 2019].

Эпизоотии интродуцированной американской корюшки, вызванные микроспоридией *Glugea hertwigi*, наблюдались в озёрах Онтарио и Эри [Nepszy, Dechtiar, 1972; Dechtiar, Nepszy, 1988; Mills et al., 1993]. Гибель спонтанно вселившейся в водоём европейской корюшки, вызванная микроспоридией *G. hertwigi*, произошла в оз. Сямозеро (Карелия). Высокая заражённость паразитом сопровождалась снижением биологических показателей европейской корюшки: размеров, темпа линейно-весового роста и плодовитости [Иешко и др., 2000; Стерлигова, Ильмаст, 2017].

При изучении эпизоотий основное внимание отводится динамике заболевания и его патогенному проявлению. Популяционные вопросы взаимодействия паразита и хозяина и паразито-хозяйинных отношений при биологических инвазиях исследуются мало.

В настоящей работе продолжены многолетние наблюдения за биологической инвазией европейской корюшки и её паразита

микроспоридии *Glugea hertwigi* в оз. Сямозеро (Карелия), в котором ранее оба вида не встречались. Целью работы явилось изучение динамики численности и распределения *Glugea hertwigi* для оценки взаимоотношений популяции паразита с популяцией хозяина в процессе их адаптации к новым условиям. Прослежены основные этапы натурализации инвазивного вида хозяина и его специфического паразита, рассмотрены последствия и финал вспышки численности интродуцентов. Полученные данные иллюстрируют возможную экосистемную роль паразитов при интродукции чужеродных видов рыб.

Материал и методы

Озеро Сямозеро (61°55' с. ш.; 33°11' в. д.) – крупный рыбопромысловый водоём, расположенный в южной части Карелии. Площадь водосбора – 1610 км², наибольшая длина – 24.6 км, ширина – 15.1 км, средняя глубина – 6 м, максимальная – 24 м [Озёра..., 1959]. Один из немногих водоёмов, на котором проводятся долговременные исследования (с 1932 г.) [Труды..., 1959; 1962].

Материалом послужили мониторинговые наблюдения, начиная с 1968 г. и по настоящее время, за спонтанно вселившейся в оз. Сямозеро европейской корюшкой и её паразитом – микроспоридией *Glugea hertwigi*. Корюшка исследовалась ежегодно в разные сезоны из опытных и промысловых уловов. Сбор и обработка данных проводились по стандартным методикам [Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974].

Материалы по заражённости корюшки микроспоридией *G. hertwigi* представлены полевыми сборами, проведёнными в 1968–1969, 1973, 1981–1982, 1985, 1987, 1991, 1996, 2004 гг. Методом полного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985] обследовано более 1 тыс. экз. корюшки разного возраста. Объём выборок в разные годы варьировал от 23 до 50 экз. рыб, за исключением 1991 г. (15 экз. рыб). В 1968 г. вскрыто 200 экз. корюшки. Для характеристики заражённости корюшки *Glugea hertwigi* использовали экстенсивность инвазии, или процент заражения (%), интенсив-

ность инвазии – число ксеном в одной заражённой рыбе и индекс обилия (число ксеном в одной вскрытой рыбе). Изучали локализацию и встречаемость ксеном *Glugea hertwigi* в органах и тканях. Наблюдения за динамикой численности и распределения *G. hertwigi* в корюшке разного возраста были проведены в летний период (с 12 июня по 13 июля 1987 г). Всего обследовано 50 экз. личинок, 49 экз. в возрасте 1+, 96 экз. в возрасте 2+ и 60 экз. в возрасте 3+ и старше. По степени заражённости корюшки *Glugea hertwigi* выделено 4 градации: до 5 ксеном в одной рыбе – слабо заражённые особи, 5–15 экз. – средне зараженные, выше 15 – высоко заражённые, более 200 ксеном – летальные [Delisle, 1969, 1972; Lovy et al., 2009]. Статистические расчёты выполнены в пакете программ Past 4.0 [Hammer et al., 2001].

Результаты и обсуждение

Анализ многолетних исследований на оз. Сямозере (более 75 лет) свидетельствует о значительных изменениях в его гидрологическом, гидрохимическом и биологическом режимах. Период, предшествующий появлению в водоёме европейской корюшки, связан с его эвтрофированием. Рост населения, мелиорация, активизация хозяйственной и культурной деятельности человека в 1970-е

гг. увеличили биогенную нагрузку водоёма. Суммарный азот увеличился в 3–5 раз, фосфор, отсутствовавший ранее, к 1980 г. составил 0.027–0.057 мг/л. [Современное состояние..., 1998].

Увеличение поступления фосфора привело к перестройке экосистемы. Интенсивное увеличение фитопланктона способствовало увеличению численности и биомассы зоопланктона и бентоса. Процессы эвтрофирования сделали возможной успешную натурализацию нового для водоёма вида рыбы [Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002; Криксунов и др., 2005].

Случайно интродуцированная в водоём европейская корюшка впервые была обнаружена в Сямозере в 1968 г. Уже через 5 лет она стала объектом промыслового лова, а к 1980 г. её вылов был сопоставим с годовым уловом всех рыб в оз. Сямозере в 1960–1970 гг. Такое резкое многократное увеличение численности за короткий период времени часто наблюдается при интродукции видов и определяется как фаза «популяционного взрыва». Новый для водоёма вид с весенним нерестом и коротким периодом инкубации получил преимущество перед ценными аборигенными видами рыб, в первую очередь планктофагом – ряпушкой *Coregonus albula* L. Заиление нерестилищ нарушило воспроизводство ряпуш-

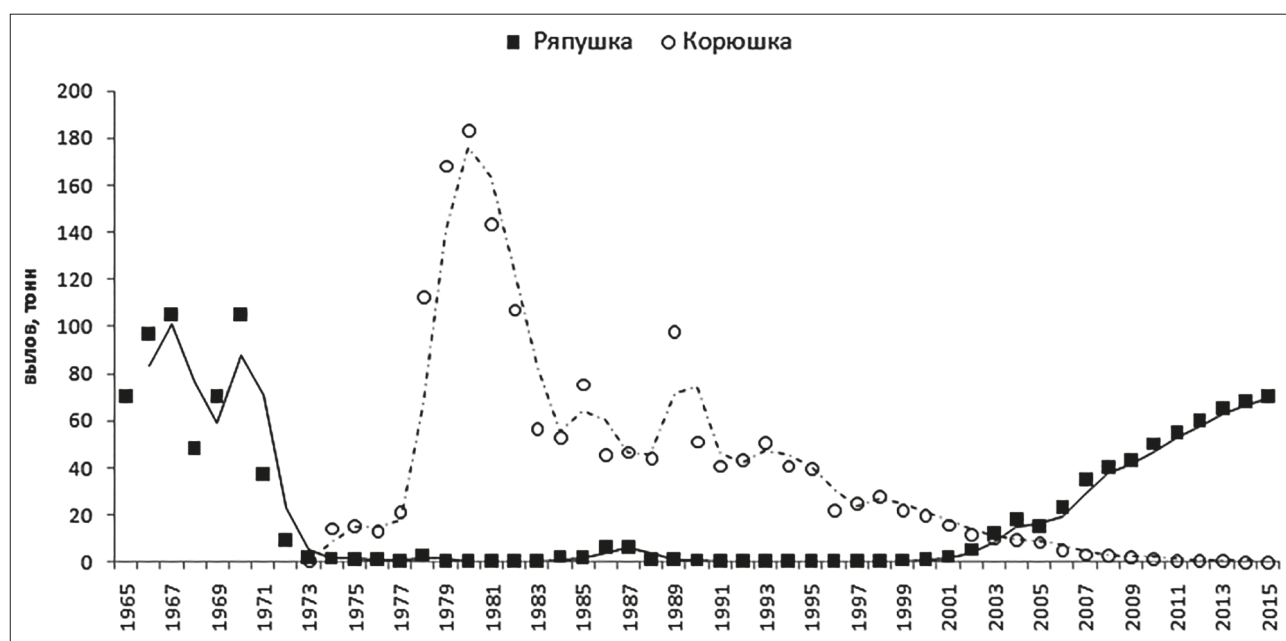


Рис. 1. Динамика уловов корюшки и ряпушки в оз. Сямозере.

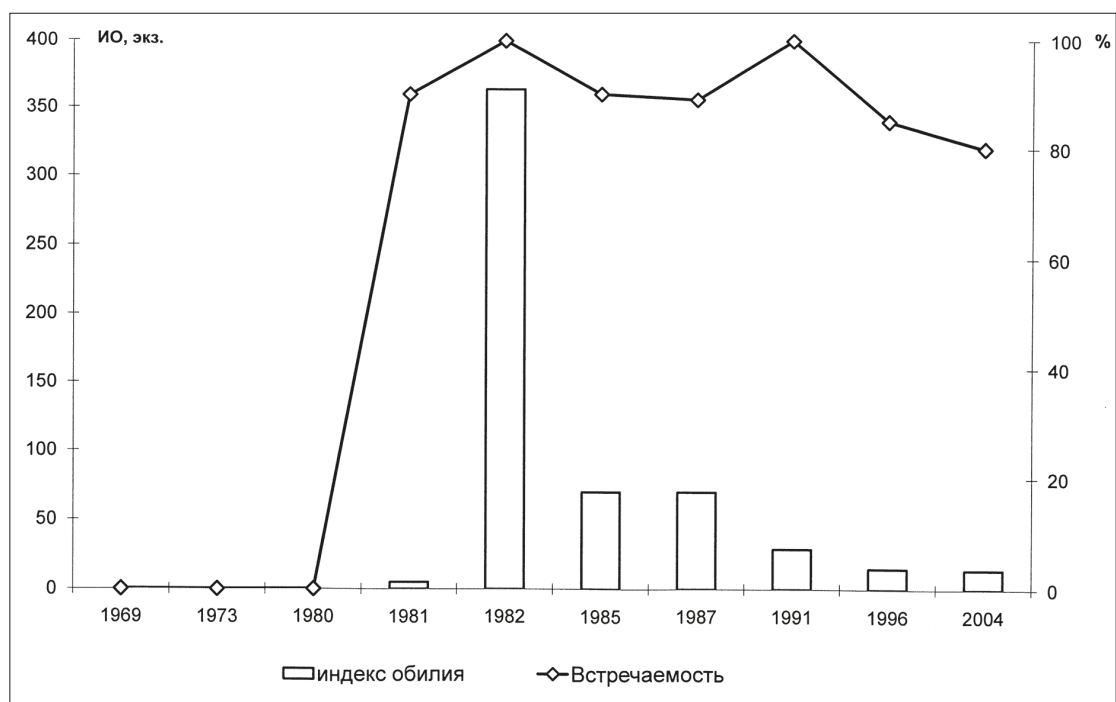


Рис. 2. Динамика заражения корюшки микроспоридией *Glugea hertwigi*, \diamond – встречаемость (%), столбцы – индекс обилия (число ксеном на одной вскрытой рыбе).

ки, а выедание её икры беспозвоночными и рыбами увеличило смертность на ранних стадиях. Численность ряпушки, доминирующей ранее в составе рыбного населения Сязозера, резко снизилась и она перешла в категорию исчезающий вид (рис. 1). Развитие популяции корюшки во многом обеспечивалось наличием свободных пищевых ресурсов. В системе пищевых взаимоотношений рыб произошли коренные изменения. Корюшка заняла ведущее место в рационе хищных рыб – судака *Sander lucioperca* (L.), щуки *Esox lucius* L., окуня *Perca fluviatilis* L. и налима *Lota lota* (L.) [Попова, 1982; Криксунов, 2005].

При первом паразитологическом обследовании корюшки у неё были обнаружены только аборигенные, широко специфичные виды паразитов. В 1969 г. было зарегистрировано 3 вида: нематода *Camallanus lacustris* (Zoega 1776) и метацеркарии трематод *Diplostomum* sp. и *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi 1809), а в 1973—1975 гг. к ним добавилась цестода *Dibothriocephalus ditremus* (Creplin, 1825) [Евсеева и др., 1999]. Заражение корюшки микроспоридией *Glugea hertwigi* было обнаружено в 1980 г., то есть через 12 лет после регистрации в водоёме вселившегося хозяина. Увеличение численности па-

разита совпало с повышением численности корюшки (рис. 2). Если в 1980 г. микроспоридия *Glugea hertwigi* была найдена только у 1 из 200 обследованных рыб, то есть заражённость корюшки составила 0.5% с индексом обилия 0.25 экз., то уже в следующем 1981 г. экстенсивность заражения корюшки была 60% в мае и 90% в августе. У заражённых рыб имелись внешние признаки заболевания (вздутия кожи, бугорки и т. п.). В 1982 г. экстенсивность заражения корюшки *Glugea hertwigi* составила 100%. Число ксеном было максимальным за все годы наблюдений. Оно варьировало от 1 до 1600 экз., в среднем – 364 экз. на 1 рыбу.

Паразит поразил практически все органы и системы корюшки. Наиболее распространены были смешанные инвазии основных органов пищеварительной системы: кишечника, печени и почек. Гонады самок не были основным местом локализации паразита, однако число ксеном в гонадах могло быть очень высоким. Специальные наблюдения показали, что более половины веса гонад приходилось на ксеномы. Так, если общий вес икры с микроспоридиями был равен 450 мг, то вес ксеном составлял 240 мг [Иешко и др., 2000].

Наблюдения за распределением глюгеа в популяции корюшки показали, что паразит встречался во всех возрастных группах хозяина. Молодь и взрослые половозрелые рыбы основного стада заражены паразитом неодинаково. Молодь, которая обитает в прибрежной более тёплой зоне озера и держится отдельно от половозрелой части популяции, была не сильно заражена паразитом. Личинки (средние размеры 14.5 мм и масса 7.4 мг), исследованные нами 6.07 и 10.07.1987 г., были заражены на 50% с индексом обилия 0.57 ксеном. Годовики также имели невысокие показатели заражённости. Заражённость взрослых рыб, обитающих в центральной части озера на глубине 10–14 м, была значительно выше. Максимальные значения интенсивности и экстенсивности заражения имели рыбы в возрасте 2+. Снижение показателей заражённости для старших возрастных групп указывает, по-видимому, на высокую смертность корюшки при достижении возраста 3+, о чём свидетельствуют более низкие значения максимального числа ксеном на одной рыбе и резкое снижение дисперсии (табл. 1). На основании этого можно предположить, что за первые два года жизни корюшка интенсивно заражалась микроспоридиями, так как росла не только средняя интенсивность заражения, но и отмечались максимальные значения числа ксеном, обнаруженных на одной рыбе.

Расселительная стадия в цикле развития глюгеа – спора. Оболочка споры состоит из трёх слоёв: гликопротеиновой экзоспоры, хитиновой эндоспоры и цитоплазматической мембраны. Экзоспора многослойна и имеет придатки. Сложное строение оболочки определяет устойчивость спор к неблагоприятным факторам внешней среды. Споры глюгеа могут находиться «в боевой готовности» в течение нескольких лет [Соколова, 2019]. Дол-

говременное сохранение инвазии паразита вне организма хозяина – важный механизм, гарантирующий сохранение популяции паразита в новых условиях. Известны два пути заражения корюшки *Glugea hertwigi*. Первый (прямой) – споры остаются на том же хозяине и заражают другие клетки или выводятся наружу и заражают других особей хозяина. Второй (трансмиссивный) – споры могут передаваться через транзитных хозяев (фильтраторов ракообразных) и при каннибализме. Второй путь более эффективен. Экспериментально показана более высокая приживаемость спор *Glugea hertwigi* и большая успешность их развития при скармливании молоди корюшки рачков, имеющих споры паразита, чем водной суспензией спор [Scarborough, Weidner, 1979].

В оз. Сямозеро корюшка является одновременно планктофагом и хищником [Бушман, 1982]. Личинки и годовики питаются планктоном и могут заражаться спорами из толщи воды и при питании беспозвоночными – фильтраторами, несущими споры. Взрослые рыбы частично переходят на хищное питание. В качестве главного объекта питания они используют собственную молодь [Стерлигова, Ильмаст, 2017]. Взрослые рыбы могут заражаться *Glugea hertwigi* прямым путём – через аутоинвазию и через трансмиссию при питании ракообразными со спорами паразита и каннибализме. Для некоторых видов микроспоридий показана и трансовариальная передача инвазии [Исси, 2002]. Трансовариальная паразитарная трансмиссия известна для *Pleistophora ovariae* – паразита золотого шайнера *Notemigoneus crysoleucas* [Summerfelt, Wagner, 1970]. Скарборо наблюдала выстреливание (выталкивание) ксеном из яичника во время нереста корюшки. В этом случае повышается вероятность прямой пере-

Таблица 1. Возрастные особенности встречаемости и интенсивности заражения корюшки оз. Сямозеро микроспоридией *Glugea hertwigi*

Возраст корюшки	Исследовано рыб (экз.)	Встречаемость (%)	Среднее число ксеном/рыба	Min число ксеном, экз.	Max число ксеном, экз.	Дисперсия
1+	30	63.3	27.57	1	150	2665
2+	139	92.8	56.4	1	500	6598
3+	22	81.8	23.95	1	183	2065

дачи спор личинкам корюшки [Scarborough, Weidner, 1979].

Важный фактор для развития микроспоридий – температура. Она оказывает двоякое воздействие: прямое – определяя продолжительность жизненного цикла, и опосредованное – под влиянием изменений физиологии хозяина. Оз. Сямозеро – метатермический умеренно тёплый водоём. Водные массы Сямозера обладают небольшой тепловой инерцией и быстро реагируют на изменения, происходящие в климате района. Ото льда озеро освобождается в конце мая. В поверхностном слое центральной части озера среднемесячная температура в мае 9.8 °С. По всей вертикали – 4.1 °С. Май характеризуется значительными колебаниями температуры, часто бывает весеннее похолодание. Ветровое перемешивание является основным фактором формирования летнего теплового состояния. Средняя продолжительность летнего сезона 2.5 месяца. Самый тёплый месяц – июль. Плавное увеличение тепла продолжается до середины июля, в горизонте 0–2 м озеро прогревается до 19–20 °С. Осень начинается в конце августа. Переход через 4 °С происходит в середине октября [Фрейндинг, 1964].

Наблюдения за динамикой заражения показали, что встречаемость паразита и интенсивность заражения взрослой корюшки в летние месяцы были высокие. Индекс обилия и дисперсия у корюшки 2+ постепенно увеличивались, а в возрасте 3+ в течение двух

недель (с 12.06 по 24.06) значительно снизились (табл. 2). Показано [Olson, 1981], что оптимальная температура для развития *Glugea hertwigi* 20 °С. Ксеномы со сформированными спорами развиваются в течение двух недель [Scarborough, Weidner, 1979]. Проведённые нами исследования позволяют считать, что тепловой режим озера вполне благоприятен для развития микроспоридии *Glugea hertwigi*. Её жизненный цикл в оз. Сямозеро может завершиться за относительно короткое время. В условиях относительно невысоких летних температур успеет развиваться только одна генерация паразита.

Для понимания эпидемиологии процесса большое значение имеет время нахождения паразита при низких температурах. На примере близкородственного вида *Glugea stephani* установлено, что с понижением температуры воды (ниже 10 °С) развитие паразита задерживается на стадии преспорогонии – метаболическом состоянии покоя. После повышения температуры спорогония возобновляется [Olson, 1976, 1981]. Это позволяет предположить, что в условиях оз. Сямозеро в зимний период инвазия сохраняется, развитие паразита возобновляется с повышением температуры.

Полученные нами материалы сходны с опубликованными наблюдениями возрастной и сезонной динамики заражения корюшек микроспоридией *Glugea hertwigi*. Канадские исследователи показали, что заражённость

Таблица 2. Сезонная динамика заражённости разновозрастных групп корюшки *Glugea hertwigi* в оз. Сямозеро

Показатели	1+		2+					3+	
	АС 7.6–8.5 см		АС 8.6–11 см					АС 11.1–14 см	
	3 июля	6 июля	12 июня	24 июня	1 июля	2 июля	13 июля	12 июня	24 июня
N	24	23	14	14	25	25	18	44	15
Минимум	1	1	1	1	1	2	1	1	1
Максимум	32	6	400	400	400	400	400	504	68
Среднее	3.0	1.2	72.9	123.1	120.0	175.6	263.2	66.3	10.9
Стандартная ошибка	1.5	0.4	31.9	41.7	29.6	35.0	35.4	16.9	4.7
Дисперсия	52.1	2.9	14272	24344	21949	30593	22560	12585	328

Примечание. N – число исследованных рыб; АС – длина тела по Смитту (расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника корюшки).

Glugea hertwigi личинок американской корюшки увеличивается с 6.7 до 93.2% (июнь – сентябрь). Среднее число ксеном за это время увеличилось с 0.08 до 57.4 экз. Заражённость взрослой корюшки в течение года изменялась от 53 до 76% [Delisle, 1969, 1972; Chen, Power, 1972; Nepszy et al., 1978]. В оз. Туусула (Южная Финляндия) ксеномы *Glugea hertwigi* были обнаружены у годовиков европейской корюшки в начале августа – конце августа [Рексан-Неким et al., 2005]. При ежемесячном исследовании европейской корюшки в р. Эльбе (с июля 1985 г. по май 1986 г.) *Glugea hertwigi* была найдена только у молоди длиной меньше 10 см. Сезонная динамика заражённости изменялась от 2.5% в январе до 11.8% в июле [Costa et al., 2016].

Анализ частот встречаемости ксеном в исследованных выборках корюшки в оз. Сямозеро выявил различия в характере распределения паразита в популяции корюшки. Гистограмма распределения числа ксеном глугеа в двух выборках годовиков, собранных в сжатые сроки, достоверно менялась (рис. 3 А), сопровождаясь заметным увеличением доли слабо заражённых особей (тест

Колмогорова – Смирнова $DN = 0.58$ при $p < 0.05$).

Распределение численности глугеа в выборках корюшки в возрасте 2+ , собранных 12.06 и 24.06 (рис. 3 В), имело отличия в сравнении с годовиками. Однако они были не достоверны (тест Колмогорова – Смирнова $DN = 0.41$ при $p > 0.05$). Критическим по характеру заражения оказался период с 02 по 13 июля, когда было отмечено заметное возрастание заражённости рыб. При этом наблюдалось не только увеличение интенсивности заражения (табл. 2), но и изменение распределения численности паразита в популяции корюшки (рис. 3 С). Распределение численности ксеном глугеа в этот период имело достоверные отличия (тест Колмогорова – Смирнова $DN = 0.48$ при $p < 0.05$). Агрегированное распределение (Гамма-закон) стало нормальным, характеризуя тем самым период активного нарастания численности как эпизоотический уровень заражённости корюшки.

Частотное распределение ксеном глугеа в выборках корюшки в возрасте 3+ , собранных 12.06 и 24.06 (рис. 3 D), достоверно не различалось (тест Колмогорова – Смирнова $DN =$

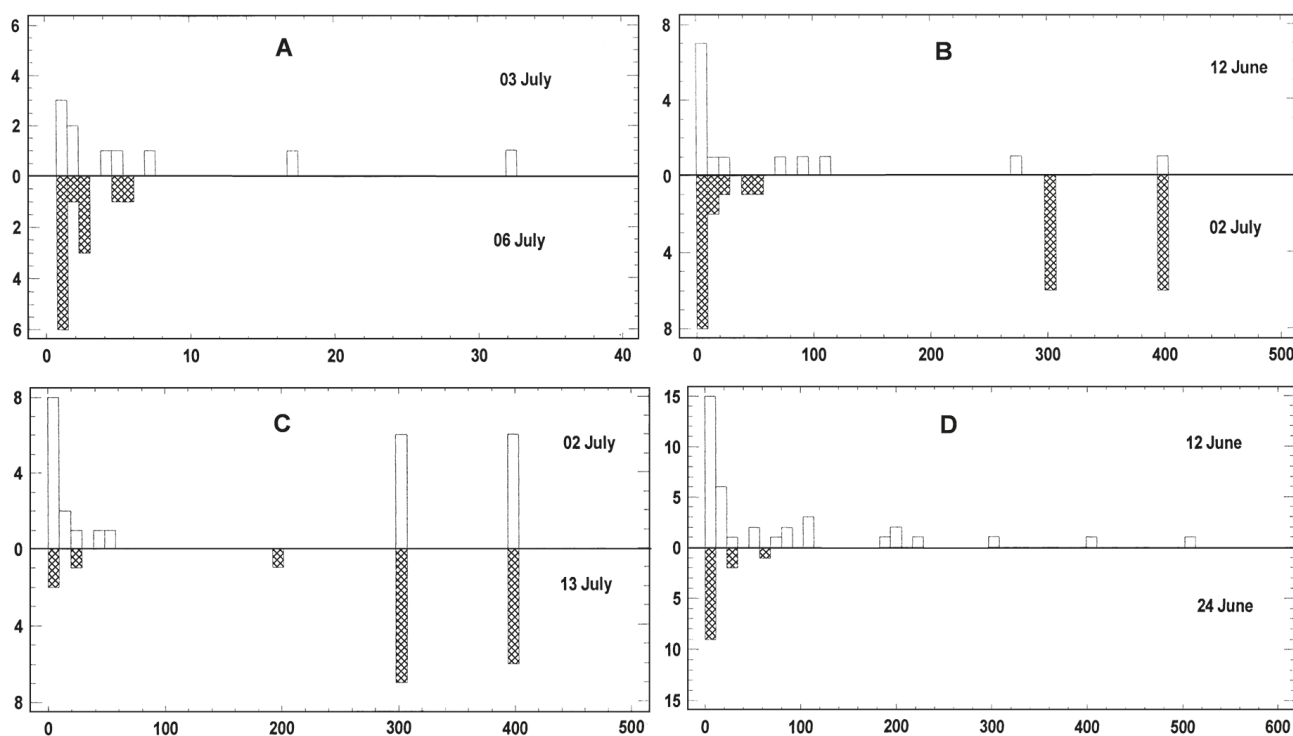


Рис. 3. Гистограммы распределения числа ксеном глугеа у корюшки в возрасте: А – 1+ (верхняя 3 июля / нижняя 6 июля); В – возрасте 2+ с 12.06 по 2.07 (верхняя 12 июня / нижняя 2 июля), С – 2+ с 2.07 по 13.07 (верхняя 2 июля / нижняя 13 июля); D – 3+ (верхняя 12 июня / нижняя 24 июня) (где по оси X – число ксеном, по Y – частота).

Таблица 3. Динамика неоднородности популяции корюшки по уровню заражения *Glugea hertwigi*, в %

Возраст 2+					
Уровень заражения рыб	12.06	24.06	1.07	2.07	13.07
Слабо заражённые – до 5 ксеном	20	31	18	12	6
Средний уровень заражения (от 5 до 15 ксеном)	33	23	14	24	6
Высокий уровень заражения (более 15 ксеном)	33	16	23	16	6
Летальный уровень заражения (более 200 ксеном).	13	38	41	48	82
Возраст 3+					
Уровень заражения рыб	12.06	24.06	1.07	2.07	13.07
Слабо заражённые – до 5 ксеном	11	42	–	–	–
Средний уровень заражения (от 5 до 15 ксеном)	34	33	–	–	–
Высокий уровень заражения (более 15 ксеном)	42	25	–	–	–
Летальный уровень заражения (более 200 ксеном).	13	0	–	–	–

0.37 при $p > 0.05$). При сохранении единого агрегированного характера распределения, отличия исследованных периодов связаны с полным отсутствием в конце июня особей, имеющих интенсивность заражения выше 70 ксеном (рис. 3 D).

Анализ ранжирования корюшки по степени заражённости глугеа показал, что популяция корюшки неоднородна и представлена особями с разным уровнем заражённости: слабым, средним, высоким и летальным (табл. 3). С увеличением паразитарной нагрузки (численности микроспоридий) доля рыб с летальным уровнем заражения неуклонно увеличивалась и через месяц достигла максимальных величин. Отсутствие рыб в возрасте 3+ с летальной дозой заражения служит доказательством наиболее высокой смертности в этой возрастной группе.

Полученные нами данные по изменению частотного распределения ксеном в разновозрастных выборках корюшки и динамике соотношения рыб с разным уровнем заражения показывают, что в оз. Сямозеро заражённость *Glugea hertwigi* сопровождается высокой смертностью корюшки. Канадские исследователи также связывают большие потери американской корюшки в оз. Эри с высокой смертностью заражённой молоди, а высокую смертность взрослых корюшек – с физиологическим истощением в течение нереста, которое усиливается под воздействием паразита. В сравнении с любым другим паразитом *Glugea hertwigi* представляет наибольшую

угрозу рыбному хозяйству в оз. Эри [Nepszy, Dechtiar, 1972; Dechtiar, Nepszy, 1988].

В конце 1980-х и начале 1990-х гг. мелиоративные и сельскохозяйственные работы в бассейне Сямозера были прекращены. Содержание биогенов в озере стабилизировалось. Содержание кислорода составило 8.1–9.5 мг/л (90–98%), биомасса зоопланктона – 1.8 г/м³. Подъём численности корюшки в 1978–1980 гг. сменился резким спадом, и к 1989 г. её вылов составил 3 кг/га. Высокая смертность корюшки от микроспоридиоза дополнялась прессом хищников (судак, окунь, налим, щука), которые ежегодно съедали до 74% годовой продукции корюшки. Выживаемость интродуцента на личиночной фазе онтогенеза снижала и сама корюшка, которая поедала икру, личинок и собственную молодь. До 50% в питании корюшки приходилось на собственную молодь [Попова, 1982]. В уловах преобладали трёх- и четырёхлетки длиной 9–10 см и массой 7–10 г, рыбы старше 5 лет встречались единично. В связи с уменьшением массы рыб снизилась абсолютная плодовитость (с 7200 икринок до 6000) и диаметр икринок с 0.7–0.9 (в среднем 0.8) в 1977–1978 гг. до 0.5–0.7 (0.6) мм в 1982–1988 гг.

В начале 2000-х гг. началось восстановление численности аборигенного вида ряпушки, которая вселялась в оз. Сямозеро на личиночной стадии ежегодно с 1976 по 1989 г. Ряпушка с коротким жизненным циклом и ранними сроками созревания начала быстро наращивать численность и вновь стала ведущим ком-

понентом в структуре рыбного населения Сямозера [Стерлигова, Ильмаст, 2017]. В последние годы корюшка в промысловых уловах практически не встречается. В опытных уловах она немногочисленна и представлена преимущественно двумя возрастными группами 2+ и 3+ длиной 10–12 см, массой 8–10 г. Заражённость рыб микроспоридией сохраняется на высоком уровне (80%), интенсивность заражения широко варьирует (1–295 ксеном), индекс обилия относительно низкий – 16 экз. Большая часть ксеном локализуется на стенках кишечника, почках и гонадах. Другие органы инвазированы в меньшей степени. Распределение численности глугеа соответствует негативному биномиальному [Новохацкая, 2008].

Длительные наблюдения за европейской корюшкой *Osmerus eperlanus* и микроспоридией *Glugea hertwigi* позволили выделить в развитии двойной инвазии в оз. Сямозеро 4 этапа. Первый – латентный этап (скрытый) с момента проникновения корюшки в озеро до первых единичных случаев встречаемости в уловах (1968–1970 гг.). Широко специфичные аборигенные виды паразитов начинают осваивать интродуцента в качестве нового хозяина. Вселение корюшки не оказывает заметного воздействия на экосистему водоёма.

Второй этап (с 1971 по 1981 г.) – подъём численности корюшки и трансформация структуры рыбного населения. Корюшка находит в Сямозере благоприятные условия для нереста и нагула. Рост продуктивности водоёма и заметное повышение биомассы зоопланктона обеспечивают свободные пищевые ресурсы и обуславливают успешность натурализации корюшки [Криксунов и др., 2005]. Короткий жизненный цикл, высокая плодовитость, быстрый рост и раннее созревание способствуют росту численности корюшки в водоёме. Она становится доминирующим видом в составе рыбной части сообщества и оказывает давление на другие компоненты рыбного населения [Стерлигова, Ильмаст, 2017]. Аборигенный вид планктофаг ряпушка переходит в категорию «исчезающий вид». Натурализация корюшки приводит к трансформации трофической структуры водоёма. Основной поток энергии, который шёл через

зоопланктон – ряпушку – хищных рыб, изменяется на зоопланктон – корюшка – судак. При этом основная доля зоопланктона используется на поддержание биомассы и создание продукции корюшки. Паразитофауна интродуцента характеризуется бедностью. Видовой состав паразитов корюшки дополняется специфичным паразитом ряпушки цестодой *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800).

Третий этап (с 1980 по 1990 г.) – регистрация у корюшки микроспоридии *Glugea hertwigi* и развитие эпизоотии микроспориоза. Отсутствие у хозяина защитных реакций на проникновение паразита в клетку, короткий жизненный цикл микроспоридии и задержка спорогонии при низких температурах среды, высокая устойчивость расселительной стадии к абиотическим факторам среды и разнообразие путей передачи инвазии определяют высокий биологический потенциал *Glugea hertwigi*. Одновременный рост численности обоих вселенцев – паразита *Glugea hertwigi* и хозяина – корюшки, снижение популяционных показателей хозяина и увеличение численности паразита направлены на стабилизацию и сохранение относительно равновесного состояния системы паразит – хозяин. Эпизоотическая фаза продолжается около трёх лет. На этом этапе происходит падение численности корюшки и интенсивности её заражения при сохраняющейся высокой встречаемости *Glugea hertwigi*. Последствием заражения корюшки *Glugea hertwigi* является высокая смертность, изменение размерно-возрастной структуры популяции и снижение репродукции. Эпизоотия в Сямозере раскрывает роль специфичного паразита микроспоридии *Glugea hertwigi* как регулятора численности корюшки и поддержания структуры природных сообществ.

Четвёртый этап (с 1991 г. по настоящее время) – восстановление численности ряпушки, низкий уровень численности корюшки и *Glugea hertwigi*. Снижение биогенного загрязнения и сокращение поступления общего фосфора в оз. Сямозеро приводят к снижению продукции фито- и зоопланктона и численности всех видов рыб, в том числе и корюшки. Как в водоёме, так и в питании хищных рыб корюшка отмечается крайне

редко. Преимущество в водоёме получают окуневые и карповые – рыбы с весенним нерестом и коротким периодом инкубации. Хищные рыбы выступают как стабилизирующий фактор, который поддерживает сбалансированную структуру сообщества. Основной хищник в Сямозере – судак уже в первый год жизни переходит на питание молодью корюшки [Попова, 1979]. Начинается восстановление популяции ряпушки.

Таким образом, в оз. Сямозеро корюшка прошла ряд стадий и несколько циклов изменения численности. Она включилась в трофические сети сообщества [Криксунов и др., 2005]. Антропогенное эвтрофирование Сямозера предопределило успешную натурализацию интродуцента. Эпизоотия корюшки, вызванная её специфичным паразитом микроспоридией *G. hertvigi*, и пресс хищников стабилизировали численность вселенца. Снижение антропогенной нагрузки на водоём способствовало началу самовосстановления исходной озёрной биоты.

Заключение

Проведённые исследования показали, что эпизоотия, вызванная микроспоридией *Glugea hertvigi*, стала важным популяционным механизмом регуляции численности интродуцента – корюшки. Массовая эпизоотия сопровождается смертностью сильно заражённых рыб, но при этом нет данных, свидетельствующих о селективном влиянии микроспоридии на корюшку. Снижение численности корюшки происходит не только как следствие влияния паразита, но и действия хищников в изменившемся состоянии экосистемы Сямозера. После вспышки заражённости корюшки *G. hertvigi*, встречаемость паразита ещё долго поддерживается на относительно высоком уровне, тогда как интенсивность заражения существенно сокращается. Равновесное состояние популяции паразита и популяции хозяина характеризуется относительно низкой плотностью хозяина.

Рассмотрение паразитологических событий, связанных с интродукцией корюшки в Сямозеро, показывает сходство с интродукцией американской корюшки в североамери-

канские Великие озёра, которая вызвала значительные изменения в экосистеме [Rooney, Paterson, 2009]. Расселение корюшки в Великих озёрах так же проходит на фоне роста антропогенного эвтрофирования. Увеличение продуктивности водоёмов создаёт условия, снижающие конкурентные отношения между аборигенными представителями рыбного сообщества, и способствующие успешному проникновению чужеродных видов.

Финансирование работы

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075; 0218-2019-0081) и частично за счёт РФФИ (проект № 17-04-1004; проект № 15-29-2772).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Барышева А.Ф., Бауер О.Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175–226.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бушман Л. Г. Изменения в структуре рыбного населения и в питании рыб-планктофагов // В кн.: Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Отв. ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. С. 63–105.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 124 с.
- Догель В.А. Общая паразитология / Переработано и дополнено Ю.И. Полянским, Е.М. Хейсиным. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1962. 460 с.
- Евсеева Н.В., Иешко Е.П., Шульман Б.С. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условиях Сямозера (Карелия) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 404–409.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 118–124.

- Исси И.В. Паразитарные системы микроспоридий. Описание и вопросы терминологии // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 6. С. 479–492.
- Исси И.В., Воронин В.Н. Тип Microsporidia – Микроспоридии // В кн.: Протисты = Protista: Рук-во по зоологии / Под ред. А.Ф. Алимова. СПб.: РАН, 2007. С. 994–1045.
- Корляков К.А. Чужеродные короткоциклового рыбы в водоёмах Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2011. 23 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Серия: Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: Карельский научный центр, 2005. 54 с.
- Лутта А.С. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudi-ventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis* // Тр. Ленингр. общ. естествоисп. 1941. Т. 18, вып. 4. С. 40–60.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Новохацкая О.В. Изучение динамики эпизоотического процесса на примере паразита корюшки – *Glugea hertwigi* (Microsporidia) // Мат. IV Всерос. Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук. СПб.: Лемая, 2008. Т. 3. С. 13–16.
- Озёра Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство: Справочник. Петрозаводск: Карелия, 1959. 618 с.
- Петрушевский Г.К., Шульман С.С. Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоёмах СССР // В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб / Отв. ред. Ю.И. Полянский. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1958. С. 301–320.
- Попова О.А. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // В кн.: Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Отв. ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. С. 106–145.
- Попова О.А. Роль хищных рыб в экосистемах // В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем / Отв. ред. Б.В. Кошелев, Ю.С. Решетников. М.: Наука, 1979. С. 13–47.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищев. пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Отв. ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. 234 с.
- Решетников Ю.С., Стерлигова О.П., Аникиева Л.В., Королёва И.М. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60. № 3. С. 352–363.
- Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. / Отв. ред. Н.Н. Филатов, Т.П. Куликова, П.А. Лозовик. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 139–145.
- Соколова Ю.Я. Биология клетки и биоразнообразии микроспоридий: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2019. 39 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Состояние популяций корюшки *Osmerus eperlanus* Выгозера и Сямозера, сформировавшихся в результате саморасселения // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 3. С. 358–364.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Динамика популяции инвазивного вида корюшки *Osmerus eperlanus* в Сямозере (южная Карелия) // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57. № 5. С. 576–584.
- Стерлигова О.П., Кето Ю., Каукаранта М. Биология корюшки *Osmerus eperlanus* озера Весиярви (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 3. С. 166–168.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование) / Отв. ред. С.П. Китаев. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск. 1959. Т. 1. 238 с. Петрозаводск. 1962. Т. 2. 270 с.
- Фрейндлинг В.А. О температурном режиме озера Сямозера // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вопросы гидрологии, озераведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск. 1964. Вып. 36. С. 100–123.
- Хлопина Н.П. К вопросу о паразитических заболеваниях снетков // Изв. Отд. Рыбоводства. Л.: Ленснабтехиздат, 1920. Вып. 2. С. 92–95.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 198 с.
- Chen M., Power G. Infection of American smelt in Lake Ontario and Lake Erie with the microsporidian parasite *Glugea hertwigi* // Can. J. Zool. 1972. 50: 1183–1188.
- Costa G., Melo-Moreira E., de Carvalho M.A.P. Occurrence of microsporidians *Glugea hertwigi* and *Pleistophora ladogensis*, in smelt *Osmerus eperlanus* from German rivers, North Sea coast // Diseases of aquatic organisms. 2016. Vol. 121. No. 1. P. 49–57. DOI:10.3354/dao03040. Corpus ID: 25765610
- Dechtiar A.O., Nepszy S.J. Survey of the parasite fauna of selected fish species from Lake Erie, 1970–1975. Great Lakes Fisheries Commission // Technical Report. 1988. Vol. 51. P. 49–65.
- Delisle C. Bimonthly progress of non-lethal infection by *Glugea hertwigi* in young-of-the-year smelt, *Osmerus mordax* // Can. J. Zool. 1969. Vol. 47. No. 3. P. 871–876.
- Delisle C. Monthly variations of *Glugea hertwigi* (Sporozoa: Microsporidia) in different tissues and organs of the freshwater smelt and the consequences of this infection on the annual massive mortality of this fish // Can. J. Zool. – Dec. Vol. 1972. 50/12. P. 1589–1600.
- Elliott M. Biological pollutants and biological pollution – an increasing cause for concern // Marine Pollution Bull. 2003. Vol. 46. P. 275–280.
- Granath W.O., Gilbert M.A., Wyatt-Pescador E.J., Vincent E.R. Epizootology of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of salmonid whirling disease in the Rock Creek drainage of West-Central Montana // J. Parasitol. 2007. Vol. 93. P. 104–119.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, issue 1. 9 pp.

- Kipp R.M., Bogdanoff A.K., Fusaro A., Sturtevant R. *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1911: U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL, and NOAA Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System, Ann Arbor, MI, 2019. // (<https://nas.er.usgs.gov/queries/greatLakes/FactSheet.aspx?SpeciesID=2368&Potential=N&Type=0&HUCNumber=DGreatLakes>, Revision Date: 9/13/2019). Access Date: 6/2/2020.
- Lovy J., Kostka M., Dykova I., Arsenault G., Peckova H., Wright G.M., Speare D.J. Phylogeny and morphology of *Glugea hertwigi* from rainbow smelt *Osmerus mordax* found in Prince Edward Island, Canada // *Diseases of Aquatic organisms*. 2009. Vol. 86. P. 235–243. doi: 10.3354/dao02133.
- Malmberg G. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia // *Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe*. Petrozavodsk. 1989. P. 88–104.
- Marcogliese D. J. First Report of the Asian Fish Tapeworm in the Great lakes // *J. Great Lakes Res.* 2008. 34. P. 566–569.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic Species in the Great Lakes: A History of Biotic Crises and Anthropogenic Introductions // *Journal Great Lakes Research*. 1993. Vol. 19. P. 1–54. [http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330\(93\)71197-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330(93)71197-1)
- Molnar K., Szekely Cs., Perenyi M. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoida) infection in eels of Lake Balaton, Hungary // *Folia Parasitol.* 1994. Vol. 41. P. 193–202.
- Nepszy S.J., Budd J., Dechtiar A.O. Mortality of young of the year rainbow smelt *Osmerus mordax* in Lake Erie associated with the occurrence of *Glugea hertwigi* // *Journal of Wildlife Diseases*. 1978. 14 (2). P. 233–239.
- Nepszy S.J., Dechtiar A.O. Occurrence of *Glugea hertwigi* in Lake Erie rainbow smelt (*Osmerus mordax*) and associated mortality of adult smelt // *J. Fish. Res. Board Can.* 1972. Vol. 29. P. 1639–1641.
- Olson R. Laboratory and Field Studies on *Glugea stephani* (Hagenmuller), a microsporidian parasite of pleuronectid flat-fishes // *J. Protozool.* 1976. 23 (1). P. 158–164.
- Olson R. Effects of low temperature on the development of the microsporidian *Glugea stephani* in English sole (*Parophrys vetulus*) // *J. Wildl Dis.* 1981. 17 (4). P. 559–562. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-17.4.559>
- Pekcan-Hekim Z., Rahkonen R., Horppila J. Occurrence of the parasite *Glugea hertwigi* in young-of-the-year smelt in Lake Tuusulanjärvi // *Journal of Fish Biology*. 2005. Vol. 66. No. 2. P. 583–588. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2005.00617.x
- Rooney R.C., Paterson M.J. Ecosystem effects of Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) invasions in inland lakes: a literature review // *Fisheries and Oceans Canada. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2009. 2845.
- Scarborough A., Weidner E. Field and laboratory studies of *Glugea hertwigi* microsporidia in the rainbow smelt *Osmerus mordax* // *Biological Bulletin (Woods Hole)*. 1979. 157(2): 334–343.
- Summerfelt R.C., Wagner M.C. Incidence and intensity of *Plistophora ovariae*, a microsporidian parasite of the Golden Shiner *Notemigoneus crysoleucas* // *A Symposium on Diseases of Fishes and Shellfishes / Ed. S.F. Snieszko. Am. Fish. Soc., Washington, D. C.* 1970. Special Publication. No. 5. P. 142–160.
- Sures B., Knopf K. Parasites as a threat to freshwater eels? // *Science*. 2004. 304. P. 209–211.
- Valtonen E.T., Sirén T.H., Karvonen A., Pulkkinen K. Suomen Kalojen Loiset. Gaudeamus. 2012. Painopaikka: Tammerprint Oy. Tampere. 540 p.

BIOLOGICAL INVASIONS: THE EUROPEAN SMELT *OSMERUS EPERLANUS* (L.) AND THE MICROSPORIDIAN *GLUGEA HERTWIGI* WEISSENBERG, 1911

© Anikieva L.V.^{a,*}, Ieshko E.P.^a, Sterligova O.P.^a, Reshetnikov Yu.S.^b

^aInstitute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Republic of Karelia, Russia

^bA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: *lva-45@mail.ru

The paper presents the phenomenology of the smelt *Osmerus eperlanus* and the microsporidian *Glugea hertwigi* invasion into a new habitat – Lake Syamozero (Karelia), where neither of the species occurred before. The invasion history falls into 4 phases. The first, latent phase started with a spontaneous invasion of the lake by smelt and lasted until the first fish showed up in catches (1968–1970). The second phase (1971 to 1980) was the invader number outbreak. The smelt became the dominant species in the fish community, while the native plankton-feeder, the vendace *Coregonus albula*, became an endangered species. The third phase (1980 to 1991) was the population outbreak of the microsporidian *Glugea hertwigi*, and development of an epizootic. The fourth phase (since 1991 until present) is the decreasing of the number of the invasive species – the smelt and the microsporidian *Glugea hertwigi* and the recovery of the native vendace population.

Key words: invasion, smelt *Osmerus eperlanus* (L.), microsporidian *Glugea hertwigi*, epizootic.

ФАУНА КСИЛОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ ТИСО-САМШИТОВОЙ РОЩИ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ПОСЛЕ ИСЧЕЗНОВЕНИЯ САМШИТНИКОВ

© 2021 Бибин А.Р.

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН; Кабардино-Балкарская республика, г. Нальчик 360051, Россия; bibin@inbox.ru

Поступила в редакцию 22.10.2020. После доработки 03.11.2021. Принята к публикации 17.11.2021

В статье рассматривается изменение фауны и структуры сообщества ксилофильных жесткокрылых после исчезновения самшитников на территории тисо-самшитовой рощи Кавказского заповедника.

Ключевые слова: тисо-самшитовая роща, Кавказский заповедник, инвазивный вид.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-15-19

Введение

В результате инвазии самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* (Walker 1859) в 2012–2016 гг. на Западном Кавказе практически полностью исчезли леса с преобладанием самшита вечнозелёного (*Buxus sempervirens* L. (= *B. colchica* Rojark)). Осталось лишь около 4.5 га естественных самшитников в Республике Адыгея, в среднем течении р. Цице [Резчикова и др., 2019]. Несмотря на то, что по всему ареалу самшита происходит его семенное возобновление и, отчасти, возобновление водянными побегами, самшитники как тип леса исчезли. Есть указания, что с самшитниками облигатно связано 43 вида грибов, 3 вида хромист и 18 видов беспозвоночных [Mitchell et al., 2018]. Сейчас наличие таких связей мы можем заметить по выпадению тех или иных видов из лесных ценозов.

Самшит является ключевым видом, и его исчезновение повлекло за собой смену типа леса и структуры лесных сообществ. Целью нашей работы является исследование изменений в структуре сообществ и видовом составе ксилофильных жесткокрылых в тисо-самшитовой роще в связи с гибелью самшитников.

Материал и методика

Тисо-самшитовая роща является участком Кавказского государственного природ-

ного биосферного заповедника, отделённым от основной территории. Расположена роща на склоне горы Ахун, в окрестностях посёлка Хоста. Природные комплексы Тисо-самшитовой рощи представляют собой реликтовые субтропические многовидовые лесные сообщества [Альпер, 1960; Цымбал, Трубачёва, 2016; Акатова и др., 2019].

Для сбора насекомых использовались оконные ловушки Т-типа, представляющие собой стекло, вертикально укреплённое на валежине над корытцем из плотного целлофана, с фиксирующей жидкостью (в качестве которой использовался водный раствор формальдегида). Материал из ловушек выбирался ежемесячно. Ловушки были установлены под пологом леса на старом гнилом грабе (*Carpinus betulus* L.), липе бегониелистной (*Tilia begoniifolia* Steven), самшите и стояли в течение всего сезона. Материал, анализируемый в данной статье, был собран в 2016 (23.03–2.11) и 2018 (20.03–2.08) годах. Выемка материала происходила один раз в месяц. В 2016 г. было отработано 446 ловушко/суток и собрано 1940 экземпляров жесткокрылых. В 2018 г. отработано 270 ловушко/суток и собрано 7340 экземпляров. Меньшее количество рабочих дней в 2018 г. объясняется тем, что ловушки в августе были выведены из строя падающими деревьями самшита. Определение материала проводилось автором с использованием лите-

ратуры [Старк, 1952; Определитель..., 1965; Крыжановский, Рейхард 1976; Данилевский, Мирошников, 1985; Логвиновский, 1985] и справочной коллекции, в формировании которой принимали участие ведущие колеоптерологи России. Ряд видов, определение которых затруднено, был исключён из анализа.

Результаты

В первую очередь бросается в глаза разница в количестве экземпляров, отличающих эти года: оно возросло почти в 4 раза. На рисунках 1 и 2 показана динамика численности по месяцам.

Кроме того, произошло смещение пика активности с апреля на май. Хотя следует отметить, что май в 2016 г. был аномально холодным, что, очевидно, повлияло на интен-

сивность лёта жуков (рис. 3). Однако, по нашему мнению, невысокие температуры мая 2016 г. не могли обеспечить более чем десятикратную разницу в численности.

Наиболее существенный вклад в численность жесткокрылых в 2016 г. в апреле внесли Scolytidae, в мае, июне и июле – Leiodidae, в августе – Sphindidae. Индексы Шеннона и Пиелу для выборки 2016 г. соответственно: $H=3.364$ и $E=0.7593$.

В 2018 г. и в апреле, и в мае доминировали представители семейства Scolytidae; в июне содоминантами короедов становятся представители семейства Latridiidae; в июле доминируют Scolytidae, несколько меньший вклад вносят Sphindidae и Leiodidae. Индексы Шеннона и Пиелу для данной выборки соответственно: $H=1.834$ и $E=0.3974$.

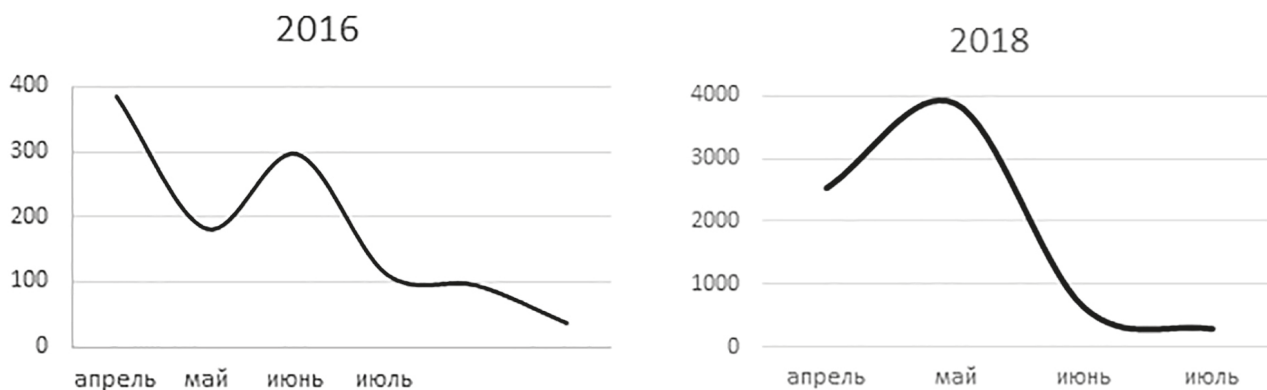


Рис. 1 и 2. Динамика численности ксилофильных жесткокрылых в 2016 и 2018 гг. (кол. экз.).

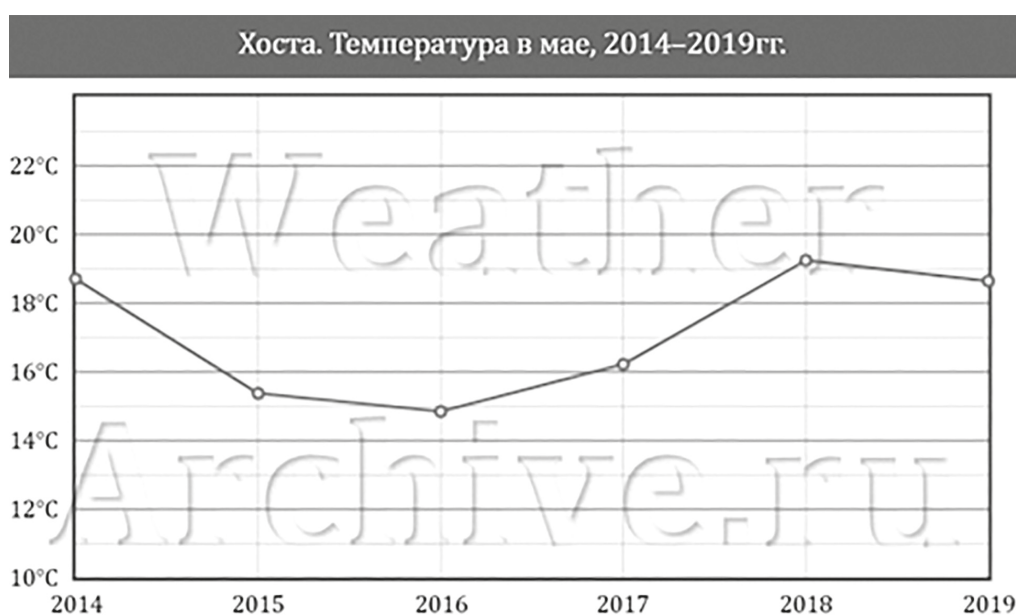


Рис. 3. Среднемесячные температуры мая [WeatherArchive..., 2021].

Кроме увеличения общей численности видов, как видно из приведённых показателей индексов биоразнообразия выравненности, произошло значительное изменение в структуре сообщества. Для индекса Пиелу (Е) – чем более равномерно представлены в сообществе составляющие его виды, тем ближе его значение к единице. Индекс Шеннона (Н) принимает максимальное значение тогда, когда имеет место полная выравненность распределения, что соответствует наибольшему разнообразию системы. Таким образом, сообщество ксилофильных жесткокрылых стало менее разнообразным и монодоминантным, несмотря на увеличение количества видов. Сборы 2016 г. включали 86 видов из 60 родов, относящихся к 29 семействам. В 2018 г. был собран 101 вид из 74 родов, относящихся к 35 семействам. Такое распределение показывает, что увеличение видового состава произошло за счёт видов, встречающихся единично в 2018 г. Абсолютное большинство видов, за счёт которых произошло увеличение видового богатства в сравниваемых нами выборках, являются обычными для региона и время от времени попадают в сборы, хотя и не часто. По нашему мнению, такая ситуация свидетельствует о повышении «проницаемости» лесного полога после выпадения самшита для летающих насекомых и, как следствие, увеличении количества видов в сборах.

Основное увеличение численности жуков произошло за счёт единственного вида – *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894). Его численность с 20 особей, собранных в 2016 г., возросла до 4481 особи в 2018 г., то есть более чем в 200 раз! *X. germanus* является инвазивным короедом, одним из двух видов, способных развиваться на самшите [Орлова-Беньковская, 2017]. Этот широкий полифаг развивается в мёртвой древесине и до настоящего времени не приносил вреда лесным насаждениям. Однако подобная вспышка численности вызывает тревогу в связи с публикациями, посвящёнными развитию этого вида на внешне здоровых посадках каштана съедобного [Dutto et al., 2018]. Каштанники Западного Кавказа значительно страдают от крифонектриевого некроза. В процессе этого заболевания дерева суховершиняют,

отмирают отдельные крупные ветви. Кроме того, в 2016 г. на Черноморском побережье России появилась каштановая орехотворка *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951, ещё более усугубившая ситуацию с каштаном. В этих условиях переход короеда на питание каштаном после того, как весь самшитовый отпад будет отработан, кажется весьма вероятным.

Второй вид короедов, способный развиваться на самшите, – многоядный крифал *Hyporthenemus eruditus* (Westwood 1836) – также является инвазивным. Хотя в литературе есть указания на его массовое развитие на самшитовом отпаде в районе Большого Сочи [Гниненко и др., 2019], нами этот вид наблюдался единично. В 2016 г. было собрано всего две особи этого вида, в 2018 – восемь.

Среди ксилофильных жесткокрылых есть ряд инвазивных видов, появившихся в недавнем времени на Черноморском побережье Кавказа, не имеющих пока хозяйственного значения. Однако мониторинг их численности представляет несомненный интерес.

В 2014 г. в окрестностях Дагомыса была собрана одна самка *Arthrolips fasciata* (Erichson, 1842) – чужеродного вида, родиной которого являются Тасмания и Новая Зеландия [Kovalev, 2016]. В 2016 г. 2 экз. было собрано на территории тисо-самшитовой рощи. В 2018 г. собрано 17 экземпляров. Пик лёта приходится на конец апреля – май. Особенности биологии и инвазионного процесса даны в справочнике по чужеродным жесткокрылым европейской части России [Ковалев, 2019].

Epuraea ocularis Fairmaire, 1849 (Nitidulidae): В 2015 г. были собраны 4 экз. [Бибин, 2017], в 2016 – 10 экз., в 2018 г. – 4 экз. Лёт жуков приходится на конец лета – начало осени, вплоть до октября.

Stelidota geminata (Say, 1825) (Nitidulidae). Впервые отмечены на территории России в 2013 г. [Tsinkevich, Solodovnikov, 2014]. В 2016 г. было собрано 12 экз., в 2018 – 5 экз. Лёт приходится на лето. В 2016 г. вид был собран в июле, в 2018 – в июне и августе. Особенности биологии и инвазионного процесса даны в справочнике по чужеродным жесткокрылым европейской части России [Орлова-Беньковская, Беньковский, 2019].

Заключение

Смена типа леса в результате исчезновения самшитников в реликтовых лесах на восточном склоне горы Ахун повлекла за собой значительные изменения в видовом составе и структуре сообществ ксилофильных жесткокрылых. Видовой состав увеличился на 17.4%, а сообщество стало монодоминантным за счёт развития *X. germanus*.

Увеличение количества видов, по нашему мнению, произошло за счёт проницаемости лесного полога, и, как следствие, увеличения количества особей в ловушках. В связи с исчезновением самшитников нами не зафиксировано значимое уменьшение численности или исчезновение какого-либо вида из сообщества ксилофильных жуков. Негативный эффект, напрямую связанный с выпадением самшита из древостоя, – формирование очага короеда *X. germanus* и угроза его распространения на каштанники Западного Кавказа. В связи с этим необходимо как можно скорее начать работы по борьбе с крифонектриевым некрозом каштана и каштановой орехотворкой *Dryocosmus kuriphilus*.

Ряд инвазивных видов ксилофильных жуков, появившихся в последние годы, можно считать вполне натурализовавшимися и дающими устойчивые, хотя и немногочисленные, популяции.

Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-00961.

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

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-лы Междунар. конф., посвящ. 20-летию сотрудничества Абхазского гос. ун-та и Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, 25-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН. Нальчик, 2019. С. 94–95.

Альпер В.Н. Список растений, собранных в Хостинской тисо-самшитовой роще в 1938 г. // Труды Кавказского гос. заповедника. 1960. С. 87–101.

Бибин А.Р. Инвазивные жуки-блестянки *Eपुरaea ocularis* и *Stelidota geminata* (Coleoptera, Nitidulidae) с российского Причерноморья // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 3–5.

Гниненко Ю.И., Несина Э.В., Хегай И.В. Многоядный крифал (*Hypothenemus eruditus* (Westwood 1836), Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) – первая находка на самшите в России // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 6. С. 628–629.

Данилевский М.Л., Мирошников А.И. Жуки-дровосеки Кавказа (Coleoptera, Cerambycidae). Определитель. Краснодар, 1985. 419 с.

Ковалев А.В. *Arthrolips fasciata* (Erichson, 1842) // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Составитель М.Я Орлова-Беньковская. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. С. 168–169.

Крыжановский О.Л., Рейхард А.Н. Жуки надсемейства Histeridea (сем. Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1976. Т. 5, вып. 4. 435 с.

Логвиновский В.Д. Точильщики. Семейство Anobiidae // Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1985. Т. 14, вып. 2. 131 с.

Определитель европейской части СССР. Жесткокрылые и веерокрылые. Т. 2 / Под общ. ред. Г.Я. Бей-Биенко. М.; Л.: Наука, 1965. 668 с.

Орлова-Беньковская М.Я. Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 35–56.

Орлова-Беньковская М.Я., Беньковский А.О. *Stelidota geminata* (Say, 1825) // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Составитель Орлова-Беньковская М.Я. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. С. 410–412.

Резчикова О.Н., Акатова Ю.С., Бибин А.Р. Результаты обследования состояния растительности в сохранных и поврежденных инвазией самшитовых фитоценозах на северном макросклоне Западного Кавказа // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на западном Кавказе: Мат-лы Междунар. конф., посвящ. 20-летию сотрудничества Абхазского гос. ун-та и Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, 25-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН. Нальчик, 2019. С. 30–31.

Старк В.Н. Короеды // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. М.; Л., 1952. Т. 31. 461 с.

- Цымбал Г.С., Трубачёва Т.А. К анализу флоры Хостинской тисо-самшитовой рощи Кавказского биосферного заповедника // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Мат-лы научно-технич. конф. / Под ред. В.М. Гедьо. СПб.: СПбГУ, 2016. Т. 2. С. 177–179.
- Dutto M., Ferracini C., Faccoli M. Gravi infestazioni di *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in castagneti del Piemonte // Forest – Rivista di Selvicoltura ed Ecologia Forestale. 2018. 15(1). P. 112–116.
- Kovalev A.V. New records of adventive species of Corylophidae and Silvanidae (Coleoptera: Cucujoidea) from the Western Caucasus // Zoosystematica Rossica. 2016. 25(2). P. 273–276.
- Mitchell R., Chitanava S., Dbar R., Kramarets V., Lehtijärvi A., Matchutadze I., Mamdashvili 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. Iss. 12. P. 3605–3620.
- Tsinkevich V.A., Solodovnikov I.A. First record of sap beetles *Epuraea ocularis* and *Stelidota geminata* (Coleoptera: Nitidulidae) from Caucasus // Zoosystematica Rossica. 2014. 23(1). P. 118–121.
- WeatherArchive.ru (Электронный ресурс) // (<http://weatherarchive.ru>). Проверено 25.10.2021 г.

FAUNA OF XYLOPHILOUS BEETLES IN THE YEW-BOXWOOD GROVE OF THE CAUCASIAN RESERVE AFTER THE DISAPPEARANCE OF BOXWOODS

© 2021 Bibin A.R.

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Sciences,
Kabardino-Balkar Republic, Nalchik 360051, Russia;
bibin@inbox.ru

The article discusses the change in the fauna and structure of the xylophilous beetles community after the disappearance of boxwoods in the territory of the yew-boxwood grove of the Caucasian Reserve.

Keywords: Yew-boxwood grove, Caucasian Nature Reserve, invasive species.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ГЕЛЬМИНТОВ РЫБ БЕЛАРУСИ

© 2021 Бычкова Е.И.^{a,*}, Якович М.М.^{a,**}, Дегтярик С.М.^{b,***}

^a ГНПО «НПЦ Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам», Минск 220072 Республика Беларусь

^b РДУП «Институт рыбного хозяйства» РУП «НПЦ Национальной академии наук Беларуси по животноводству», Минск 220024, Республика Беларусь

e-mail: *bychkova@biobel.by; **yakovichmm@tut.by; ***lavrushnek@mail.ru

Поступила в редакцию 19.10.2020. После доработки 09.09.2021. Принята к публикации 11.11.2021.

В статье приводятся данные по видовому составу чужеродных видов гельминтов и заражённости ими интродуцированных видов рыб в прудовых хозяйствах и данные литературных источников по естественным водоёмам Беларуси. В водоёмах страны у рыб-интродуцентов выявлено 7 чужеродных видов гельминтов (*Khawia sinensis* Hsü, 1935, *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934), *Caryophyllaeus fimbriceps* Annenkova-Chlopina, 1919, *Philometroides cyprini* (Ishii, 1931), *Dactylogyrus dulkeiti* Bychowsky, 1936, *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782), *Anguillicola crassus* Kuwahara 1974). Все виды гельминтов, кроме нематоды *A. crassus* и цестоды *B. claviceps* – паразитов *Anguilla anguilla*, завезены на территорию Беларуси с посадочным материалом *Cyprinus carpio haematopterus* (Linnaeus, 1758) с Дальнего Востока. Выделены инвазивные виды гельминтов (*K. sinensis*, *S. acheilognathi*, *P. cyprini*, *A. crassus*), которые наносят ущерб рыбоводной отрасли, приводя к гибели выращиваемых рыб.

Ключевые слова: чужеродные виды гельминтов, Беларусь, рыбы-интродуценты, естественные водоёмы, рыбоводные пруды.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-20-29

Введение

Инвазии и расселение животных представляют собой глобальную проблему, приводящую к изменениям в структуре сообществ и в биоразнообразии [White, Wilson, Clarke, 2006]. Одной из важных проблем, связанных с вселением чужеродных видов животных в водные экосистемы, является интродукция в водоёмы новых, различных по степени патогенности, видов гельминтов. Они могут способствовать распространению инвазивных видов хозяев или ограничивать их распространение, а также оказывать положительное или отрицательное воздействие на местные виды [Torchin et al., 2003; Kelly et al., 2009; Tompkins et al., 2011]. Данный процесс может приводить к появлению ряда новых опасных паразитарных заболеваний, ведущих к массовой гибели представителей нативной фауны, в том числе и промысловых видов. При этом, натурализовавшихся паразитов, попавших преднамеренно или случайно в новые условия обитания, как и их хозяев, практически невозможно изъять, и они могут эволюционировать в новых условиях со-

вместно с нативной фауной. В рыбоводные хозяйства Беларуси с Дальнего Востока и Украины были завезены новые виды рыб (*Cyprinus carpio haematopterus* (Linnaeus, 1758), *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845), *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) и др.), а вместе с ними и их гельминты. Комплекс карповых рыб Амурско-Китайского происхождения на территории Беларуси широко используется для разведения и создания аквакультуры в искусственных условиях. Для территории Беларуси – это перечень чужеродных видов гельминтов рыб, впервые отмеченных в рыбоводных хозяйствах и естественных водоёмах республики.

Целью данной работы являлось изучение видового состава и распространения чужеродных видов паразитических гельминтов в рыбоводных хозяйствах Беларуси.

Материал и методика

Собственные исследования были проведены в 2016–2018 гг. в 9 рыбоводных хозяйствах на территории Беларуси. Работа выполнялась

на базе лаборатории болезней рыб РУП «Институт рыбного хозяйства» и организаций, занимающихся разведением рыбы: Открытое акционерное общество (ОАО) «Опытный рыбхоз «Селец» (отделение «Белоозёрское» и «Центральное»), ОАО «Рыбокомбинат «Любань», ОАО «Рыбхоз «Свислочь», ОАО «Рыбхоз «Волма», ОАО «Рыбхоз «Локтыши», Селекционно-племенной участок (СПУ) «Изабелино», Хозрасчётный рыбоводный участок (ХРУ) «Вилейка», рыбоводные пруды, арендованные ООО (Общество с ограниченной ответственностью) «Сервисный центр «Веста» и Индивидуальный предприниматель (ИП) Станевич. Общий объём исследованного материала составил 855 экземпляров четырёх интродуцированных видов рыб: *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (n=223), *Hypophthalmichthys nobilis* (n=73), *Stenopharyngodon idella* (n=80), *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (n=479). Отбор рыб для исследований проводили в различных прудах, в которых выращивается рыба одного возраста (одно-, двух- и трёхлетние рыбы). Изучение сезонной динамики заражённости рыб *Khawia sinensis* проводилось в течении вегетационного периода 2017 г. в СПУ «Изабелино».

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты неполного гельминтологического обследования рыб с целью обнаружения чужеродных видов гельминтов: осмотр поверхности тела, плавников и жабр, обследование чешуи; вскрытие: осмотр полости тела; осмотр, препарирование и микроскопия плавательного пузыря; вскрытие кишечника, микроскопия соскобов с внутренних стенок кишечника. Для идентификации паразитов использованы соответствующие определители [Определитель..., 1985, 1987]. Для количественной характеристики заражённости рыб паразитами использовались показатели: экстенсивность инвазии, или встречаемость паразитов (процент заражённых хозяев конкретным видом от общего числа исследованных), интенсивность инвазии (минимальное и максимальное число паразитов одной особи рыб), средняя интенсивность инвазии (число паразитов, приходящихся в среднем на одну заражённую рыбу).

Полученные результаты

У рыб в прудовых хозяйствах и в естественных водоёмах на территории Беларуси отмечено 7 чужеродных видов паразитических червей: *Dactylogyrus dulkeiti* Bychowsky, 1936; *Khawia sinensis* Hsü, 1935; *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934) (syn.: *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934); *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782); *Caryophyllaeus fimbriceps* Annenkova-Chlopina, 1919; *Anguillicola crassus* Kuwahara 1974; *Philometroides cyprini* (Ishii, 1931) (syn.: *Philometroides lusiana* (Vismanis, 1966)). Данные по дате и местам их первого обнаружения приведены в таблице. За всё время исследований в прудовых хозяйствах у рыб зарегистрированы 5 чужеродных видов гельминтов. Наиболее широко распространена среди рыб-интродуцентов цестода *Khawia sinensis* Hsü, 1935. Впервые данная цестода на территории Беларуси была обнаружена в 1966 г., завезена с посадочным материалом *Cyprinus carpio haematopterus* с Дальнего Востока, быстро распространилась по рыбоводным хозяйствам, а затем и по естественным водоёмам Беларуси, представляя угрозу для рыбоводства. Возбудители кавиоза, цестоды *K. sinensis*, в обследованных нами рыбоводных хозяйствах, были выявлены у *Carassius gibelio* (СПУ «Изабелино») и у *Cyprinus carpio* различных возрастных групп: у однолетних – СПУ «Изабелино», ХРУ «Вилейка»; у двухлетних – ОАО «Опытный рыбхоз «Селец» (отделения «Белоозёрское» и «Центральное»), у трёхлетних – ООО «Сервисный центр «Веста» и ИП Станевич. Экстенсивность инвазии данного вида цестод у *Cyprinus carpio* составляет $28.6 \pm 6.2\%$ при интенсивности инвазии 1–22 экз./особь, а у *Carassius gibelio* – $4.3 \pm 3.7\%$ и 1–5 экз. (соответственно).

Выявлены сезонные изменения заражённости *Cyprinus carpio* цестодой *K. sinensis*. Максимальные значения показателя экстенсивности инвазии *K. sinensis* у *Cyprinus carpio* отмечены в июне – июле ($65.0 \pm 6.22\%$ и $80.0 \pm 6.7\%$ при интенсивности 11 экз. и 18 экз., соответственно). Минимальные значения данных показателей регистрируются в октябре – $20.0 \pm 5.77\%$ при интенсивности инвазии 1–3 экз. Снижение значений данных

Таблица. Видовой состав, место и дата первого обнаружения чужеродных видов гельминтов рыб на территории Беларуси

Вид гельминта	Прудовые хозяйства		Естественные водоёмы		Литература
	Дата, место первой регистрации	Хозяин	Дата, место первой регистрации	Хозяин	
Nematoda					
<i>Philometroides cyprini</i> (Ishii, 1931) (Syn.: <i>Philometroides iustana</i> (Vismans, 1966))	1963–1967 гг. Рыбхозы «Волма» «Красная зорька»	<i>Syngnathus carpio</i>	–	–	Масленникова и др., 1970
	–	–	1993 г. Бассейны рек Днепр и Буг (Полесская низменность)	<i>Syngnathus carpio</i> <i>haematopterus</i> ; <i>Syngnathus carpio</i>	Скураг и др., 1993а
<i>Anguillicola crassus</i> Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974	–	–	1990 г. Озёра Лукомльское, Свирь, Нещердо	<i>Anguilla anguilla</i>	Скураг и др., 1993б
Cestoda					
<i>Sargophyllaeus fimbriiceps</i> Annenkova-Chlopina, 1919	1948 г. Рыбхоз «Красная зорька»	<i>Syngnathus carpio</i>	–	–	Чечина, 1954,
<i>Khawia sinensis</i> Hsu, 1935	1966 г. Рыбпитомник Богусевский	<i>Syngnathus carpio</i>	–	–	Калецкая, 1971
<i>Khawia sinensis</i> Hsu, 1935	–	–	2004–2006 гг. Озёра: Кань-Белое, Лукомльское, Освейское, Лиено, Вымно, Дривяты	<i>Syngnathus carpio</i> , <i>Abramis brama</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> , <i>Carassius carassius</i>	Скураг и др., 2007
<i>Bothriocephalus claviceps</i> (Goeze, 1782)	–	–	1948 г. Озеро Дривяты	<i>Anguilla anguilla</i>	Петрушевский, Позднякова (Вишрова), Шульман, 1957
<i>Schyzocotyle acheilognathi</i> (Yamaguti, 1934) (syn. <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934). До 2004 г. как <i>Bothriocephalus gowkongensis</i> Yeh, 1955	1966 г. Рыбхозы: «Ляхва» «Белое»	<i>Syngnathus carpio</i>	–	–	Масленникова, 1968
<i>Dactylogyrus dulkeiti</i> Burchowsky, 1936	–	–	2004–2006 гг. Озёра Дривяты, Вымно, Освейское	<i>Alburnus alburnus</i> , <i>Percis fluviatilis</i> , <i>Abramis brama</i>	Скураг и др., 2007
Monogenea					
<i>Dactylogyrus dulkeiti</i> Burchowsky, 1936	1950 г. Рыбхозы: «Волма», «Вилейка», «Альба», «Тремля», «Бытень», «Соколово», «Страдочь»	<i>Carassius gibelio</i>	–	–	Чечина, 1972

показателей в конце вегетационного периода обусловлено завершением жизненного цикла кавий в организме рыб.

Первая регистрация цестоды *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934) на территории Беларуси относится к 1966 г., а *Caryophyllaeus fimbriceps* Annenkova-Chlopina, 1919 – к 1948 г. Возбудители ботриоцефалёза, цестоды *S. acheilognathi*, в обследованных нами рыбоводных хозяйствах, были выявлены у *Cyprinus carpio* (ОАО «Опытный рыбхоз «Селец» (отделение «Центральное»)) и у *Stenopharyngodon idella* (ОАО «Опытный рыбхоз «Селец» (отделение «Белоозёрское» и «Центральное»)) с экстенсивностью инвазии 16.0% и 40.0% при интенсивности инвазии 1–2 экз., 4–9 экз.: (соответственно).

Что касается цестоды *C. fimbriceps* и моногенеи *Dactylogyrus dulkeiti* Vuchowsky, 1936, то в наших исследованиях в прудовых хозяйствах эти виды паразитических червей не встречались. По данным А.С. Чечиной [1972], появление *D. dulkeiti* в прудовых хозяйствах связано с зарыблением их в 1950-х гг. посадочным материалом *Carassius gibelio* из российских рыбопитомников, где этот вид являлся широко распространённым в его популяциях. Цестода *C. fimbriceps* в прудовых хозяйствах регистрировалась с 1948 г. А.С. Чечиной [1954, 1960, 1962] с частотой встречаемости 6.6–26.6%, со средней интенсивностью инвазии 0.6 экз./особь.

Возбудители филометроидоза нематоды *Philometroides cyprini* в обследованных нами рыбоводных хозяйствах были выявлены у двух- и трёхлетних *Cyprinus carpio* ХПУ «Вилейка» с экстенсивностью инвазии 13.3% и интенсивностью инвазии 1–4 экз. У карпов из других рыбоводных хозяйств указанный гельминт не обнаружен.

У *Hypophthalmichthys nobilis* чужеродных видов паразитических червей не обнаружено.

Обсуждение результатов

Анализ литературных данных показал, что цестода *K. sinensis* регистрировалась у *C. carpio* в рыбоводных хозяйствах ряда европейских стран (Венгрия, Чешская Республика, Словакия, Латвия, Европейская часть

России, Украина и др.) [Kirjušina, Vismanis, 2007; Molnár, 2009; Oros, Hanzelová, Scholz, 2009; Давыдов, Куровская, Неборачек, 2011; Новак, Новак, 2012; Вастьянова, Кротова, Ларионов, 2013; Авдеева, Белянина, Евдокимова, 2016; Авдеева, Евдокимова, Заостровцева, 2017; Петришко, Фирсова, 2017; Madzunkov, Navratil, 2019; и др.] и в аналогичных хозяйствах нашей республики [Бычкова и др., 2017, Бычкова, Дегтярик, Якович, 2018, Дегтярик и др., 2019]. В среднем экстенсивность инвазии *K. sinensis* в прудовых хозяйствах Беларуси составила $28.6 \pm 6.2\%$ при интенсивности инвазии 1–22 экз. Высокую экстенсивность инвазии данного вида цестод у *C. carpio* подтверждают и исследования, проведённые на территории России в прудовых хозяйствах Ростовской [Петришко, Фирсова, 2017], Калининградской [Авдеева, Белянина, Евдокимова, 2016], Саратовской областей [Вастьянова, Кротова, Ларионов, 2013].

В сезонной динамике заражённости *C. carpio* цестодой *K. sinensis* нами установлено снижение с весны до осени экстенсивности и интенсивности инвазии данного вида гельминтов. Наши данные сопоставимы с результатами исследований, полученными А.А. Вастьяновой [2013] в прудовых хозяйствах Саратовской области. А.А. Вастьянова указывает, что численность *K. sinensis* падает от весны к осени, и заболеванию больше подвержены однолетние и двухлетние *C. carpio*.

На территории Беларуси данная цестода успешно натурализовалась и в естественных водоёмах, отмечается у аборигенных видов рыб (*Abramis brama* Linnaeus, 1758, *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758). Так, например, частота встречаемости цестоды *K. sinensis* у *Abramis brama* в озёрах колебалась в широких пределах – от 2.0 до 100.0%, а интенсивность инвазии – от 1 до 73 экз. В среднем *Abramis brama* был поражён на 30.0–60.0% при интенсивности инвазии не более 20 экз. Из рыб-интродуцентов в естественных водоёмах цестодой *K. sinensis* заражён *Carassius gibelio* с частотой встречаемости 10.0% и интенсивностью инвазии 1–2 экз. [Дегтярик и др., 2013]. Широкому распространению данного вида цестод

в прудовых хозяйствах и в естественных водоёмах способствовало наличие в них промежуточных хозяев цестоды, что позволяет *K. sinensis* завершать цикл развития в условиях Беларуси. Паразитирование *K. sinensis* у *Carassius gibelio* в естественных водоёмах и водотоках отмечают и на территории Украины О.Н. Давыдов, Л.Я. Куровская, С.И. Неборачек [2011], у *C. carpio* – в водохранилищах и реках в Калининградской области [Авдеева, Евдокимова, Заостровцева, 2017].

Цестода *S. acheilognathi* отмечалась у *Cyprinus carpio* в прудовых хозяйствах Италии, Турции, Латвии, Норвегии, Европейской части России, Украины и др. [Scholz, Di Cave, 1992; Kır, Tekin Özcan, 2007; Kirjušina, Vismanis, 2007; Давыдов и др., 2011, Вастьянова, 2013; Вастьянова, Кротова, Ларионов, 2013; Авдеева, Белянина, Евдокимова, 2016; Авдеева, Евдокимова, Заостровцева, 2017; Hansen, Alarcón, 2019; Хорошельцева и др., 2020; и др.]. Данный вид цестод зарегистрирован у выращиваемых в садковых хозяйствах европейской части России *Cyprinus carpio*, *Stenopharyngodon idella* и *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846) [Кузнецова, 2017], в прудовых хозяйствах у *Stenopharyngodon idella* [Петришко, Фирсов, 2017, Хорошельцева, Стрижакова, Денисова, Мосесян, 2020], в естественных водоёмах – у *Abramis brama* и *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 [Петришко, Фирсова, 2017]. Данный вид цестод в обследованных нами рыбоводных хозяйствах выявлен у *Cyprinus carpio* и *Stenopharyngodon idella*, с экстенсивностью инвазии $28.0 \pm 2.5\%$ при интенсивности инвазии от 1 до 9 экз./особь. Наши данные сопоставимы с результатами исследований, полученными А.А. Вастьяновой [2013] в прудовых хозяйствах Саратовской обл., которая указывает, что данный вид цестод регистрировался у *Cyprinus carpio*, *Hypophthalmichthys* sp., *Stenopharyngodon idella* с высокой экстенсивностью инвазии (38.5%, 30.4%, 25.4%, соответственно).

На территории Беларуси кроме рыбоводных прудов *S. acheilognathi* отмечена в естественных водоёмах у *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) с экстенсивностью инвазии встречаемости 10.0%, интенсивностью инвазии 1–2 экз., у *Perca fluviatilis* – 40.0% и

1–2 экз., *Abramis brama* – 10.0% и 1–2 экз.), у *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) – 15.0% и 1–2 экз. В среднем экстенсивность инвазии нативных видов рыб в естественных водоёмах составила 37.5% при интенсивности инвазии 1–2 экз. Как и у *K. sinensis*, у *S. acheilognathi* в зоне инвазии круг её хозяев среди аборигенных видов рыб достаточно широк, что свидетельствует о натурализации данного вида гельминтов в условиях Беларуси [Дегтярик и др., 2013].

Цестода *C. fimbriceps* отмечалась у *C. carpio* в Чехии, Турции [Scholz, 1989; Çolak, 2013], в Латвии у *C. carpio*, *C. carpio haematopterus*, *Abramis brama*, [Kirjušina, Vismanis, 2007]. На территории Беларуси цестода *C. fimbriceps* впервые регистрировалась у *C. carpio* в 1948 г. в прудовых хозяйствах [Чечина, 1954].

Нематода *P. cyprini* регистрировалась у *Cyprinus carpio* в рыбоводных хозяйствах Латвии, Европейской части России, Украины [Kirjušina, Vismanis, 2007; Вастьянова, 2013; Авдеева, Белянина, Евдокимова, 2016; Петришко, Фирсова, 2017; Хорошельцева и др., 2020]. На территории Беларуси *P. cyprini* впервые зарегистрирована в прудовых хозяйствах у карповых рыб в 1963–1967 гг. [Масленникова и др., 1970], в естественных водоёмах – у *Cyprinus carpio haematopterus*, *Cyprinus carpio* [Скурат и др. 1993а]. Переносчиками *P. cyprini* послужили карпы, по разным причинам попавшие в естественные водоёмы, где сформировали мощный очаг филометроидоза в бассейнах рек Днепр и Буг. Нематоды *P. cyprini* в обследованных нами рыбоводных хозяйствах были выявлены у *C. carpio* с экстенсивностью инвазии 13.3% и интенсивностью инвазии 1–4 экз./особь. Сопоставимые результаты по заражённости *C. carpio* нематодой *P. cyprini* были получены в прудовых хозяйствах на территории европейской части России [Вастьянова, 2013; Авдеева, Белянина, Евдокимова, 2016; Петришко, Фирсова, 2017].

В естественных водоёмах на территории Беларуси *P. cyprini* в настоящее время не регистрируется. Возможно, это связано с хорошо налаженной системой биологической очистки прудов в весенний период и пре-

дотвращения попадания заражённых промежуточных хозяев в естественные водоёмы. Однако следует отметить, что на территории Европы данная нематода регистрируется у *C. carpio* в естественных водоёмах. Так, например, в Болгарии на территории Биосферного заповедника в оз. Сребарна у *C. carpio* были обнаружены нематоды *P. cyprini* [Schukerova, 2006], в оз. Силду на территории Латвии – у *C. carpio carpio* [Kirjušina, Vismanis, 2007].

Среди узкоспецифичных видов гельминтов в естественных водоёмах следует отметить двух паразитов *Anguilla anguilla*: нематоду *Anguillicola crassus* Kuwahara 1974 и цестоду *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). В Европе нематода *A. crassus* впервые была обнаружена в 1982 г. в Италии [Бауер, 1998]. Данный вид регистрируется в Польше, Чехии, Латвии, Эстонии, Литве, Калининградской обл. и др. [Šefrová, Laštůvka, 2005; Pilecka-Rapacz, Kesminas, 2006; Заостровцева, 2007; Kirjušina, Vismanis, 2007; Kangur et al., 2010; Popielarczyk, Robak, Siwicki, 2012; Авдеева, Евдокимова, Заостровцева, 2017; и др.]. Что касается *B. claviceps*, вид отмечался во Франции, Чехии, Латвии, Калининградской обл. России и др. [Jarecka, 1964; Scholz, 1997, Kuchta, Scholz, 2007, Kirjušina, Vismanis, 2007, Авдеева, Евдокимова, Заостровцева, 2017]. Будучи чужеродными видами паразитов, обладающими приуроченностью к одному виду хозяев, эти виды широко распространились в его популяциях и наносят существенный ущерб рыболовной отрасли.

В связи с сокращением естественных запасов *Anguilla anguilla* на территории Беларуси возрастает интерес к его искусственному выращиванию. Беларусь закупает посадочный материал в Великобритании и Франции и зарыбляет естественные водоёмы для поддержания промысловых популяций. Проникновение в водоёмы Беларуси паразитической нематоды *A. crassus* в 1980-х гг. поставило под угрозу угреводство в масштабах всей страны. В 1990 г. у *A. anguilla* в четырёх крупных промысловых озёрах Беларуси (Лукомльское, Свирь, Нещердо и Дривяты) отмечено паразитирование нематоды *A. crassus* [Ус, 1997]. В трёх из них, исключая последнее, инвазия сопровождалась гибелью *A. anguilla*, ино-

гда принимавшей массовый характер. При обследовании рыбы из озёр Лукомльское, Нещердо, была установлена высокая экстенсивность инвазии данного вида гельминтов у *A. anguilla* – 76.0% в оз. Нещердо, в оз. Лукомльское – около 100%. Интенсивность инвазии достигала 31 экз./особь половозрелых нематод. Аналогичная картина наблюдалась в венгерском оз. Балатон в 1990 г., когда интенсивность инвазии *A. anguilla* нематодой *A. crassus* достигала 30 экз./особь и наблюдалась гибель этой ценной рыбы [Molnar et al., 1991; Szekely et al., 1991].

Заражение *A. anguilla* цестодой *B. claviceps* в водоёмах Беларуси, возможно, связано с мигрирующими особями данного вида рыб, которые на путях миграции заражаются этим паразитом. По данным С.М. Дегтярик с соавторами [2013], цестода *B. claviceps* в водоёмах Беларуси регистрируется у особей *A. anguilla* в озёрах Нещердо и Дривяты с экстенсивностью инвазии 10.0–20.0% и интенсивностью инвазии не превышающей 3–4 пары на особь.

Заключение

В прудовых хозяйствах и в естественных водоёмах Беларуси выявлено 7 чужеродных видов гельминтов (*P. cyprini*, *A. crassus*, *K. sinensis*, *S. acheilognathi*, *C. fimbriceps*, *B. claviceps*, *D. dulkeiti*). Все виды гельминтов, кроме нематоды *A. crassus* и цестоды *B. claviceps* – паразитов *Anguilla anguilla*, завезены на территорию Беларуси с посадочным материалом *Cyprinus carpio haematopterus* с Дальнего Востока. В прудовых хозяйствах у рыб зарегистрированы 5 видов гельминтов *P. cyprini*, *K. sinensis*, *S. acheilognathi*, *C. fimbriceps*, *D. dulkeiti*. Наиболее распространёнными видами являются *K. sinensis*, *S. acheilognathi*, *P. cyprini*. Экстенсивность инвазии *Cyprinus carpio* данными видами гельминтов в прудовых хозяйствах составила в среднем $28.6 \pm 6.2\%$ при интенсивности инвазии 1–22 экз., 16.0% при интенсивности инвазии 1–2 экз., 13.3% при интенсивности инвазии 1–4 экз. (соответственно). В естественных водоёмах следует отметить нематоду *Anguilla anguilla* – *A. crassus*, наносящую ущерб ры-

боводной отрасли, приводя к гибели выращиваемых рыб.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за консультативную помощь при написании статьи заведующему лабораторией гидробиологии ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», чл.-корр. НАН Беларуси В.П. Семенченко.

Финансирование работы

Исследования по изучению видового состава чужеродных видов гельминтов и заражённости ими интродуцированных видов рыб в водоёмах Беларуси выполнены в рамках задания 2.2.1 «Разработать систему контроля распространения чужеродных видов возбудителей болезней рыб и рекомендации по минимизации наносимого ими ущерба в естественных водоёмах и рыбоводных хозяйствах Беларуси» Отраслевой научно-технической программы «Использование интродуцированных растений в народном хозяйстве и социальной сфере Республики Беларусь, противодействие экспансии чужеродных видов организмов и патогенов, минимизация ущербов для природного биоразнообразия, экономики и здоровья человека на 2016–2020 годы».

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

- Авдеева Е.В., Белянина Ю., Евдокимова Е.Б. Гельминтофауна карпа Учебно-опытного хозяйства Калининградского государственного технического университета (г. Калининград) // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 8 (часть 4). С. 550–552.
- Авдеева Е.В., Евдокимова Е.Б., Заостровцева С.К. Современное состояние изучения паразитофауны рыб водоёмов Калининградской области // «Известия КГТУ». 2017. № 45. С. 24–60.
- Бауер О.Н. Новая паразитическая нематода рода *Anguillicola* (Dracunculoidea: Anguillicolidae) в рыбах Палеарктики / Паразитология. 1998. Т. 32. № 1. С. 59–65.
- Бычкова Е.И., Дегтярик С.М., Акимова Л.Н., Якович М.М., Беспалый А.В. Чужеродные виды паразитических червей интродуцированных видов рыб в водоёмах Беларуси // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. Минск, 2017. Вып. 33. С. 225–235.
- Бычкова Е.И., Дегтярик С.М., Якович М.М. Чужеродные виды возбудителей гельминтозной и бактериальной природы у интродуцированных видов рыб в рыбоводных хозяйствах Беларуси // Биоразнообразии паразитов: Международная научная конференция, посвящённая 75-летию Центра паразитологии, 23–25 октября 2018 г., г. Москва. Труды Центра паразитологии / Центр паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Т. 50: Биоразнообразии паразитов / Отв. ред. С.О. Мовсисян. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 53–56.
- Вастьянова А.А. Гельминтозы рыб в рыбоводных водоёмах Саратовской области: Автореф. дис. ... канд. вет. наук по специальности 03.02.11. / ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова». Саратов, 2013. 22 с.
- Вастьянова А.А., Кротова Д.М., Ларионов С.В. Оценка гельминтологической ситуации в прудовых хозяйствах Саратовской области // Вестник Саратовского государственного университета им. Н.И. Вавилова. 2013. № 5. С. 19–22.
- Давыдов О.Н., Куровская Л.Я., Лысенко В.Н., Неборачек С.И. Видовое разнообразие паразитов рыб непреднамеренно интродуцированных в водоёмы Украины // Збірник праць Зоологічного музею. 2011. № 42. С. 3–12.
- Дегтярик С.М., Бычкова Е.И., Якович М.М., Слободницкая Г.В., Тютюнова М.Н. Заражённость карпа обыкновенного (*Cyprinus carpio* L.) инвазивными видами возбудителей гельминтозной и бактериальной природы в зависимости от возраста рыб в рыбоводных хозяйствах Беларуси // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Беларуси / Под общ. ред. В.Ю. Агееца. Минск, 2019. Вып. 35. С. 214–220.
- Дегтярик С.М., Асадчая Р.Л., Скурят Э.К., Бенецкая Н.А., Гребнева Е.И., Говор Т.А., Сиволоцкая В.А. Цестоды, встречающиеся у рыб в условиях рыбоводных хозяйств и естественных водоёмов Республики Беларусь // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. Минск, 2013. Вып. 29. С. 23–33.
- Заостровцева С.К. Эколого-фаунистический анализ паразитофауны рыб Вислинского залива, рек Преголи и Прохладной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук по специальности 03.00.16 – Экология / ФГОУ ВПО «Российский государственный университет им. И. Канта». Калининград, 2007. 24 с.
- Калецкая С.Л. Паразитофауна карпа Богусhevского рыбобитомника // Актуальные вопросы ветеринарии и зоотехнии. Витебск, 1971. С. 109–111.

- Кузнецова Е.В. Паразитофауна и паразитарные болезни рыб, выращиваемых в садковых хозяйствах европейской части России // *Паразитология*. 2017. Т. 51. № 5. С. 436–444.
- Масленникова Е.И. О многолетней динамике паразитофауны карпа в прудовых хозяйствах Белоруссии // Пятое Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: реф. докл. Л., 1968. С. 79–80.
- Масленникова Е.И., Емельянов В.С., Польшуева И.Н., Ивасик В.М., Возьный Н.Е. Паразитофауна карпа в зимний период в рыбоводных хозяйствах Полесья // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, 1970. С. 111–118.
- Новак А.И., Новак М.Д. Эпизоотический мониторинг и ветеринарно-санитарная экспертиза при паразитарных болезнях рыб в прудовых хозяйствах Рязанской области // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2012. С. 293–296.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2: Паразитические многоклеточные (1-я часть). Л.: Наука, 1985. 425 с. Т. 3: Паразитические многоклеточные (2-я часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Петришко В.Ю., Фирсова Г.Д. Инвазионные заболевания промысловых рыб, регистрируемые в акватории Ростовской области // *Вестник аграрной науки*. 2017. № 6(69). С. 70–76.
- Петрушевский Г.К., Позднякова (Вихрова) М.Н., Шульман С.С. Паразиты рыб Браславских озёр Белоруссии // *Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хоз-ва*. Л., 1957. Т. 42. С. 337–338.
- Скурат Э.К., Кулікова А.М., Грэбнёва Е.І., Ус В.У., Смірнова М.Л. Філаметрайдоз у Беларусі і барацьба з ім // *Весці Акадэміі аграрных навук Беларусі*. 1993а. № 3. С. 121–123.
- Скурат Э.К., Ус В.У., Сівалоцкая В.А., Смірнова М.Л. Вывучэнне хвароб вугра у некаторых азёрах Беларусі // *Весці Акадэміі аграрных навук Беларусі*. 1993б. № 2. С. 117–121.
- Скурат Э.К., Дегтярик С.М., Бенецкая Н.А., Гребнева Е.И., Сиволоцкая В.А., Асадчая Р.Л., Говор Т.А., Кузьменкова О.В. Взаимосвязь паразитоценозов рыб естественных водоёмов и прудовых хозяйств Беларуси // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. Минск, 2007. Вып. 23. С. 12–19.
- Ус В.В. Биология *Anguillicola crassus* (Kuwahara, 1974) (Nematoda. Samallanata) – возбудителя ангуилликолёза угрей и эпизоотология заболевания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. по специальности 03.00.19 / Рос. акад. с.-х. наук, Всерос. НИИ гельминтологии им. К.И. Скрябина. М., 1997. 29 с.
- Хорошельцева В.Н., Стрижакова Т.В., Денисова Т.В., Мосесян Г.В. Возбудители карантинных заболеваний в рыбоводных хозяйствах юга России // XVI Ежегодная молодёжная научная конференция «Юг России: вызовы времени, открытия, перспективы»: Тезисы докладов (г. Ростов-на-Дону, 13–28 апреля 2020 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2020. С. 15. [Электронное издание в формате PDF (http://www.ssc-ras.ru/ckfinder/userfiles/files/Konf_BK2020_sbornik2.pdf). Проверено 25.08.2021].
- Чечина А.С. Заболевания прудовых рыб в послевоенные годы в БССР // Тр. проблемных и темат. совещ. Седьмое совещ. по паразитол. проблемам. М.; Л., 1954. Вып. 4. С. 39–42.
- Чечина А.С. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны карпов в прудовых хозяйствах Белорусской ССР // Тр. Бел. науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва. Минск, 1960. Т. 3. С. 107–118.
- Чечина А.С. Систематический обзор паразитов рыб в прудовых хозяйствах Белоруссии // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, 1962. С. 124–140.
- Чечина А.С. Паразитофауна серебряного карася, акклиматизированного в прудовых хозяйствах Белоруссии // Сб. науч. тр.: Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, 1972. С. 155–157.
- Çolak H.S. Metazoan parasites of fish species from Lake Sığircı (Edirne, Turkey) // *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*. 2013. Vol. 37. P. 200–205. <https://doi.org/10.3906/sag-1205-101>.
- Hansen H., Alarcón M. First record of the Asian fish tapeworm *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi* (Yamaguti, 1934) in Scandinavia // *BioInvasions Records*. 2019. Vol. 8. Article in press. <https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.2.26>.
- Jarecka L. Cycle évolutif à un seul hôte intermédiaire chez *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782), cestode de *Anguilla Anguilla* L. // *Annales de Parasitologie (Paris)*. 1964. Vol. 39 (2). P. 149–156. <https://doi.org/10.1051/parasite/1964392149>.
- Kangur A., Kangur P., Kangur K., Järvalt A. ja Haldna M. *Anguillicoloides crassus* infection of European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in inland waters of Estonia: history of introduction, prevalence and intensity // *Journal of Applied Ichthyology*. 2010. Vol. 26. P. 74–80. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0426.2010.01497>.
- Kir I., Tekin Özan S. Helminth infections in common carp, *Cyprinus carpio* L., 1758 (Cyprinidae) from Kovada Lake (Turkey) // *TürkiyeParazitolojiDergisi*. 2007. Vol. 31 (3). P. 232–236. <https://www.researchgate.net/publication/5927101>
- Kirjušina M., Vismanis K. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. FAO Fisheries Technical Paper. 369/3/ 106 p. // Food and agriculture organization of the united nations. Rome, 2007. <http://www.fao.org/3/a1078e/a1078e00.htm>
- Kelly D.W., Paterson R.A., Townsend C.R., Poulin R., Tomkins D.M. Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? // *Freshwater Biology*. 2009. Vol. 54 (9). P. 1805–1818. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2009.02228.x>
- Kuchta R., Scholz T. Diversity and distribution of fish tapeworms of the “Bothriocephalidea” (Eucestoda) // *Parassitologia*. 2007. Vol. 49. P. 129–146. <https://www.researchgate.net/publication/5442769>
- Madzunkov M., Navratil S. The efficacy of fenbendazole against tapeworm infections in the common carp (*Cyprinus carpio* L.) in VefkéBlahovo ponds // *Veteri-*

- narni Medicina. 2019. Vol. 64. P. 231–236. <https://doi.org/10.17221/28/2018>.
- Molnar K., Szekely Cs., Baska F. Mass mortality of eel in Lake Balaton due to *Anguillicola crassus* infection // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 1991. Vol. 11. No. 6. P. 211–212. <http://real.mtak.hu/4178/1/1211460.pdf>.
- Molnár K. Data on the parasite fauna of the European common carp *Cyprinus carpio carpio* and Asian common carp *Cyprinus carpio haematopterus* support an Asian ancestry of the species // AACL Bioflux. 2009. Vol. 2(4). P. 391–400. [GoogleScholar] ISSN 1844-9166: <http://www.bioflux.com.ro/docs/2009.2.391-400.pdf>.
- Oros M., Hanzelová V., Scholz T. Tapeworm *Khawia sinensis*: review of the introduction and subsequent decline of a pathogen of carp, *Cyprinus carpio*. // Veterinary Parasitology. 2009. Vol. 164. P. 217–222. <https://doi.org/10.1016>
- Popielarczyk R., Robak S., Siwicki K.A. Infection of European eel, *Anguilla anguilla* (L.), with the nematode *Anguillicoloides crassus* (Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974) in Polish waters. // Polish Journal of Veterinary Sciences. 2012. Vol. 15 (2). P. 253–257. <https://doi.org/10.2478/v10181-011-0142-4>.
- Pilecka-Rapacz M., Kesminas V. Investigations of the nematode *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) in Lake Dringis, Lithuania // Ekologija. 2006. Vol. 4. P. 65–69. <https://docviewer.yandex.by/view>.
- Scholz T. Amphilinida and Cestoda, parasites of fish in Czechoslovakia. Nakladatelství Československé akademie ved, T. 23, nova series Fasc. Praha. 1989. P. 1–56. [GoogleScholar] <https://www.researchgate.net/publication/288352543>.
- Scholz T. Life-cycle of *Bothriocephalus claviceps*, a specific parasite of eels. Journal of Helminthology. 1997. Vol. 71. P. 241–248. <https://doi.org/10.1017/S0022149X00015984>.
- Scholz T., Di Cave D. *Bothriocephalus acheilognathi* (Cestoda: Pseudophyllidea) parasite of freshwater fish in Italy // Parassitologia. 1992. Vol. 34. P. 155–158. <https://www.researchgate.net/publication/21815680>.
- Šefrová H., Laštůvka Z. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic // Acta univ. agric. et silvic. Mendel. Brun. 2005. Vol. 53, 4. P. 151–170. <https://doi.org/10.11118/actaun200553040151>.
- Shukerova S. Helminth fauna of the Common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758), from the Srebarna Biosphere Reserve, Bulgaria. Scientific articles // Ecology. 2006. P. 2. ISBN 954-9368-16-5. <https://www.researchgate.net/publication/235217807>.
- Szekely Cs., Lang M., Csaba Gy. First occurrence of *Anguillicola crassus* in Hungary // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 1991. Vol. 11, No. 6. P. 162–163. <https://www.researchgate.net/profile/Csaba-Szekely/publication/233389538pdf>.
- Tompkins D., Dunn A.M., Smith M.J., Telfer S. Wildlife diseases from individuals to ecosystems // Journal of Animal Ecology. 2011. Vol. 80. P. 19–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01742.x>.
- Torchin M.E., Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J. et Kuris A.M. Introduced species and their missing parasites // Nature. 2003. Vol. 421 (6). P. 628–630. <https://doi.org/10.1038/nature01346>
- White E.M., Wilson J.C., Clarke A.R. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology // Diversity and Distributions. 2006. Vol. 12. P. 443–455. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00265.x>.

ALIEN SPECIES OF FISH HELMINTHS OF BELARUS

© 2021 Bychkova E.I.^{a, *}, Yakovich M.M.^{a, **}, Degtyarik S.M.^{b, ***}

^a State Scientific and Production Association “Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources”, Minsk, 220072, Republic of Belarus

^b Republican Subsidiary Unitary Enterprise “The Institute for Fish Industry”, Minsk, 220024, Republic of Belarus
e-mail: *bychkova@biobel.by, **yakovichmm@tut.by, ***lavrushnek@mail.ru

The article provides data on the species composition of alien helminth species, which infest introduced fish species in pond fish farms, and also the literature data on natural reservoirs of Belarus. Seven alien helminth species have been revealed in introduced fish in reservoirs of Belarus (*Khawia sinensis* Hsü, 1935, *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934), *Caryophyllaeus fimbriceps* Annenkova-Chlopina, 1919, *Philometroides cyprini* (Ishii, 1931), *Dactylogyrus dulkeiti* Bychowsky, 1936, *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782), *Anguillicola crassus* Kuwahara 1974). All species of helminths excluding the nematode *A. crassus* and the cestode *B. claviceps* - parasites of the eels *Anguilla anguilla*, were introduced to Belarus with the seeding of *Cyprinus carpio haematopterus* (Linnaeus, 1758) from the Far East. The invasive species of helminths (*K. sinensis*, *S. acheilognathi*, *P. cyprini*, *A. crassus*), which affect fishery by causing the death of farmed fish, are singled out.

Keywords: alien helminth species, the Republic of Belarus, introduced fish, natural reservoirs, pond fish farms.

ЗАТЕНЕНИЕ И ПЕРЕХВАТ СВЕТА В ЗАРОСЛЯХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ *ACER NEGUNDO* И *SORBARIA SORBIFOLIA*

© 2021 Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С., Липихина Ю.А.,
Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* , Пустовалова Л.А., Яковлева А.В.

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук
(ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН), Екатеринбург 620144, Россия
*e-mail: enp@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 30.04.2021. После доработки 09.09.2021. Принята к публикации 05.11.2021

Цель работы: установить, как сильно изменяются условия освещения под кронами (пологом листьев) двух инвазионных на Среднем Урале видов растений – *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia*. В июне – августе 2020 г. с помощью портативного люксметра выполнили 8370 измерений освещённости в лесопарках (на высоте 1.5 и 0.5 м, то есть над и под пологом листьев инвазионного кустарника *S. sorbifolia* и местного кустарника *Rubus idaeus*; в случайных точках под кронами *Pinus sylvestris*; на полянах, тропах и вблизи границ леса) и в городских местообитаниях (на высоте 1.5 и 0.5 м в густых зарослях инвазионного дерева *A. negundo* и других видов деревьев). Средняя интенсивность освещения составила: под *S. sorbifolia* – 4 ± 1 лк $\times 10^2$; под *R. idaeus* – 7 ± 1 лк $\times 10^2$; в насаждениях из *A. negundo* – 13 ± 2 лк $\times 10^2$; в урбанизированных насаждениях из других видов деревьев – 25 ± 4 лк $\times 10^2$; под пологом городских сосновых лесов – 80 ± 10 лк $\times 10^2$; в краевых и опушечных зонах лесов – 96 ± 14 лк $\times 10^2$. Густые куртины *A. negundo* перехватывают около 94% света от уровня, падающего на их кроны, *S. sorbifolia* – около 93%. Это значимо больше, чем уровень перехвата света в местообитаниях, принятых в качестве контрольных: кроны других видов деревьев сильно урбанизированных местообитаний перехватывают около 89%, заросли *R. idaeus* – около 82%. Таким образом, инвазионные растения значимо сильнее, чем аборигенные, уменьшают количество света, доступного для других видов в сообществах.

Ключевые слова: инвазионные растения, световой режим, интенсивность освещения, затенение, урбанизированные местообитания.

DOI:10.35885/1996-1499-2021-14-4-30-42

Введение

Чужеродные инвазионные растения в некоторых случаях способны проявлять свойства сильных эдификаторов [Richardson et al., 2000]. Средообразующие воздействия со стороны таких чужеродных видов, изменяющих условия или объём ресурсов, доступных для местных или аборигенных видов, учитываются как ведущее объяснение в нескольких гипотезах их успеха: Global Competition Hypothesis – GCH; Sampling Hypothesis – SPH; Ideal Weed Hypothesis – IWH [Catford et al., 2009]. Воздействия инвазионных видов растений могут реализовываться путём влияния на световой режим сообществ, круговорот питательных веществ, разные компоненты биоты.

Идея, что доступность света определяет структуру растительных сообществ, тривиальна – это, по сути, центральное, не требую-

щее специальных доказательств представление экологии растений.

Но многочисленны и экспериментальные подтверждения, что условия освещения определяют продуктивность почвенного покрова [Gilliam, Roberts, 2014; Landuyt et al., 2019] и его видовой состав [Canham, 1994; Knight et al., 2008]. Есть много данных, что инвазионные растения создают более густой полог листьев, чем аборигенные [Reinhart et al., 2006; Nilsson et al., 2008; Cusack, McCleery, 2014; Berg et al., 2017]. Часто делается вывод, что затенение – это действующий механизм влияния инвазионных растений на аборигенные сообщества [Reinhart et al., 2006; Nilsson et al., 2008; Bravo-Monasterio et al., 2016]. Но иногда более высокое затенение под кронами чужеродных растений не подтверждается [Lanta et al., 2013; Dyderski, Jagodziński, 2019].

Таким образом, в отношении конкретных инвазионных видов гипотеза о влиянии на световые условия требует отдельной проверки. Так, не однозначны оценки затеняющего воздействия *Acer negundo* L. во вторичном ареале: оно может быть более сильным, чем у местных деревьев [Saccone et al., 2010; Bottollier-Curtet et al., 2012], а может не отличаться у *A. negundo* и местных деревьев [Berg et al., 2017]. Также ранее не получено свидетельств особого затеняющего воздействия инвазионного *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun по сравнению с местным кустарником *Rubus idaeus* L. [Lanta et al., 2013].

Цель работы: установить, в какой степени изменяются условия освещения под кронами (пологом листьев) двух видов инвазионных растений – *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia*. Для этого сравнили освещённость под кронами *A. negundo* и *S. sorbifolia* с освещённостью в разных урбанизированных местообитаниях, микростообитаниях и сообществах; в том числе, специально подобрали сообщества, которые можно рассматривать как контроли к сообществам с доминированием изученных инвазионных видов.

Материалы и методы

Район. Екатеринбург (56°50' с. ш., 60°35' в. д.) – город в России с населением 1.5 млн человек, административный центр Свердловской области. Екатеринбург расположен в южно-таёжной подзоне бореально-лесной зоны. В растительном покрове преобладают сосновые (*Pinus sylvestris* L.) леса на дерново-подзолистых почвах и буроземах [Куликов и др., 2013]. Климат умеренно-континентальный; зима длительная и холодная с устойчивым снежным покровом; лето короткое. Среднегодовая температура +3.0 °С, средняя температура января –12.6 °С, июля +19.0 °С. Среднегодовая сумма осадков – 550–650 мм. Максимум осадков приходится на тёплый сезон (май –август), в течение которого выпадает около 60–70% годовой суммы. Высота стояния солнца в истинный полдень в июне-июле, когда проводились измерения, составляет 52–56°.

Инвазионные растения. *Acer negundo* – дерево высотой до 20 (25) м и диаметром ство-

ла 90 (100) см. Естественный ареал – Северная Америка от Скалистых гор до Атлантического побережья и от Канады до Флориды [Rosario, 1988]. Намеренно завезён в Европу в XVII в., в России известен со второй половины XVIII в. В настоящее время *A. negundo* входит в список самых опасных инвазионных видов Европы [Рыšek et al., 2009], Беларуси [Чёрная книга..., 2020] и России [Виноградова и др., 2009]. В первичном ареале растёт в пойменных, мезотрофных лиственных и хвойных лесах, в дубовых редколесьях, в прериях, на полях и болотах [Rosario, 1988]. Во вторичном ареале заселяет прибрежные фитоценозы, мезофитные дубравы, сосновые леса, колонизирует большой диапазон полуестественных местообитаний [Виноградова и др., 2009; Чёрная книга..., 2020]. В Свердловской обл. *A. negundo* активно внедряется в естественные и полуестественные сообщества в качестве доминанта и эдификатора [Третьякова, 2016], образует одновидовые заросли, препятствует возобновлению видов природной флоры и приводит к трансформации биоценозов.

Sorbaria sorbifolia – кустарник высотой 1–3 м. Естественный ареал *S. sorbifolia* – Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Камчатка, Япония, Корея, Китай, Центральная Азия [Флора Сибири..., 1988]. В культуре известен с середины XVIII в. и широко используется в озеленении [Коропачинский, Встовская, 2002]. Во вторичном ареале *S. sorbifolia* – инвазионный вид, колонофит, занесён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2009]. Внедрение в естественные сообщества отмечено в Польше [Tomaszewski, 2001], Латвии [Jurševska, 2007], Литве [Dobravolskaitė, Gudžinskas, 2011], Финляндии [Lanta et al., 2013], Беларуси [Чёрная книга..., 2020]. Местонахождения *S. sorbifolia* в Екатеринбурге располагаются на 1 тыс. км западнее западной границы его естественного ареала [Флора Сибири..., 1988; Коропачинский, Встовская, 2002].

В Свердловской обл. *S. sorbifolia* расселяется и натурализуется в нарушенных местообитаниях [Третьякова, 2016]. В последние годы отмечено, что в лесопарках г. Екатеринбурга *S. sorbifolia* образует сплошные заросли под пологом леса и вытесняет аборигенные

виды [Veselkin et al., 2020]. В ряде регионов европейской части России *S. sorbifolia* долго сохраняется в местах культивирования, натурализуется (дичает) и образует обширные заросли [Виноградова и др., 2009].

Участки и местообитания. Измерения освещённости выполнили в разных местообитаниях и микроместообитаниях. Местообитания – непрерывные, относительно однородные участки растительности, размер которых достаточен для размещения одной или нескольких пробных площадей (ПП) 10×10 м или 20×20 м. Внутри пробных площадей в случайных точках выполняли по 20–50 измерений освещённости на фиксированной высоте над уровнем почвы. Микроместообитания – небольшие, с линейным размером от десятков сантиметров до нескольких метров, участки, располагающиеся непрерывно (небольшие поляны, тропы) или прерывисто (участки под кронами отдельных особей). При исследовании микроместообитаний ПП не использовали, производя на разных участках лесопарков по 20–50 измерений освещённости. Измерения выполнили:

1) внутри лесопарков (лесопарки: Юго-Западный; имени Лесоводов России; Уктусский; Шарташский; Калиновский) и урбанизированных лесов; согласно классификации EUNIS [EUNIS..., 2021], тип среды обитания X11 – большие парки:

а) в самых тёмных микроместообитаниях на высоте 0.5 м от поверхности почвы, которые специально подбирали в качестве положительного контроля для последующего сравнения с результатами измерений в других условиях; как правило, это были участки под кронами густых невысоких кустарников, как местных (*Salix* spp., *Ribes* spp.), так и чужеродных (*Cotoneaster* spp., *Syringa* spp.);

б) над пологом (на высотах 1.5–1.8(2) м над уровнем почвы; далее в тексте использовано унифицированное обозначение 1.5 м) и под (на высоте 0.5 м) пологом листьев *S. sorbifolia* в нескольких куртинах площадью 300–4000 м²; ПП 10×10 м.

в) над (на высоте 1.5 м) и под (на высоте 0.5 м) пологом листьев местного кустарника *Rubus idaeus* в нескольких куртинах площадью 300–1500 м² в разных лесопарках;

ПП 10×10 м; эти измерения использовали как контрольные к измерениям в зарослях *S. sorbifolia*;

г) в случайных местах со средней сомкнутостью крон *Pinus sylvestris*; на высоте 0.5 и 1.5 м; ПП 20×20 м;

д) в микроместообитаниях на небольших полянах, тропах и в местообитаниях вблизи границ леса на ПП 20×20 м (0–20 м вглубь от края насаждений);

2) в городских местообитаниях (по EUNIS: небольшие зелёные зоны, полностью или почти окружённые зданиями (X22) или дорогами (X23); большие парки (X11)) измерения на одних и тех же ПП выполнили повторно в 2 тура, в июне и в конце июля – начале августа:

а) в густых зарослях *A. negundo* площадью 500–10 000 м² на высоте 1.5 и 0.5 м; ПП 20×20 м; при выборе участков с *A. negundo* ориентировались на его абсолютное преобладание в покрытии крон – 75–100% от общего покрытия крон;

б) в густых зарослях других, как местных (*Prunus padus* L., *Pinus sylvestris*, *Salix alba* L., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill.), так и чужеродных (*Malus baccata* (L.) Borkh, *Ulmus laevis* Pall.) видов деревьев на высоте 1.5 и 0.5 м; ПП 20×20 м; эти измерения использовали как контрольные к измерениям в зарослях *A. negundo*.

Исследованные лесопарки и урбанизированные леса – это остатки условно-коренных относительно одновозрастных лесов из *Pinus sylvestris*, возникших до начала интенсивной городской застройки. Леса попали в зону активного освоения 40–60 лет назад; возраст деревьев основного поколения – 90–120 лет [Veselkin et al., 2015; Shavnin et al., 2016]. Исследованные растительные сообщества городских лесов представлены двумя группами. Менее многочисленны сосновые леса, травяно-кустарничковый ярус которых сложен типичными лесными и опушечно-лесными видами с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L. или разнотравья. В травяном ярусе большинства урбанизированных лесов доминируют опушечно-лесные и рудерально-лесные нитрофилы: *Glechoma hederacea* L., *Urtica dioica* L., *Aegopodium podagraria* L. Для городских

лесов характерна невысокая сомкнутость древесного яруса (0.5), присутствие яруса высоких кустарников и низких деревьев (средняя сомкнутость 0.3), в котором доминирует *Sorbus aucuparia*, наличие кустарникового яруса (среднее покрытие 15%), основу которого составляют *Rubus idaeus*, *Rosa acicularis* Lindl., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., невысокое проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (среднее проективное покрытие 50%). Внутригородские насаждения с *A. negundo* и контрольные к ним, как правило, располагались вблизи строений и объектов инфраструктуры. Происхождение древостоев было разным – как искусственным, так и естественным.

В качестве контрольного к *S. sorbifolia* использовали местный вид *R. idaeus* из-за их филогенетической близости, схожести жизненной формы (кустарник, размножающийся корневыми отпрысками) и возможности подобрать куртины *S. sorbifolia* и *R. idaeus* в непосредственной близости друг от друга. Участки, на которых доминировал *S. sorbifolia* и

контрольные к ним с *R. idaeus*, а также участки с доминированием *A. negundo* и контрольные к ним с доминированием других видов деревьев, подбирали таким образом, что они образовывали связанную пару: были максимально однородны и расположены в непосредственной близости друг от друга, в одном элементе ландшафта, в одном и том же ценоотическом окружении с близкими уровнями урбанизации и нарушенности. Помимо этого, участки с *A. negundo* и контрольные к ним подбирали так, чтобы на них были сходные уровни сомкнутости крон.

Названия таксонов приведены согласно базе World Flora Online [World..., 2021].

Измерение освещённости. 8370 измерений освещённости (табл. 1) выполнены люксметром ТКА-ПКМ-42, который измеряет освещённость в видимой области спектра 380–760 нм. Все измерения выполнены в период с 22 июня по 3 августа 2020 г. Временной интервал измерений в течение суток – с 10:00 до 15:00 ч. Во всех случаях не более, чем с интервалом 10–20 мин до или после

Таблица 1. Места, даты и число измерений освещённости

Местообитания и микроместообитания	Сомкнутость крон древесного яруса	Даты измерений	Число участков / пробных площадей	Число туров измерений на каждом участке / пробной площади	Число измерений на каждом участке / пробной площади в каждый тур	Число измерений		
						на высоте 0.5 м от поверхности почвы	на высоте 1.5 м от поверхности почвы	на открытом месте
Лесопарки и урбанизированные леса (EUNIS: X11)								
Самые тёмные микроместообитания	40–90	24 июля – 3 августа	5	1	25	125	0	75
Заросли <i>Sorbaria sorbifolia</i>	30–80	10–23 июля	6	1	25	150	150	75
Заросли <i>Rubus idaeus</i>	30–80	10–23 июля	6	1	25	150	150	75
Участки со средней сомкнутостью крон	40–90	3 июня – 15 июля	28	1	40–50	440	1300	480
Поляны, тропы, границы леса	0–70	3 июня – 3 августа	20	1	25–50	0	705	175
Городские местообитания (EUNIS: X11, X22, X23, F9)								
Заросли <i>Acer negundo</i>	70–95	22–30 июня, 24 июля – 3 августа	12	2	20	480	480	480
Заросли других видов деревьев	65–95	22–30 июня, 24 июля – 3 августа	12	2	20	480	480	480

измерений внутри лесопарков или внутри занятых деревьями городских участков, производили контрольные измерения на открытом месте – в 15–20 м от ближайших зданий, сооружений и кромки леса. Во время каждого цикла измерений в каждом местообитании, микроместообитании или на каждой пробной площади фиксировали характер облачности, сводя её к трём градациям: «пасмурно», «переменная облачность», «ясно».

Анализ данных. Единица наблюдения – среднее значение из 20–50 исходных измерений освещённости на одной пробной площади (участке, местообитании, микроместообитании) за один тур. В качестве характеристики освещения использовали две величины. На графиках и в тексте представлены нетрансформированные значения интенсивности освещения (L , в люксах $\times 10^2$). Но в статистических сравнениях использовали трансформацию интенсивности освещения с помощью натурального логарифма $\ln(L)$. Помимо этого, использовали индекс I_L или характеристику относительного светового довольствия [по: Лархер, 1978], который определяли как отношение интенсивности освещения в местообитании к ближайшему по времени измерению интенсивности освещения на открытом месте $I_L = L_{\text{местообитание}}/L_{\text{открытое место}}$. Предполагали, что этот параметр меньше, чем L , зависит от погоды, то есть условий облачности. В статистических сравнениях использовали арксинус-трансформированные значения I_L .

Для сравнения характеристик освещения в сообществах с доминированием *S. sorbifolia* и контрольных к ним с *Rubus idaeus*, и в сообществах с доминированием *A. negundo* и контрольных к ним с другими видами деревьев в городском окружении использовали t -критерий для попарно связанных переменных. Для характеристики степени неравномерности распределения локусов разной освещённости внутри отдельных местообитаний и микроместообитаний использовали коэффициент вариации (CV). Приводимые в тексте усреднённые значения – средние арифметические с указанием через символ \pm ошибки средней арифметической (SE).

Результаты

Интенсивность освещения сильно варьировала между исследованными местообитаниями / микроместообитаниями и внутри них (табл. 2). Закономерно, что темнее всего было в микроместообитаниях, которые мы специально выбирали как наиболее затенённые, а больше всего света было на открытых местах. Общий размах (min–max) зарегистрированных значений L составил 1–946 лк $\times 10^2$, то есть три порядка величин. В пределах одного типа местообитаний или микроместообитаний размах значений L составлял от 3 до 30 раз на одной высоте над уровнем почвы и от 7 до 110 раз при учёте изменчивости между измерениями на высотах 0.5 и 1.5 м над поверхностью почвы.

Таблица 2. Интенсивность освещения (размах средних, лк $\times 10^2$) в разных местообитаниях и микроместообитаниях и на разной высоте над уровнем почвы

Местообитания и микроместообитания	Высота над поверхностью почвы	
	1.5 м	0.5 м
Открытые места	34–946	не было измерений
Лесопарки и урбанизированные леса		
Самые тёмные микроместообитания	не было измерений	1–4
Заросли <i>Sorbaria sorbifolia</i>	13–112	1–7
Заросли <i>Rubus idaeus</i>	21–57	5–9
Участки со средней сомкнутостью крон	11–342	11–354
Поляны, тропы, границы леса	10–302	не было измерений
Городские местообитания		
Заросли <i>Acer negundo</i>	4–29	3–24
Заросли других видов деревьев	5–85	3–63

Интенсивность освещения ожидаемо зависела от облачности. На открытых местах интервал значений освещённости при ясном небе составлял $L=350-946$ лк $\times 10^2$; при переменной облачности $L=184-726$ лк $\times 10^2$; при пасмурной погоде $L=34-269$ лк $\times 10^2$. Таким образом, различия интенсивности падающего света в зависимости от облачности могут достигать порядка величин и немного более. Аналогичные различия интенсивности освещения заметны и под пологом крон (рис. 1). Средняя интенсивность освещения под пологом урбанизированных сосновых лесов в ясную погоду в 2.8 раза выше, чем в пасмурную, и примерно в 1.5 раза выше, чем при переменной облачности. Однако под пологом *Sorbaria sorbifolia* (на высоте 0.5 м) и *Acer negundo* (на высоте 1.5 м) освещённость мало зависит от облачности. В первом случае размах средних 2–7 лк $\times 10^2$, во втором – 11–14 лк $\times 10^2$.

Измерения L в каждом типе местообитаний и микроместообитаний выполняли при ясном небе, при переменной и при полной облачности. Поэтому есть возможность сопоставить различия в интенсивности освещения в разных местообитаниях и микроместообитаниях с учётом состояния облачности

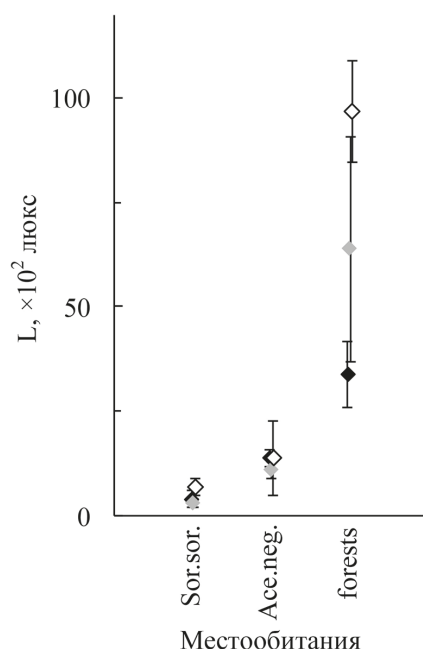


Рис. 1. Интенсивность освещения на высоте 0.5 м в зарослях *Sorbaria sorbifolia* (Sor.sor.), на высоте 1.5 в зарослях *Acer negundo* (Ace.neg.) и в случайных точках под пологом урбанизированных сосновых лесов (forests) во время ясной погоды (◇), при переменной (●) и полной (◆) облачности. Вертикальные линии – SE.

(рис. 2). Средняя интенсивность освещения на открытых местах $L=389\pm 29$ лк $\times 10^2$. По сравнению с этой величиной в специально подобранных самых затенённых микроместообитаниях света более чем на 2 порядка, почти в 200 раз меньше: $L=2\pm 1$ лк $\times 10^2$. Сильное затенение создаётся также в лесах под пологом *S. sorbifolia* ($L=4\pm 1$ лк $\times 10^2$) и *R. idaeus* ($L=7\pm 1$ лк $\times 10^2$) на высоте 0.5 м от почвы. Немного светлее в насаждениях *A. negundo* ($L=13\pm 2$ лк $\times 10^2$ на высоте 1.5 м) и других видов деревьев ($L=25\pm 4$ лк $\times 10^2$ на высоте 1.5 м). Под пологом городских сосновых лесов света заметно больше ($L=80\pm 10$ лк $\times 10^2$ на высоте 1.5 м), особенно в краевых и опушечных зонах ($L=96\pm 14$ лк $\times 10^2$ на высоте 1.5 м).

Для строгого заключения о затенении, создаваемом инвазионными растениями, выполнили попарные сравнения с адекватными контролями. На высоте 0.5 м под пологом *S. sorbifolia* и *R. idaeus* интенсивность освещения различается значимо ($t=2.91$; $P=0.0336$; $dF=5$), как и под пологом *A. negundo* (на высоте 1.5 м: $t=3.37$; $P=0.0027$; $dF=23$; на высоте 0.5 м: $t=3.05$; $P=0.0057$; $dF=23$).

Вместе с предположением, что инвазионные растения в среднем создают высокое за-

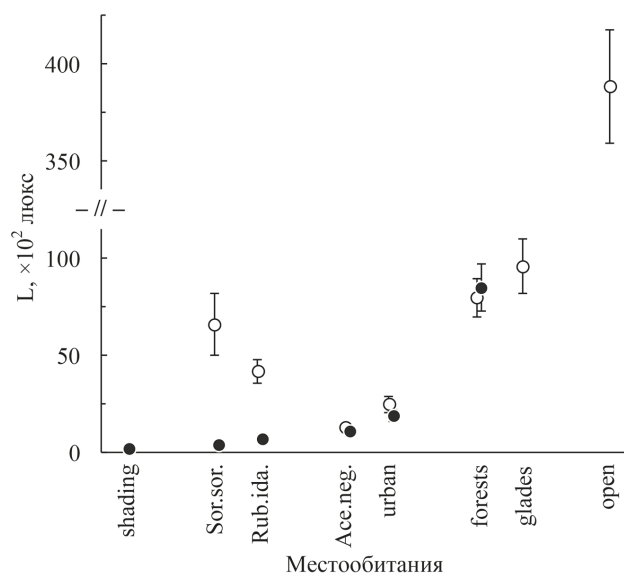


Рис. 2. Интенсивность освещения на высоте 0.5 м (●) и 1.5 м (○) в разных местообитаниях и микроместообитаниях (самые тёмные места (shading); заросли *Sorbaria sorbifolia* (Sor.sor.), *Rubus idaeus* (Rub.ida.), *Acer negundo* (Ace.neg.) и других городских деревьев (urban), случайные точки под пологом урбанизированных сосновых лесов (forest), края древостоев и поляны (glades) и открытые места (open)). Вертикальные линии – SE.

тенение, мы проверили также предположение об изменении равномерности освещения под ними. Для этого оценили, насколько велик в каждом местообитании разброс оценок L . Средние CV_L составили: в урбанизированных лесах на высоте 1.5 м $CV_L=50\pm6\%$; во внутригородских древесных насаждениях из разных видов древесных $CV_L=64\pm13\%$; во внутригородских древесных насаждениях из *A. negundo* $CV_L=59\pm12\%$; на высоте 0.5 м под пологом *R. idaeus* $CV_L=35\pm4\%$; на высоте 0.5 м под пологом *S. sorbifolia* $CV_L=46\pm2\%$.

Таким образом, инвазионные *S. sorbifolia* и *A. negundo* создают более высокое затенение, чем местные растения с аналогичной формой роста. При этом степень равномерности распределения локусов с повышенной и пониженной освещённостью в сообществах с доминированием местных и инвазионных растений не различается.

Доля света от освещённости на открытом месте. Относительно большими значения I_L были в пасмурную погоду (рис. 3). В частности, при полной облачности под полог

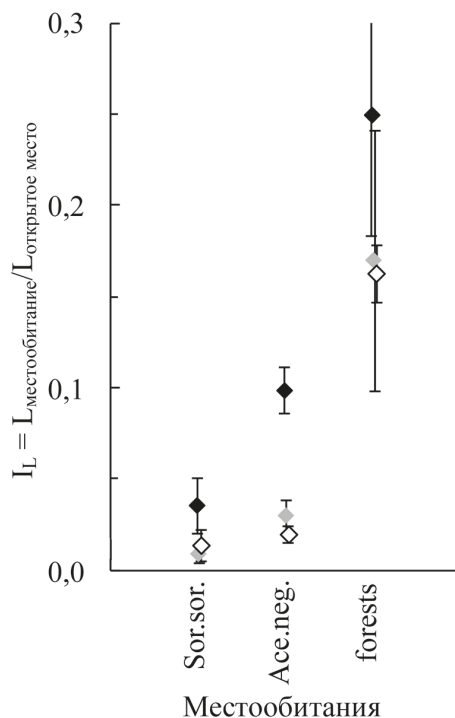


Рис. 3. Доля света, проникающего на высоту 0.5 м в зарослях *Sorbaria sorbifolia* (Sor.sor.), на высоте 1.5 в зарослях *Acer negundo* (Ace.neg.) и в случайных точках под пологом урбанизированных сосновых лесов (forests) во время ясной погоды (◇), при переменной (★) и полной (◆) облачности. Вертикальные линии – SE.

S. sorbifolia проникало $4\pm1\%$ света от открытого места, под полог *A. negundo* – $10\pm1\%$, под полог сосновых лесов – $25\pm2\%$. В ясную погоду и при переменной облачности значения доли проникающего под полог света были меньше: под полог *S. sorbifolia* проникало около 1% света от открытого места, под полог *A. negundo* – 2–3%, под полог сосновых лесов – 18–17%.

В среднем в краевые зоны и небольшие опушки городских лесов проникало $24\pm3\%$ света от света на открытом месте; в среднем под полог городских лесов – $18\pm2\%$ на высоту 1.5 м и $17\pm2\%$ на высоту 0.5 м (рис. 4). Под кроны *A. negundo* проникало 5–6% света от света на открытом месте; в заросли других видов деревьев 8–11%. Под полог *S. sorbifolia* проникало $2\pm1\%$ света от света на открытом месте, а в контрольные варианты с *R. idaeus* – $4\pm1\%$. В специально подобранных самых затененных микроместообитаниях городских лесов доля света ожидаемо была минимальна – $1\pm1\%$.

На высоте 0.5 м под *S. sorbifolia* и *R. idaeus* значения I_L различались значимо ($t=2.94$;

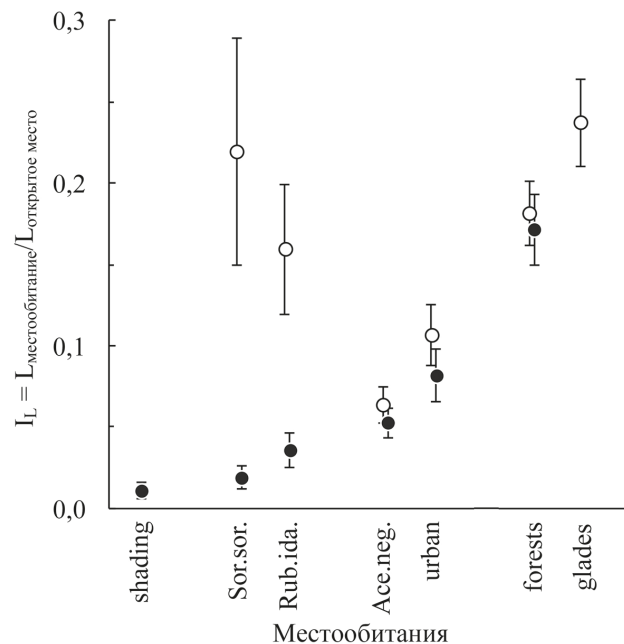


Рис. 4. Доля света от света на открытом месте на высоте 0.5 м (●) и 1.5 м (○) в разных местообитаниях и микроместообитаниях (самые тёмные места (shading); заросли *Sorbaria sorbifolia* (Sor.sor.), *Rubus idaeus* (Rub.ida.), *Acer negundo* (Ace.neg.) и других городских деревьев (urban), случайные точки под пологом урбанизированных сосновых лесов (forest), края древостоев и поляны (glades)). Вертикальные линии – SE.

$P=0.0322$; $dF=5$). Под пологом *A. negundo* и других городских деревьев доля освещения также значимо различалась на высоте 1.5 м ($t=2.19$; $P=0.0393$; $dF=23$), но не на высоте 0.5 м ($t=1.93$; $P=0.0657$; $dF=23$).

Перехват светового потока инвазивными растениями. Разность в интенсивности освещения над и под листовым пологом – это характеристика степени перехвата светового потока кронами. Над пологом листьев *S. sorbifolia* $L=66\pm 16$ лк $\times 10^2$, $I_L=22\pm 7\%$; над пологом листьев *R. idaeus* $L=42\pm 6$ лк $\times 10^2$, $I_L=16\pm 4\%$ (рис. 2–4). Следовательно, *S. sorbifolia* несколько более светолюбивый вид, который, по меньшей мере, в лесопарках Екатеринбурга обнаружен и изучен в лучше освещаемых местообитаниях, по сравнению с *R. idaeus*.

Характеристика перехвата светового потока кронами кустарников *S. sorbifolia* и *R. idaeus* – это разность между освещённостью на высотах 1.5 и 0.5 м. Аналогичная характеристика для *A. negundo* и сравнительно изученных деревьев в урбанизированном окружении – разность между освещённостью на открытом месте и на высоте 1.5 м, так как на высоте 0.5 м начинают сказываться эффекты от затенения высокими травами. Величина перехвата света в зарослях *S. sorbifolia* – $93\pm 1\%$ от уровня, падающего на кроны, в зарослях *R. idaeus* – $82\pm 3\%$. И эти различия значимы ($t=3.51$; $P=0.0169$; $dF=5$). Величина перехвата света в зарослях *A. negundo* – $94\pm 1\%$, в зарослях других деревьев – $89\pm 2\%$ и эти различия также значимы ($t=2.19$; $P=0.0393$; $dF=23$).

Обсуждение

Полученные результаты поддерживают предположение, что освещение под кронами (пологом листьев) двух видов инвазивных растений – *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* – ниже, чем в сходных местообитаниях, в которых доминировали другие древесные растения. Надёжность этого заключения обусловлена несколькими обстоятельствами. Во-первых, заключение о высокой затеняющей способности получено в отношении обоих инвазивных растений. Во-вторых, про-

анализировано много измерений. При этом сопоставлены эффекты затенения в сообществах инвазивных и аборигенных растений близких жизненных форм, и дополнительно сопоставлена освещённость в широком ряду местообитаний. В-третьих, вывод о высоком затеняющем влиянии инвазивных растений получен в отношении обоих использованных характеристик светового режима – и интенсивности освещения, и доли света от освещённости на открытом месте. Уровни перехвата светового потока кронами *A. negundo* и *S. sorbifolia* в 93–94% значительны и средняя освещённость под инвазивными растениями составляет 400–1300 лк, что примерно соответствует диапазону уровня освещения от пасмурного дня до момента перед заходом солнца. Условия освещения под кронами *S. sorbifolia*, по-видимому, близки к таким, что их можно считать достаточным объяснением угнетения подпологовой растительности. Для положительного углеродного баланса минимальная плотность фотонного потока должна быть 0.5–1% от измеренного над сообществом в середине дня [Зитте и др., 2007; с. 54].

Представленные данные подтверждают, что специфичное влияние на световой режим – реальный механизм средообразующего влияния *A. negundo* во вторичном ареале [Saccone et al., 2010; Bottollier-Curtet et al., 2012]. Представленные данные также подтверждают этот механизм для *S. sorbifolia*, хотя ранее он был не подтверждён [Lanta et al., 2013].

Необходимо отметить, что пробные площади в насаждениях с *A. negundo* и контрольные к ним подобраны с учётом такого критерия, как сходные значения сомкнутости крон [Veselkin, Dubrovin, 2019]. Несмотря на это, в зарослях *A. negundo* в среднем темнее, чем в сходных сообществах с доминированием других видов деревьев. Способность к повышенному перехвату света может объясняться густыми кронами *A. negundo* с более высоким индексом листовой поверхности (LAI), чем у местных видов [Porte et al., 2011]. Возможно, что также имеет значение форма роста *A. negundo* в виде невысокого многоствольного дерева с наклонными стволами и низко расположенными ветвями [Kostina

et al., 2016]. Не исключено, что высокая сомкнутость крон *A. negundo* может частично объясняться высокой сохранностью листьев вследствие низких во вторичном ареале уровней повреждения его листьев фитофагами. Известно, что по сравнению с фоновыми южнотаёжными листопадными деревьями *Betula pendula* Roth и *Salix caprea* L. у *A. negundo* повреждение листьев фитофагами качественно ниже [Veselkin et al., 2019].

Биологические особенности *S. sorbifolia* во вторичном ареале в сравнении с местными видами изучены, по-видимому, меньше, чем аналогичные особенности *A. negundo*. В Скандинавии у *S. sorbifolia* не удалось установить специфики распределения листьев и биомассы, как и количества проникающего под полог света по сравнению с местными кустарниками, прежде всего, по сравнению с *R. idaeus* [Lanta et al., 2013]. Ранее показано, что на Среднем Урале *S. sorbifolia* растёт в местах с относительно разреженными древостоями сосны обыкновенной [Veselkin et al., 2020] и прямые оценки освещённости, приведённые в настоящей работе, это подтверждают. Оценки LAI и активности фитофагов для *S. sorbifolia* во вторичном ареале не известны.

Морфология крон, куртин или зарослей, способ освоения ветвями и листьями пространства важны для формирования светового режима в сообществах. Степень затенения очевидно связана не только с общей площадью листьев на единицу площади сообщества, но и с размером листьев, и со способом их расположения в пространстве. Ожидается, что со снижением высоты расположения крон, например, в ряду – сосновые леса – заросли *A. negundo* и других видов деревьев – заросли *S. sorbifolia* и *R. idaeus* – степень затенения под ними сильно возрастает. Во вторичном ареале *A. negundo* и *S. sorbifolia* сближает способность формировать протяжённые сомкнутые куртины с листьями, густо расположенными примерно в одном слое. Для умеренных широт, где солнце не бывает в зените и длинные сумерки, большое значение, по-видимому, имеет способность перехватывать боковые потоки света. Между тем, о структуре крон и куртин местных и чужеродных древесных растений известно мало

и формализовать эти знания трудно. Попытка оценить неоднородность распределения освещения, то есть оценить соотношение локусов сильного и слабого затенения, была связана со стремлением понять, не может ли воздействие инвазионных растений реализовываться не только через сильное затенение, но и через изменение неоднородности распределения световых пятен. Пока это предположение не подтвердилось.

Из других факторов, не связанных с биологическими особенностями растений, но способных влиять на уровень света под кронами, нужно учитывать последствия фрагментации местообитаний. Урбанизация всегда сопровождается фрагментацией. Доступность света, как основного ресурса, необходимого для растений, в краевых зонах лесных сообществ увеличивается [Weathers et al., 2001; Vallet et al., 2010]. Следовательно, с уменьшением размеров фрагментированных сообществ можно ожидать возрастания степени освещения в них. Однако, несмотря на то, что некоторые изученные сообщества с доминированием *A. negundo* были сильно фрагментированными, интенсивность света под ними была низкой.

В работе измерена интенсивность света видимого спектра, а не фотосинтетически усваиваемого диапазона – ФАР. С одной стороны, основные части диапазонов видимого света (длина волны 380–780 нм) и ФАР (длина волны 380–710 нм) совпадают. И поэтому закономерности, установленные при измерении видимого диапазона и ФАР, не должны сильно различаться. С другой стороны, было бы все же оправдано провести измерения, аналогичные описанным, в диапазоне ФАР. Это позволит оценить степень изменения спектрального состава света после избирательного поглощения листьями волн красной части спектра в диапазоне 620–680 нм.

При интерпретации полученных результатов нужно учитывать, что высокое затенение вследствие сомкнутого полога листьев может коррелировать с активным использованием не только света, но и других ресурсов. Например, для построения большой массы листьев и несущих их ветвей и побегов нужно много макро- и микроэлементов. На поддержание

тургора листьев и процесса транспирации необходимо много воды. Следовательно, повышенное затенение, создаваемое инвазионными растениями, может косвенно указывать на их высокую конкурентоспособность и в отношении поглощения почвенных ресурсов. Помимо этого, в сообществах с большой массой листьев образуется много листового опада, что также может иметь средообразующее значение. Большое затенение вследствие густых и/или низко расположенных крон – это также возможный индикатор изолированности / закрытости зарослей инвазионных растений от потока диаспор других организмов. Инвазионные растения обычно способствуют снижению разнообразия и численности банков семян в аборигенных сообществах [Gioria et al., 2012; Gioria, Osborne, 2014]. На Среднем Урале это подтверждено для *A. negundo* [Veselkin et al., 2018], но не для *S. sorbifolia* [Veselkin et al., 2020].

Легко предсказываемое и реально наблюдаемое следствие высокого затенения, возможного эффективного использования почвенных ресурсов и ограничения формирования почвенных банков семян – угнетение растительности в подкороновом пространстве инвазионных растений. Доказательств этого довольно много [Maron, Marler, 2008; Hejda et al., 2009; Emelyanov, Frolova, 2011; Lanta et al., 2013; Kostina et al., 2016], в том числе, и на Среднем Урале как в отношении *A. negundo* [Veselkin, Dubrovin, 2019], так и в отношении *S. sorbifolia* [Veselkin et al., 2020]. Существенно, что под пологом *S. sorbifolia* исчезновение вегетирующих видов было избирательным: преимущественно исчезали относительно светолюбивые и относительно сухолюбивые виды, а более тенелюбивые и влаголюбивые виды были устойчивыми [Veselkin et al., 2020].

Заключение

В соответствии с представленными результатами под кронами (пологом листьев) двух видов инвазионных растений – *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* – по сравнению со строго подобранными местными контрольными видами количество света меньше. С одной стороны, этот результат кажется несколько

тривиальным, легко интуитивно представляемым. Он соответствует ощущениям непредвзятого наблюдателя, который хоть раз наблюдал куртины *A. negundo* и *S. sorbifolia* изнутри, даже невооружённым глазом. С другой стороны, и в отношении *A. negundo*, и в отношении *S. sorbifolia* ранее были опубликованы результаты, которые не подтверждали гипотезу о специфичном изменении ими световых условий. Основное значение результатов состоит в количественной характеристике степени затенения и перехвата света в зарослях *A. negundo* и *S. sorbifolia*. *A. negundo* перехватывал около 94% света от уровня, падающего на его кроны, *S. sorbifolia* – около 93%. По сравнению со средним перехватом света кронами деревьев в урбанизированных лесах Среднего Урала на уровне 82%, это свидетельствует о существенно более сильном затенении, вызываемом инвазионными растениями. При этом средний, то есть усреднённый для разных степеней облачности уровень освещения в зарослях *A. negundo* составляет около 1300 лк, а в зарослях *S. sorbifolia* – около 400 лк. Таким образом, на Среднем Урале способность исследованных чужеродных растений влиять на аборигенные сообщества обусловлена, по меньшей мере, сильным уменьшением под влиянием *A. negundo* и *S. sorbifolia* количества света, доступного для других видов в сообществах.

Финансирование работы

Разные части полевых измерений выполнены в рамках: темы государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № АААА-А19-119031890084-6; проекта РФФИ 20-54-00024 (совместный конкурс РФФИ и БФФИ); проекта РФФИ № 20-44-660013, финансируемого совместно РФФИ и Правительством Свердловской области.

Вклад авторов

Веселкин Д.В. – идея, разработка схемы наблюдений; анализ и обсуждение данных, подготовка основы текста; Дубровин Д.И. – разработка схемы наблюдений; анализ и обсуждение данных; полевые измерения;

Золотарева Н.В., Липихина Ю.А., Подгаевская Е.Н., Пустовалова Л.А., Рафикова О.С., Яковлева А.В. – полевые измерения, обсуждение данных. Все авторы прочли рукопись и согласны с её содержанием.

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

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. Ботаника: В 4 т. Т.4. Экология: Пер. с нем. / Под ред. А.Г. Еленевского, В.Н. Павлова. М.: Академия. 2007. 248 с.
- Коропачинский И.Ю., Стовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. 707 с.
- Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. 610 с.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Третьякова А.С. Особенности распределения чужеродных растений в естественных местообитаниях на урбанизированных территориях Свердловской области // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26, вып. 1. С. 85–93.
- Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.
- Чёрная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения / Под ред. В.И. Парфенова, А.В. Пугачевского. Минск: Беларуская навука, 2020. 407 с.
- Berg C., Drescherl A., Essl F. Using relevé-based metrics to explain invasion patterns of alien trees in temperate forests // TUEXENIA. 2017. Vol. 37. P. 127–142. doi.org/10.14471/2017.37.012.
- Bottollier-Curtet M., Charcosset J., Poly F., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Light interception principally drives the understory response to boxelder invasion in riparian forests // Biol Invasions. 2012. Vol. 14. P. 1445–1458. https://doi.org/10.1007/s10530-011-0170-0.
- Bravo-Monasterio P., Pauchard A., Fajardo A. *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. P. 1883–1894. https://doi.org/10.1007/s10530-016-1131-4.
- Canham C.D., Finzi A.C., Pacala S.W., Burbank D.H. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: Interspecific variation in light transmission by canopy trees // Canadian Journal of Forest Research. 1994. Vol. 24. P. 337–349. https://doi.org/10.1139/x94-046.
- Catford J.A., Jansson R., Nilsson C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15. P. 22–40. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x.
- Cusack D.F., McCleery T.L. Patterns in understory woody diversity and soil nitrogen across native- and non-native-urban tropical forests // Forest Ecology and Management. 2014. Vol. 318. P. 34–43. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.036.
- Dobravolskaitė R., Gudžinskas Z. Alien plant invasion to forests in the vicinity of communal gardens // Botanica Lithuanica. 2011. Vol. 17. No. 2–3. P. 73–84.
- Dyderski M.K., Jagodziński A.M. Similar impacts of alien and native tree species on understory light availability in a temperate forest // Forests. 2019. Vol. 10(11). 951. https://doi.org/10.3390/f10110951.
- Emelyanov A.V., Frolova S.V. Ash-leaf maple (*Acer negundo* L.) in coastal phytocenoses of the Vorona River // Rus. J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2. No. 2–3. P. 161–163. https://doi.org/10.1134/S2075111711030052.
- EUNIS habitat classification descriptions (Электронный репозитив) // (https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eunis-habitat-classification). Проверено 20.04.2021.
- Gilliam F.S., Roberts M.R. Interactions between the Herbaceous Layer and Overstory Canopy of Eastern Forests // The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America / Ed. F.S. Gilliam. Oxford, UK: Oxford University Press, 2014. P. 233–254. DOI: 10.1093/acprof:osobl/9780199837656.003.0009.
- Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // Front. Plant Sci. 2014. Vol. 5. No. 501. DOI: 10.3389/fpls.2014.00501.
- Gioria M., Pyšek P., Moravcová L. Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics // Preslia. 2012. Vol. 84. P. 327–350.
- 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. No. 3. P. 393–403. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x
- Jurševska G. Invasive tree taxa in major dendrological plantations in Jelgava district // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 2007. Vol. 7. No. 2. P. 149–158.
- Knight K.S., Oleksyn J., Jagodzinski A.M., Reich P.B., Kasprowicz M. Overstorey tree species regulate colonization by native and exotic plants: A source of positive relationships between understory diversity and invasibility // Diversity and Distributions. 2008. Vol. 14. P. 666–675. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00468.x.
- Kostina M.V., Yasinskaya O.I., Barabanshchikova N.S., Orlyuk F.A. Toward a issue of box elder invasion into the forests around Moscow // Rus. J. Biol. Invasions. 2016. Vol. 7. No. 1. P. 47–51. https://doi.org/10.1134/S2075111716010069.

SHADING AND LIGHT INTERCEPTION IN THICKETS OF INVASIVE *ACER NEGUNDO* AND *SORBARIA SORBIFOLIA*

© 2021 Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Rafikova O.S., Lipikhina Yu.A., Zolotareva N.V.,
Podgaevskaya E.N. *, Pustovalova L.A., Yakovleva A.V.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 620144, Yekaterinburg, Russia
*e-mail: enp@ipae.uran.ru

The aim of the work is to establish how greatly the light conditions change under the leaf canopy of two invasive plant species in the Middle Urals – *Acer negundo* and *Sorbaria sorbifolia*. In June – August 2020, using a portable light meter, 8370 measurements of illumination were performed in forest parks (at a height of 1.5 and 0.5 m, i.e. above and below the canopy of the leaves of the invasive shrub *S. sorbifolia* and the native shrub *Rubus idaeus*; in random points under the canopies of *Pinus sylvestris*; on glades, paths and forest edges) and in urban habitats (at a height of 1.5 m and 0.5 m in dense thickets of the invasive tree *A. negundo* and other tree species). The average illumination intensity was as following: under *S. sorbifolia* – $4 \pm 1 \text{ lux} \times 10^2$; under *R. idaeus* – $7 \pm 1 \text{ lux} \times 10^2$; in *A. negundo* thickets – $13 \pm 2 \text{ lux} \times 10^2$; in thickets of other tree species – $25 \pm 4 \text{ lux} \times 10^2$; under the canopies of urban pine forests – $80 \pm 10 \text{ lux} \times 10^2$; in the forest edges – $96 \pm 14 \text{ lux} \times 10^2$. In dense thickets, *A. negundo* intercepts about 94% of the light falling on its canopies, *S. sorbifolia* – about 93%. This is significantly higher than the light interception level in habitats used as control: other tree species canopies of greatly urbanized habitats intercept about 89%, the thickets of *R. idaeus* – about 82%. Thus, invasive plants reduce the amount of light available to other plant species in communities significantly more than native plants.

Keywords: invasive plants, light regime, light intensity, shading, urbanized habitats.

ПИТАНИЕ ВСЕЛЕНЦА БЫЧКА-КРУГЛЯКА *NEOGOBIUS MELANOSTOMUS* (PERCIFORMES: GOBIIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ

©2021 Гушин А.В.^{а *}, Ежова Е.Е.^а, Боровикова Е.А.^б

^а Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва 117997, Россия

^б Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл. 152742, Россия

*e-mail: Poseidon-47@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.06.2021. После доработки 04.11.2021. Принята к публикации 17.11.2021

Изучено питание понто-каспийского вселенца бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в прибрежной зоне Балтийского моря в районе Куршской косы, в Вислинском заливе и восточной части Гданьского залива. Бычок-кругляк в прибрежных водах предпочитает биотопы с различными укрытиями – валунами, крупной галькой и т. п. В питании бычка-кругляка значительна доля организмов-образователей, обитающих на этих объектах. Если организмы-образователи по какой-то причине отсутствуют, бычок переключается на другие виды жертв: моллюсков, свободноживущих ракообразных, личинок насекомых и другие группы бентосных и нектобентосных организмов. Существует связь спектра питания с размерами бычка-кругляка: крупные особи потребляют более крупные жертвы. Бычок-кругляк реализует пищевую стратегию, заключающуюся в том, что в пищу используются все организмы, доступные территориально и по размерам. Подобная пищевая пластичность служит одной из причин широкой экспансии этого вида за пределами нативного ареала.

Ключевые слова: бычок-кругляк, *Neogobius melanostomus*, питание, Юго-Восточная Балтика, инвазионный вид.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-43-53

Введение

Нативным ареалом бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Perciformes: Gobiidae) является Понто-Каспийский бассейн [Берг, 1949]. В июне 1990 г. этот вид был обнаружен в Балтийском море в прибрежных водах Путцкой бухты Гданьского залива [Skóra, Stolarski, 1993], что послужило началом отсчёта экспансии вида в Балтийском регионе. За короткий период времени бычок-кругляк заселил воды польской части Гданьского залива [Sokołowska, Fey, 2011]. В 2000 г. он появился в районе г. Балтийска и Балтийской косы [Тылик, Закревский, 2003], широко распространившись в южной и восточной частях Балтийского моря. В 1999 г. он был отмечен около о-ва Рюген [Corkum et al., 2004], в 2002 г. зарегистрирован в гавани г. Клайпеды (Литва) и в заливе Пярну (Pärnu) [Shpilev, Ojaveer, 2003]. В 2005 г. впервые был встречен в Финском заливе в бухте Мууга (Muuga) [Ojaveer, 2006], а в 2012 г. – в восточной части

Финского залива [Успенский, Насека, 2014] и в Ботническом заливе у побережья Финляндии [Kotta et al., 2016]. Важно отметить, что вид заселяет не только морские воды, он появился в лагунах и дельтах рек, впадающих в Балтийское море [Borowski, 1999; Кодухова и др., 2017].

Описывая успешное расселение бычка-кругляка за пределами нативного ареала, большинство специалистов отмечают его способность жить в широких границах изменения таких абиотических факторов, как температура воды, солёность, насыщение кислородом, что позволяет говорить о высоких адаптивных способностях этого вида [Москалькова, 1996; Kornis et al., 2012]. Очевидно, успешное приспособление к новым местам обитания с самым разным набором биотопических условий требует, в том числе, и достаточно высокого уровня пищевой пластичности. Известно, что этот вид имеет широкий спектр питания. Так, в пределах

нативного ареала в Чёрном море пищевыми объектами кругляка в основном являются двустворчатые моллюски (*Mytilus galloprovincialis*, *Cerastoderma glaucum*, *Lentidium mediterraneum*) и в меньшей степени ракообразные и полихеты [Берг, 1949; Милованов, 2013]. В Азовском море главными объектами питания являются моллюски (*Mytilaster lineatus*, *Cardium* sp., *Syndesmya* sp., *Dreissena* sp.), полихеты и ракообразные, а в Каспийском – моллюски (*Gastropoda*, *M. lineatus*, *Cardium* sp.), ракообразные, личинки хирономид и рыба [Ильин, 1949].

В районах инвазии набор пищевых объектов бычка немного отличается от такового в пределах нативного ареала. Так, в Саратовском вдхр. основу его питания составляют моллюски рода *Dreissena*, а такие представители зообентоса, как хирономиды, брюхоногие моллюски, бокоплавы встречаются реже [Кириленко, Шемонаев, 2012 а, б]. В Куйбышевском вдхр. бычок-кругляк с длиной тела до 63 мм питается в основном ракообразными (41.9% по массе) [Фролова, 2009]. В Канаде основу питания вселенца составляют моллюски с преобладанием *D. polymorpha* [Jude et al., 1995]. Есть указания на питание бычка-кругляка преимущественно двустворчатыми моллюсками *Mytilus trossulus*, *Macoma balthica*, *Cardium* spp. и *Hydrobia* spp., а также ракообразными *Idotea balthica*, *A. improvisus* и представителями семейства Gammaridae [Skóra, Rzeźnik, 2001] в инвазивных поселениях в Балтийском море в западной части Гданьского залива и Путцкой бухте. Однако в целом в литературе питанию бычка-кругляка уделяется мало внимания, особенно в отношении популяций из районов инвазии.

В связи с вышесказанным целью настоящей работы стало описать и проанализировать особенности спектра питания *N. melanostomus* юго-восточной части Балтийского моря в районе Куршской косы, в восточной части Гданьского залива и в Вислинском заливе.

Материал и методика

Питание бычка-кругляка изучено по материалам, собранным в 2011–2015 гг. в восточ-

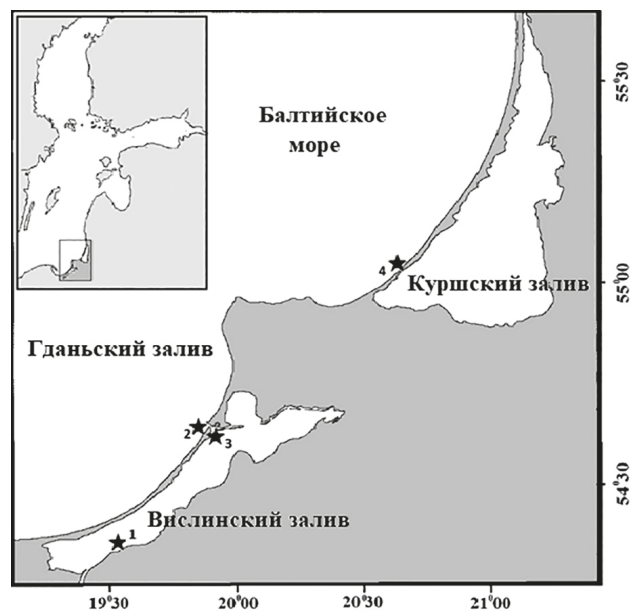


Рис. Места сбора материала по питанию бычка-кругляка (отмечены звездочкой): 1 – Вислинский залив, г. Толькмико (Польша); 2 – Балтийское море, г. Балтийск; 3 – Вислинский залив, п. Коса; 4 – Балтийское море, Куршская коса.

ной части Гданьского залива у г. Балтийска, в Балтийском море у побережья Куршской косы, в Вислинском заливе, у пос. Коса и у г. Толькмико (Польша) (рисунок). Краткая характеристика биотопов приведена в таблице 1.

В большинстве случаев отлов рыб осуществлялся удочкой с берега на глубинах 0.5–1.0 м. В районе г. Толькмико бычок-кругляк был собран в ходе эксперимента по определению скорости роста моллюска *Rangia cuneata* из боксов, установленных на дне. К сожалению, использование не отцеживающих орудий лова, несопоставимые объёмы выборки, различные сезоны и годы сбора материала накладывают ограничения на интерпретацию полученных данных. Однако имеющийся материал можно использовать для изучения спектра питания, соотношения пищевых компонентов и размерных характеристик потребляемых жертв. Данные по накормленности и другим количественным характеристикам питания носят справочный характер.

Часть пойманных особей бычка-кругляка была зафиксирована раствором формальдегида (4–6%) для последующей камеральной обработки. Другая часть особей была заморожена при температуре –18 °С. Всего было

Таблица 1. Характеристика мест сбора особей *N. melanostomus*, время сбора и объем проанализированного материала (число ЖКТ).

Локальность/ Координаты	Особенности биотопа*	Время сбора	Орудия лова	Число ЖКТ
Восточная часть Гданьского залива, (г. Балтийск) / 54°38'49" с. ш., 19°52'30" в. д.	Грунты каменистые (гравийные, галечные) с гидротехническими сооружениями и с отдельными валунами, покрытыми обрастаниями из баянусов <i>Amphibalanus improvisus</i> , мшанок <i>Electra</i> spp., гидроидов <i>Cordylophora caspi</i> , мидий <i>Mytilus</i> sp.	Июль, 2011 г.	Удочка	51
		Август, 2011 г.	Удочка	12
		Май, 2014 г.	Удочка	17
		Июль, 2014 г.	Удочка	11
Балтийское море, Куршская коса, (Музей) / 55°01'41" с. ш., 20°37'42" в. д.	Каменисто-песчаные грунты (крупно-разнозернистые пески с включением гальки и отдельных валунов) без организмов обрастаний	Август, 2015 г.	Пляжный невод	4
Вислинский залив, (г. Толькицко) / 54°19'28" с. ш., 19°31'09" в. д.	Илисто-песчаные грунты без водной растительности.	Апрель, 2015 г.	Собран из экспериментальных боксов	20
Вислинский залив, (пос. Коса) / 54°37'18" с. ш., 19°53'20" в. д.	Каменистые грунты (валуны, галька) с гидротехническими сооружениями, покрытыми баянусами <i>A. improvisus</i> , мшанками <i>Electra</i> spp., гидроидами <i>C. caspi</i> , водорослями <i>Cladophora</i> sp., перемежающиеся песчано-илистыми грунтами.	Октябрь, 2011 г.	Удочка	23
Итого				138

*Тип грунта определяли в ходе визуального осмотра локальности.

изучено питание 138 экземпляров (табл. 1). В ходе камерального анализа у рыб измеряли общую длину тела (TL), массу, определяли пол, стадию зрелости половых продуктов по 6-балльной шкале и переваренность пищи по 5-балльной шкале [Инструкция..., 1977]. Желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) рыб извлекался полностью. Обработку и изучение содержимого ЖКТ проводили без разделения на отделы тракта стандартными методами [Методическое пособие..., 1974]. Все обнаруженные в ЖКТ организмы определяли до возможного таксона. В ряде случаев размеры жертв восстанавливали, используя аналоги из фондовых коллекций лаборатории Морской экологии Атлантического отделения Института океанологии РАН. Массу содержимого ЖКТ и отдельных компонентов пищи взвешивали с точностью до 10 мг и подсчитывали число организмов. Индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) определяли как отношение массы пищи к массе рыбы. Средний

индекс наполнения желудков (ИНЖ) рассчитывали как сумму всех индексов наполнения желудков в пробе, разделенную на общее число рыб. На основании массы отдельных пищевых компонентов определяли их долю в пищевом комке (М, %). Встречаемость пищевых компонентов (ЧВ, %) вычисляли как отношение суммы встреч данного компонента пищи к общему числу находок всех компонентов в процентах.

Результаты

Характеристика спектра питания бычка-кругляка из разных локальностей в разные сезоны года. В восточной части Гданьского залива (г. Балтийск) в мае преобладающей пищей кругляка были мшанки *Electra* spp. (М – 45.7%, ЧВ – 47.1%) и гидроиды *C. caspia* (М – 19.1%, ЧВ – 35.3%) (табл. 2). Ракообразные – краб *Rhithropanopeus harrisi* и креветка *Crangon crangon*, личинки насекомых, баянус *A. improvisus*, молодь мидии *Mytilus* sp.

и постличинки рыб, определить которых не удалось из-за сильной степени переваренности, были представлены в меньшем количестве, суммарно составили 35.2% по М и 17.6% по ЧВ. Для польской части Гданьского залива мидию определяют как *Mytilus trossulus* [Wiktor, 1993]. Генетические исследования последних лет свидетельствуют о широкой представленности в Балтике *M. trossulus* и её гибрида с *M. edulis* [Сказина и др., 2016], различить которых без генетического анализа проблематично, поэтому в наших сборах мидия не идентифицирована до видового уровня. Доминирование мшанок *Electra* spp. и гидроидов *C. caspia* в пищевом комке сохранилось в июле, эти группы составляли 11.8–31.5% (М) и 18.2–43.1% (ЧВ) и 5.1–17.0% (М) и 5.9–27.3% (ЧВ), соответственно. В то же время значительно увеличилась частота встречаемости балянусов *A. improvisus*. Их доля в пище (М) варьирует от 24.9 до 32.2%, а частота встречаемости (ЧВ) от 17.6 до 36.4%. В летний период (июль) в пище бычка-кругляка среди ракообразных, помимо *C. crangon* и *R. harrisii*, отмечены изоподы, мизиды и не идентифицированные декаподы. Суммарно доля этой группы организмов варьировала от 8.6 до 22.7% по М и от 27.6 до 45.5% по ЧВ. Мелкие экземпляры мидий *Mytilus* sp., гастропод *Hydrobia* spp. и полихет суммарно составили 1.1–1.7% по М и 9.8–18.2% по ЧВ, а доля личинок насекомых по М равна 1.8% и 2.0% по ЧВ. В августе главной пищей бычка стали балянусы *A. improvisus* (М – 64.4% и ЧВ – 50.0%) и мшанки *Electra* spp. (21.8% – М и 75.0% – ЧВ). Краб *R. harrisii* составил всего 2.8% по М и 8.3% по ЧВ (табл. 2).

В районе Куршской косы было отловлено 4 экземпляра бычка-кругляка длиной 57–76 мм и массой 1.6–5.0 г. Средняя переваренность пищи оценена в 3 балла, ИНЖ – 180‰. Пищевой комок отловленных особей состоял из ракообразных, включая гаммарид, и изопод *Saduria entomon* (табл. 2). Массовая доля неопределённых ракообразных в ЖКТ составляла 44.4%, частота встречаемости – 25.0%.

В Вислинском заливе в районе г. Тольковице в апреле основными объектами питания бычка-кругляка были дафния *Daphnia*

magna (М – 24.0% и ЧВ – 43.3%) и личинки насекомых (М – 8.3% и ЧВ – 6.7%). В меньшем количестве потреблялись личинки рыб, гаммариды, неопределённые брюхоногие моллюски и *Hydrobia* spp. (табл. 3). Средний ИНЖ равен 171‰, степень переваренности пищи 3.4 балла. В октябре в Вислинском заливе в условиях полузакрытой бухты около Балтийского пролива состав пищи был иным. Преобладали креветка *C. crangon* (47.5% по М и 3.8% по ЧВ), краб *R. harrisii* (23.9% по М и 7.7% по ЧВ) и балянусы *A. improvisus* (7.0% по М и 7.7% по ЧВ). В меньшей степени потреблялись гидроиды *C. caspia*, копеподы и молодёжь рангии *R. cuneata* (табл. 3). Средняя переваренность пищи составила 3.2 балла, а средний ИНЖ равен 144‰.

Спектр питания бычка-кругляка разных размерных групп. Пищевыми объектами мелких особей бычка-кругляка (55–80 мм) являются преимущественно личинки насекомых (15.5% по М). В пищевом комке особей этой размерной группы в меньшей степени встречаются постличинки рыб (7.8% по М), балянусы *A. improvisus* (6.2% по М), мизиды (5.4% по М), гаммариды (3.4% по М), гидроиды *C. caspia* (3.1% по М), остракоды (2.8% по М), дафнии (1.3% по М) и изоподы *S. entomon* (1.2% по М) (табл. 4). Масса остальных объектов питания не превышала 1%. Большая часть пищи, 42.4% по М, была переваренной до неопределимого состояния.

Более крупные особи (81–100 мм) в основном питались креветками (суммарно 19.8% по М), *A. improvisus* (16.6% по М) и крабом *R. harrisii* (10.3% по М). Важно отметить, что спектр питания этой размерной группы бычка-кругляка был расширен за счёт прикрепленных организмов *Electra* sp. (24.3% по М) и *C. caspia* (2.7% по М). В пище в незначительных количествах встречались изоподы *S. entomon*, моллюски *Hydrobia* spp. и *Mytilus* sp., водоросль *Cladophora* sp. и ряд других организмов (табл. 4).

Особь *N. melanostomus* длиной 101–120 мм питались в основном прикрепленными организмами: *Electra* sp. (41.0% по М), *A. improvisus* (25.4% по М) и *C. caspia* (9.8% по М). В значительно меньшем количестве в пищевом комке встречались креветки *C. crangon* (5.6%

Таблица 3. Характеристика питания бычка-кругляка в Вислинском заливе: апрель – Польша, г. Толькмицко (2015 г.) и октябрь – посёлок Коса (2010 г.)

Компонент пищи	период			
	апрель		октябрь	
	М %	Ч %	М %	Ч %
<i>Cladophora</i> sp. (Ulvophyceae)	0.1	3.3		
<i>Cordylophora caspia</i> (Hydrozoa)			0.4	3.9
Gastropoda	1.8	6.7		
<i>Hydrobia</i> ssp.	2.0	3.3		
<i>Rangia cuneata</i>			0.1	3.9
<i>Daphnia magna</i>	24.0	43.3		
Сорепода			0.4	23.1
Gammaridae	2.6	3.3		
Decapoda			2.2	3.9
<i>Crangon crangon</i>			47.5	3.9
<i>Rhithropanopeus harrisii</i>			24.0	7.7
<i>Amphibalanus improvisus</i>			7.0	7.7
Mysidacea			6.7	15.4
Crustacea	3.5	3.3	8.7	15.4
Insecta (личинки)	8.3	6.7		
Рыба (постличинки)	6.4	3.3		
Икра неопределённая	3.2	3.3		
Неопределённая пища	48.1	23.5	3.0	15.1
Желудки (всего / с пищей)	20/20		23/23	
Средняя длина TL, мм	$\frac{79.6 \pm 3.3}{14.8}$		$\frac{83.1 \pm 1.4}{6.5}$	
Средняя масса тела, г	$\frac{5.9 \pm 0.9}{4.2}$		$\frac{7.6 \pm 0.4}{1.8}$	
Средняя переваренность, балл	$\frac{3.4 \pm 0.1}{0.4}$		$\frac{3.2 \pm 0.1}{0.4}$	
ИНЖ ‰	$\frac{171.0 \pm 54.3}{243.1}$		$\frac{144.1 \pm 29.2}{139.9}$	

по М), краб *R. harrisii* (4.5% по М) и мизиды (1.8% по М), а также *Mytilus* sp., постличинки рыб и водоросли *Cladophora* sp. (табл. 4). Основу питания рыб максимальных размеров (120–175 мм) составляли прикреплённые организмы *A. improvisus* (72.0% по М), *Electra* sp. (7.9% по М), *C. caspia* (4.2% по М). Краб *R. harrisii* и креветки составляли 2.5% и 2.6% по массе, соответственно. Незначительную долю пищевого комка составляли личинки насекомых, мизиды и мидии.

С изменением размеров бычка-кругляка изменяется не только видовой состав пищевых объектов, но и размеры жертв. Так, если у рыб с длиной тела 55–80 мм минимальный и максимальный размеры жертв варьиру-

ют от 0.3 до 12.0 мм, то у особей размерной группы 120–176 мм размер жертвы составляет уже 0.2–21.0 мм. В целом размеры жертв *N. melanostomus* варьируют от 0.2 мм до 28.0 мм (см. табл. 4).

Обсуждение

На спектр питания бычка-кругляка как в нативном ареале, так и районах инвазии оказывают воздействие множество факторов. Наличие тех или иных потенциальных жертв связано с солёностью воды, температурой, прибоем и его силой, прозрачностью воды и другими условиями среды. Давая характеристику особенностям питания вида в рассматриваемых локальностях Юго-Восточной

Таблица 4. Состав пищи и размеры жертв бычка-кругляка по размерным группам (в % по массе)

Компоненты пищи	Размерные группы, мм			
	55–80	81–100	101–120	120–170
Ulvophyceae (<i>Cladophora</i> sp.)		+	3.9	
Hydrozoa (<i>Cordylophora caspia</i>)	3.1	2.7	9.8	4.2
Bryozoa (<i>Electra</i> sp.)	0.3	24.3	41.0	7.9
Polycheta	0.8	0.5		
Gastropoda	0.4	0.1		
<i>Hydrobia</i> spp.		0.1		
<i>Mytilus</i> sp.	0.1	0.8	1.2	0.3
<i>Rangia cuneata</i>		+		
Crustacea	8.9	2.7	0.6	
<i>Daphnia magna</i>	1.3	0.5		
Copepoda		0.1		
Ostracoda	2.8	0.2		
Decapoda		8.0	1.0	1.2
<i>Crangon crangon</i>		11.8	5.6	1.4
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>		10.3	4.5	2.5
<i>Saduria entomon</i>	1.2	1.6		
<i>Amphibalanus improvisus</i>	6.2	16.6	25.4	72.0
Gammaridae	3.4			
Mysidacea	5.4	0.2	1.8	0.1
Insecta (личинки)	15.5	8.7	3.2	1.7
Рыба (постличинки)	7.8		0.5	
Икра неопределённая	0.4			
Неопределённая пища	42.4	10.8	1.5	8.7
Желудков с пищей	27	61	34	16
Пределы варьирования размеров жертв, мм	0.3–12.0	0.5–28.0	0.9–28.0	0.2–21.0
Средние размеры жертв, мм	$\frac{4.2 \pm 0.8}{4.2}$	$\frac{7.4 \pm 0.9}{7.72}$	$\frac{6.5 \pm 1.2}{8.2}$	$\frac{6.7 \pm 1.5}{6.1}$

Балтики, следует обратить внимание на несколько наблюдений. Во-первых, очевидна связь состава пищевого комка рыб с размером особей (см. табл. 4). Так, гидроиды, мшанки, баянусы и прикрепленные моллюски с размерами раковин 2–4 мм начинают встречаться в пище бычка-кругляка длиной более 60 мм. При этом максимум потребления гидроидов и мшанок отмечен у рыб длиной 101–120 мм, а баянусов у рыб длиной 120–140 мм (табл. 4). Сходная информация об увеличении числа видов жертв и размеров потребляемых особей по мере увеличения размеров хищника обсуждается в литературе [Милованов, 2013].

Во-вторых, на состав пищевых объектов бычка-кругляка, несомненно, оказывает влияние характер биотопа, где он был отловлен и, очевидно, обитал. Из литературы известно, что *N. melanostomus* предпочитает нерестились, питаться и прятаться на твердых, скалистых субстратах [Ильин, 1949; и др.]. Песчаные биотопы представляют для него большую угрозу в связи с возрастающей доступностью для хищников. Особенное значение для бычка имеет наличие разнообразных укрытий – валунов, крупной гальки, объектов гидротехнических сооружений, где прячется не только молодь, но и взрослые осо-

би [Kornis et al., 2012]. Например, на Чёрном море автор ловил бычков-кругляков, вынимая из воды отрезки труб и закрыв выходы руками. Подобным образом были пойманы бычки в польской зоне Вислинского залива (г. Толькмицко), где в ходе эксперимента по изучению роста моллюска-вселенца рангии бычки прятались в ящиках с этим моллюском. Связь с укрытиями бычка-кругляка заложена в цикле его воспроизводства [Ильин, 1949; Бониславская и др., 2014]. Самцы устраивают между камней и других укрытий «гнезда-норки», куда привлекают самок. После нереста самки покидают укрытия, а самцы остаются охранять прикрепленную икру, не питаются и только после появления личинок покидают «гнездо». При этом часть самцов погибает от истощения. Выбросы на берег погибших бычков-кругляков отмечались на Чёрном море [Ильин, 1949], подобные выбросы наблюдались и на берегах Калининградской обл. [Кукуев Е.И., личное сообщение].

Указанные выше подводные объекты могут быть хорошим субстратом для организмов-обрастателей, поэтому в тех биотопах, где отмечаются валуны, обломки бетона и т. п. в пищевом комке у исследованных особей преобладала именно эта группа жертв. Так, спектр питания бычка из прибрежных вод г. Балтийска (восточная часть Гданьского залива) по большей части составляли баянусы (42.9% по М), мшанки (26.8% по М), гидроиды (6.6% по М), а мидии, ракообразные, креветки, личинки насекомых встречались значительно реже (см. табл. 2).

Но не всегда наличие субстрата для обрастания обуславливает доминирование в пище кругляка организмов-обрастателей. Питание рыб в Вислинском заливе у посёлка Коса на субстрате, сходном с районом у г. Балтийска (каменистые грунты и гидротехнические сооружения) состояло в основном из свободноживущих ракообразных – креветок, крабов, мизид, копепод (суммарно 89.5% по М). Организмы обрастаний в пище встречались реже и были представлены баянусами (7.0% по М) и гидроидами (0.4% по М) (табл. 4). Возможно, такие отличия в питании в морской части около г. Балтийска и в Вислинском заливе на сходном субстрате связа-

ны с разной солёностью воды в море и заливе, влияющей на видовой состав обрастаний. Солёность воды Гданьского залива составляет 5–7 S‰ [Дубравин, 2014], в то время как солёность воды в Вислинском заливе 2–6 S‰ при значительных колебаниях показателя, вызванных нагонами морской воды и сезонными явлениями [Географический атлас..., 2002]. В этом случае такие типичные морские организмы, как баянусы, могут находиться в состоянии угнетения из-за низкой солёности [Хлебович, 1974].

В биотопах, где подходящие субстраты для обрастателей отсутствуют, в пище кругляка повышается доля свободноживущих организмов – ракообразных, моллюсков. В прибойной зоне моря на Куршской косе, с повышенной литодинамикой, где грунт каменистый без обрастаний, это обусловило преобладание гаммарид и изопод в пищевом комке бычка-кругляка (см. табл. 2).

Илисто-песчаные грунты Гданьского залива близ г. Толькмицко нельзя назвать типичным биотопом бычка-кругляка. Очевидно, бычка привлекли экспериментальные боксы, где он нашёл укрытие. В пищевом комке находились доступные в этом биотопе организмы: свободноживущие ракообразные, включая дафнию (24% по М), гаммариды и неопределённые ракообразные (2.6% и 3.5% по М, соответственно), а также личинки насекомых (8.3% по М), постличинки рыб (6.4% по М), гастроподы (2.8% по М). Этот факт свидетельствует о низкой избирательности питания бычка-кругляка, что в том числе и обусловило успешность его инвазии. Вывод о широком спектре питания вида можно сделать и из анализа работы [Skóra, Rzeźnik, 2001]: на разных грунтах и станциях, по данным этих авторов, у бычка в пищевом комке преобладали разные группы организмов – моллюски, полихеты, изоподы и другие ракообразные.

Таким образом, представленные данные свидетельствуют о широком пищевом спектре *N. melanostomus* в водах Юго-Восточной Балтики, что обусловлено разнообразием абиотических условий, с одной стороны, и низкой специализированностью вида к каким-либо определённым пищевым объектам, с другой.

Заключение

Спектр питания *N. melanostomus* на исследованной акватории включает бентосные и нектобентосные организмы размером от 0.2 до 28.0 мм. Видовой состав жертв бычка-кругляка скорее всего связан с их доступностью для питания в том или ином месте. Поскольку бычок в прибрежной части вод предпочитает биотопы с различными укрытиями – крупными камнями, галькой и т. п., в его пищевом спектре велика доля жертв, обитающих на этих подводных объектах, а именно организмов-обрастателей – балянусов, мшанок, гидроидов. Если организмы-обрастатели по какой-то причине отсутствуют (например, в биотопе не оптимальны абиотические условия среды), бычок переключается на другие виды жертв: моллюсков, свободноживущих ракообразных, личинок насекомых и другие группы пищевых организмов. Спектр питания бычка-кругляка связан с размерами рыбы: крупные особи потребляют более крупные жертвы. В целом, вид *N. melanostomus* реализует пищевую стратегию, когда в пищу используются все организмы, доступные территориально и по размерам, что очевидно в том числе обусловило широкую экспансию этого вида.

Благодарности

Авторы признательны польским коллегам Р. Корниюву и А. Дргасу (Ryszard Kornijuw, Aleksander Drgas, Институт морского рыболовства, Гдыня, Польша) за предоставленные для исследования экземпляры *N. melanostomus*, собранные в экспериментальных боксах, и коллегам Ю.Ю. Полуниной и Н.С. Молчановой (АО ИО РАН) за помощь в определении организмов в пищевом комке бычка-кругляка.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания бюджетной темы ИО РАН № 0128-2021-0007.

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

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 929–1381.
- Бониславская М., Таньский А. и др. Особенности эмбрионального развития бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas (Gobiidae) в пресной воде. // Вопр. ихтиологии. 2014. Том 54. № 5. С. 591–598.
- Географический атлас Калининградской области / Гл. ред. В.В. Орлёнок. Калининград: Изд-во КГУ, 2002. 276 с.
- Дубравин В.Ф. Эволюции гидрометеорологических полей в Балтийском море. Калининград: АО ИО РАН, Изд-во Капрос, 2014. 438 с.
- Ильин Б.С. Бычок-кругляк // Промысловые рыбы СССР. М.: ВНИРО, 1949. С. 642–644.
- Инструкция по производству биологических работ и первичной обработке материала на судах Запробпромышленности. Калининград: Запробпромышленность, 1977. 200 с.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Питание бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas (Gobiidae, Perciformes) в двух Волжских водохранилищах // Вопр. ихтиологии. 2012а. Том 52. № 3. С. 381–385.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Изменчивость питания бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas (Gobiidae, Perciformes) в Саратовском водохранилище // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2012б. № 3/1(94). С. 186–191.
- Кодухова Ю.В., Боровикова Е.А., Ежова Е.Е., Гушин А.В. Особенности морфологии бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) Юго-Восточной Балтики // Региональная экология. 2017. № 3 (49). С. 7–16.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Милованов А.И. Биологическая характеристика бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas (Gobiidae, Perciformes) Керченского пролива и сопредельных прибрежных вод Чёрного моря // Труды ЮГНИРО. 2013. Т. 51. С. 36–39.
- Москалькова К.И. Экологические и морфо-физиологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях антропогенного загрязнения водоёмов // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 5. С. 615–621.
- Сказина М.А., Гагарина А.В., Генельт-Яновский Е.А., Католикова М.В., Стрелков П.П. Идентификация чистопородных мидий *Mytilus edulis* L. и *M. trossulus* Gould и их гибридов в гибридных зонах // Материалы XVIII научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПб.: ЗИН РАН; Изд-во КопиСервис, 2016. С. 54–67.

- Тылик К.В., Закревский Е.Д. Натурализация вселенца бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в Вислинском заливе Балтийского моря // Тез. докл. междунар. конф. «Инновации в науке и образовании – 2003». Калининград: Изд-во КГТУ, 2003. С. 39–40.
- Успенский А.А., Насека А.М. К изучению рыбного населения прибрежных мелководий российского сектора Финского залива // Региональная экология. 2014. № 1–2. С. 48–55.
- Фролова Л.А. Трофические особенности вида-вселенца бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Казанского гос. университета. Естественные науки. 2009. Т. 151. Кн. 2. С. 244–249.
- Хлебович В.В. Критическая солёность биологических процессов Л.: Наука, 1974. 236 с.
- Borowski W. The round goby in the Vistula Lagoon // Magazyn Przemysłu Rybackiego 1999. Vol. 4(12). P. 39.
- Corkum L.D., Sapota M.R., Skóra K.E. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean // Biol. Invasions. 2004. Vol. 6. P. 173–181. DOI: 10.1023/B:BINV.0000022136.43502.db
- Jude D., Janssen J., Crawford G. Ecology, distribution and impact of the newly introduced round and tubenose gobies on the biota of the St. Clair and Detroit Rivers // The Lake Huron Ecosystem: Ecology, Fisheries and Management / M. Munawar, T. Edsall, J. Leach (eds.). Amsterdam, the Netherlands: SPB Academic Publishing, 1995. P. 447–460.
- Kornis M.S., Mercado-Silva N., Vander Zanden M.J. Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications // J. Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 235–285. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.03157.x
- Kotta J., Nurkse K., Puntila R., Ojaveer H. Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in a regional sea // Estuarine, coastal and shelf science. 2016. Vol. 169. P. 12–24.
- Ojaveer H. The round goby *Neogobius melanostomus* is colonizing the NE Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1(1). P. 44–45.
- Shpilev H., Ojaveer E. Round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas) // E. Ojaveer, E. Pihu, T. Saat (eds.). Fishes of Estonia. Tallinn: Estonian Academy Publishers, 2003. P. 336–337.
- Skóra K.E., Rzeznik J. Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea) // J. Great Lakes Res. 2001. Vol. 27(3). P. 290–299.
- Skóra K.E., Stolarski J. New fish species in the Gulf of Gdańsk, *Neogobius* sp. [cf. *Neogobius melanostomus* (Pallas 1811)] // Bull. of the Sea Fisheries Institute. 1993. Vol. 1(128). P. 83–84.
- Sokołowska E., Fey D.P. Age and growth of the round goby *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdańsk several years after the invasion. Is the Baltic Sea a new Promised Land? // J. Fish Biol. 2011. Vol. 78. P. 1993–2009. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.02986.x
- Wiktor K. Makrozoobentos // Zatoka Pucka / K. Korzeniewski (ed.). Gdansk: Inst. Ocean. Univ., 1993. P. 442–454.

FEEDING OF THE INVASIVE ROUND GOBY *NEOGOBIUS MELANOSTOMUS* (PERCIFORMES: GOBIIDAE) IN THE SOUTH-EASTERN BALTIC

Guschin A.V.^{a,*}, Ezhova E.E.^a, Borovikova E.A.^b

^a Atlantic Branch of P.P.Shirshov Institute of Oceanology of the RAS, Kaliningrad 236022, Russia

^b I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, Yaroslavl obl. 152742, Russia

*e-mail: Poseidon-47@rambler.ru

The feeding of the Ponto-Caspian invasive round goby *Neogobius melanostomus* in the coastal zone of the Baltic Sea near the Curonian Spit, in the Vistula Lagoon and in the eastern part of the Gdansk Bay has been studied. The round goby in coastal waters prefers biotopes with various shelters - boulders, large pebbles, etc. In the diet of the round goby, there is a significant proportion of fouling organisms inhabiting these objects. If fouling organisms are absent for some reason, the goby switches to other types of prey: molluscs, free-living crustaceans, insect larvae and other groups of benthic and nektobenthic organisms. There is a connection between the food spectrum and the size of the round goby: large individuals consume larger prey. The round goby implements a food strategy, which consists in the fact that all organisms that are available territorially and in size are used for food. Such food plasticity is one of the reasons for the wide expansion of this species outside the native range.

Key words: round goby, *Neogobius melanostomus*, feeding, the South-Eastern Baltic, invasive species.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА ФАСОЛЕВОЙ ЗЕРНОВКИ *ACANTHOSCELIDES OBTECTUS* (INSECTA, COLEOPTERA, BRUCHIDAE)

© 2021 Каплин В.Г.

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

Поступила в редакцию 28.04.2021. После доработки 04.11.2021. Принята к публикации 17.11.2021

Представлен обзор литературы по экологии, биологии, распространению фасолевой зерновки (*Acanthoscelides obtectus*) и её основного кормового растения – фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*) в Северной и Южной Америке, Европе, Африке, Азии, Австралии и более детально в России; влиянию абиотических, биотических и антропогенных факторов на инвазионный процесс, фитосанитарное состояние посевов фасоли в России; о мерах по сдерживанию распространения инвайдера. Прослежены основные этапы инвазии зерновок из её первичного ареала в Южной Америке и на юге Северной Америки, рассмотрены векторы инвазии и причины, её обуславливающие. В России экономическая значимость фасолевой зерновки возросла с середины 1980-х гг., что совпало с потеплением климата, произошло расширение её распространения в восточном и северо-западном направлениях. В последние десятилетия XX в. она проникла в Смоленскую, на юг Тверской и в Томскую области. Увеличение объёмов производства фасоли в России, отсутствие её системной защиты от зерновки и дальнейшее потепление климата будут способствовать расширению ареала фасолевой зерновки на север в европейской части и на Урале до 57–58° с. ш., где условия летнего периода благоприятны для развития фасоли и зерновки. На восток возможно её распространение в Тыву, Бурятию, Забайкальский край, Амурскую обл., Еврейскую автономную обл., южную часть Хабаровского края. При введении строгого внутреннего карантина и системы защиты фасоли, препятствующей распространению зерновки с заражённым зерном фасоли, напротив, возможно сокращение ареала зерновки, с её исчезновением в Сибирском и Уральском округах, Башкортостане и Татарстане.

Ключевые слова: фасоль обыкновенная, *Acanthoscelides obtectus*, *Zabrotes subfasciatus*, жуки-вредители, космополит, пути и векторы инвазии, инвазионный процесс, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-54-76

Введение

Фасолевая зерновка *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831) – космополит, инвазионный для Европы и многих других регионов вид жуков, включённый в списки чужеродных видов России, Франции, Великобритании, Дании, Норвегии, Австрии, Германии, Чехии, Швейцарии, Польши, Испании, Словении, Хорватии, Румынии, Молдовы, Болгарии, Албании, Македонии, Эстонии, Латвии, Андорры, Кипра, Беларуси, Китая, Японии, Эквадора, Коста-Рики [Масляков, Ижевский, 2011; Мартынов, Никулина 2019; Global..., 2020]. Относится к опасным вредителям зерна фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) в полевых условиях и хранилищах во всех

регионах её возделывания и хранения. Вредят личинки, выедая содержимое зёрен. У повреждённых зёрен снижаются посевные, фитосанитарные и урожайные качества, они непригодны для питания, вследствие высокой загрязнённости экскрементами, изменения биохимического состава. В Колумбии повреждённость зерна фасоли фасолевой зерновкой при хранении составляет около 7%, в Бразилии – 13%, в Мексике и Центральной Америке – 35%, в Эфиопии – до 38% [Valensia et al., 1986; Abate, Ampofo et al., 1996].

По данным FAO, мировое производство сухой фасоли в 2014 г. превышало 26 млн тонн [FAOSTAT..., 2014], которую возделывают на площади около 29 млн га, в странах

Азии (44%), Северной и Южной Америки (35%), Африки (18%), в Австралии. Основной вектор инвазии *A. obtectus* – непреднамеренная интродукция при перевозке заражённых семян фасоли [Справочник..., 2019].

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

Материалы и методы

В основу работы положен сопряжённый анализ литературных сведений о экологии, биологии, динамике распространения, основных этапах и путях инвазии фасолевой зерновки; об исторических особенностях возделывания и распространения культурных форм её основного кормового растения – фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.); о влиянии изменений климата, абиотических, биотических и антропогенных факторов на распространение фасолевой зерновки. Дополнительные сведения о широте распространения (%) фасолевой зерновки в субъектах РФ получены на сайтах Домороста – Вредители [Вредители России, 2018]. Климатические показатели: температура, количество осадков, тип климата, – приведены по: [Климат: Российская Федерация..., 2021].

Сопряжённый анализ описанных данных позволил нам выделить основные типы развития и вредоносности фасолевой зерновки в полевых условиях и при хранении, а также создать карту современного распространения фасолевой зерновки в Российской Федерации с указанием обилия и вредоносности этого жука.

Результаты и обсуждение

Личинки *Acanthoscelides obtectus* развиваются в созревающих и зрелых семенах, главным образом, однолетних бобовых рода фасоль (*Phaseolus* L.): фасоли обыкновенной (*P. vulgaris* L.), многоцветковой (*P. coccineus* L.), остролистной (*P. acutifolius* A. Gray), лимской (*P. lunatus* L.), *P. ritensis* M.E. Jones, а также голубиногороха (*Cajanus cajan* (L.) Huth), нута (*Cicer arietinum* L.), сои (*Glycine max* (L.) Merr.), лобии (*Lablab purpureus* (L.) Sweet), душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.),

чечевицы (*Lens culinaris* Medik.), египетского гороха (*Sesbania sesban* (L.) Merr.), вики (*Vicia faba* L.), вигны борцелистной (*Vigna aconitifolia* (Jacq.)), маша (*Vigna radiata* (L.) Ohwi & H. Ohashi), коровьего гороха (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), бамбарского земляного ореха (*Vigna subterranean* (L.) Verdc.) и др. [Kingsolver, 2004; и др.]. Среди них к основным кормовым растениям фасолевой зерновки *A. obtectus* относится фасоль обыкновенная *P. vulgaris*, теплолюбивая культура короткого дня, требовательная к температуре и влажности воздуха и почвы. Прорастание её семян происходит при температуре около 12 °С, оптимальная температура развития 22–30 °С, цветёт через 4–6 недель после посева [Wortmann, 2006]. По географическому расположению возделывание фасоли доходит до 60–70° с. ш. и 85° ю. ш. Растение отличается продолжительной фазой цветения (от 15–20 до 30–35 дней, у вьющихся форм 30–100 суток и до заморозков) и плодоношения [Плетнева, 2019].

Становление современного ареала *A. obtectus* в значительной мере связано с происхождением и распространением *P. vulgaris*. Нативный ареал этого жука охватывает север Южной и юг Северной Америки, что совпадает с распространением дикорастущих форм *P. vulgaris*, встречающихся от Мексики до Северо-Западной Аргентины на высоте от 500 до 2000 м над ур. моря. Центр происхождения *A. obtectus* расположен в экваториальном поясе Южной Америки со слабо выраженными сезонными изменениями и круглогодичным плодоношением диких популяций его первичного кормового растения – фасоли обыкновенной. Это обусловило формирование у популяций *A. obtectus* поливольтинного годичного цикла развития без выраженной сезонной диапаузы. Обособление *A. obtectus* произошло в Андской Америке [Alvarez et al., 2005]. Поливольтинизм, отсутствие диапаузы и приспособленность к развитию в созревшем и зрелом зерне фасоли в полевых условиях способствовали переходу *A. obtectus* также к повреждению зерна фасоли в условиях хранения при благоприятных температурных условиях [Alvarez et al., 2006], широкому

распространению инвайдера с зерном фасоли и становлению его космополитного ареала.

Молекулярно-генетическими методами установлено, что дикорастущие популяции *P. vulgaris* относятся к двум генетическим центрам: мезоамериканскому и андскому, которые эволюционировали аллопатрически в условиях генетической изоляции, первичным из них считается андский центр. Молекулярно-генетические исследования фасоли обыкновенной в различных регионах её возделывания показали также, что она была доместигирована дважды и независимо в Андской Америке и в Мезоамерике, включающей Центральную Америку и южную Мексику [Gepts, Pava, 2002]. Мезоамериканский генофонд содержит четыре расы: Дуранго (D) (Центральная Мексика), Халиско (J) (Западная Мексика), Центральная Америка (M) и Гватемала (G), а андский генофонд включает три расы: Чили (C), Новая гранда (N) (Колумбия, Венесуэла, Панама и Эквадор) и Перу (P) [Veebe et al., 2001; Long et al., 2020].

По археологическим и генетическим данным, процесс доместикации фасоли начался около 7–8 тыс. лет назад [Mamidi et al., 2011]. Испанские и португальские исследователи завезли *P. vulgaris* в Европу в начале XVI в., а португальские торговцы, как полагают, затем привезли семена фасоли в Африку, где она распространилась от высокогорных районов Центральной Африки до остальной части континента [Wortmann, 2006]. Около 400 лет назад *P. vulgaris* была завезена из Европы в Азию [Casquero et al., 2006; Castro-Guerrero et al., 2016]. Установлено, что большинство европейских сортов фасоли обыкновенной (67%) имеют андское происхождение и что между европейскими регионами нет сильных различий в пропорциях генофондов фасоли из Анд и Мезоамерики [Angioi et al., 2010]. В настоящее время центры происхождения фасоли сформированы в Европе [Santalla et al., 2002; Angioi et al., 2010], Бразилии [Burl et al., 2010], Южной Африке [Asfaw et al., 2009] и в Китае [Zhang et al., 2008; Long et al., 2020].

Фасолевая зерновка *A. obtectus* развивается в полевых условиях, как правило, в одном, а в зернохранилищах при благоприятной температуре в нескольких поколениях в году, где

откладывает яйца, соответственно, на созревающие бобы и на зёрна группами до 5–6 яиц. Особенности развития жука сравнительно хорошо изучены, но отличаются противоречивыми данными по его развитию, особенно по числу поколений в полевых условиях, что обусловлено продолжительностью цветения и плодоношения фасоли. Сезонное развитие насекомого в полевых условиях наиболее объективно изучено в Молдавии на основании 6-летних круглогодичных исследований в 1994–1999 гг., где зерновка развивалась в одном поколении в полевых условиях и в 2–3 поколениях при хранении фасоли [Săpunaru et al., 2006]. В полевых условиях жук отличается растянутыми сроками прохождения стадий развития, связанными с метеоусловиями года и продолжительностью фенофаз фасоли. Перезимовавшие имаго появлялись в посевах фасоли в фазу бутонизации на цветках, по-видимому, для дополнительного питания с 1–15 июня по 15 июня – 28 июля, откладывали яйца на формирующиеся и созревающие бобы с 5–12 до 18–30 июля. В ряде литературных источников указывается, что имаго этой зерновки не питаются, что обусловлено, вероятно, их развитием также в неблагоприятный период года в зерне при хранении. В связи с продолжительным периодом активности и откладки яиц имаго плодовитость самки достигает 120 и более яиц. Отродившиеся личинки первого возраста с развитыми грудными ногами, проникают в бобы и внедряются внутрь зерна. Личинки 2–4-го возрастов безногие, в одном зерне обнаружены 1–26 личинок. В полевых условиях развитие личинок происходило с 10–17 до 22 июля – 23 августа, окукливание с 1–17 августа по 22 августа – 10 сентября, появление имаго – с 1–23 августа по 10 августа – 25 сентября. В целом, продолжительность развития яиц составила от 8–10 до 9–17 дней, личинок – от 17–20 до 21–32, куколок – от 10–13 до 15–16, имаго – от 13–15 до 16–25 дней, а всего поколения – от 49–66 до 58–74 дней [Săpunaru et al., 2006]. Очевидно, что в полевых условиях при такой продолжительности развития одного поколения в созревающих и зрелых семенах, мало вероятно развитие более одного поколения этого вредителя в период вегетации фа-

соли при одном её урожае в год. В полевых условиях жуки зимуют среди растительных остатков, в зёрнах, зрелых бобах, различных укрытиях; личинки – в зёрнах. Нижний порог развития яиц и личинок около 18 °С, куколок – 14 °С. Фасолевая зерновка весьма чувствительна к низким температурам воздуха и влажности воздуха. При 0 °С гибель личинок и куколок в семенах наступает через 30 дней; при –2 °С – через 25; при –4 °С – через 15 дней; при –12 °С и ниже – через сутки. Влажность воздуха ниже 10% и около 100% крайне неблагоприятна для жизнедеятельности вредителя [Шаврина, 1988; Рамкаева, 1998; Павлюшин, Лазарев, 2004]. Вредоносность личинок в хранилищах оценивают по количеству зёрен фасоли с отверстиями выхода имаго и числу отверстий на одном зерне. По числу отверстий на одном зерне их делят на 5 групп: 0, 1–3, 4–6, 7–10 и более 10. При этом всхожесть неповреждённых семян фасоли составляла 76–81%, повреждённых с 1–3 отверстиями – 22–25%, 4–6 – около 3%. Семена с 7–10 и более отверстиями были практически не всхожими [Ruedell et al., 1974].

Распространение фасолевой зерновки

Среди стран *Северной Америки* Канада отличается сравнительно суровыми природно-климатическими условиями, располагаясь в арктическом, субарктическом и умеренном поясах, в зонах арктических пустынь, тундры, лесотундры, тайги, смешанных лесов. На юго-западе небольшие площади занимают лесостепи и степи. Зерновую фасоль (*dry bean*) возделывают, главным образом, в провинциях Онтарио, Манитоба и Альберта при температуре воздуха в тёплый период года 18–22 °С и годовом количестве осадков более 400 мм на площади около 110 тыс. га и при годовом урожае около 220 тыс. тонн в основном на экспорт. В Канаде фасолевая зерновка развивается, главным образом, в сухом зерне фасоли при хранении. Однако отмечены её инвазии на сельскохозяйственных полях в степной и лесостепной зонах на юге Канады в провинциях Нью-Брансуик (*New Brunswick*), Квебек (*Québec*), Онтарио (*Ontario*), Саскачеван (*Saskatchewan*) и Британская Колумбия

(*British Columbia*) южнее 46° с. ш. [Beirne, 1971], вероятно, также в провинциях Манитоба (*Manitoba*) и Альберта (*Alberta*) [CABI, 2020a], при средней температуре воздуха в зимний период выше –12...–14 °С. В Канаде она была впервые обнаружена в Квебеке в 1919 г., в Онтарио в 1924 г. [Gibson, 1924], в Британской Колумбии в 1930 г., в Новой Шотландии в 1937 г. [McNay 1950, Majka, Langor 2011].

Более благоприятные условия для развития фасоли и распространения фасолевого зерновки характерны для США – одного из крупнейших производителей сухой фасоли, где её ежегодно возделывают на площади 0.6–0.7 млн га при годовом урожае около 1.2 млн тонн зерна, главным образом, в степной и лесостепной зонах, где данная зерновка относится к вредителям зерна фасоли в полевых условиях. Большая часть производимой фасоли экспортируется в другие страны [FAOSTAT, 2016]. Это послужило основным фактором широкого распространения в США описываемого вредителя, не обнаруженного лишь на Аляске и в штатах, расположенных преимущественно в Кордильерах Северной Америки (Вашингтон, Монтана, Северная Дакота, Айдахо, Вайоминг, Невада, Юта, Колорадо, Нью-Мексико). *A. obtectus* впервые был завезён в Калифорнию с фасолью испанскими миссионерами при основании первой миссии в Сан-Диего в 1769 г. [Essig, 1929].

Большая часть Мексики расположена в тропическом и субтропическом поясах и пересечена с севера на юг горными хребтами. Фасоль обыкновенную выращивают повсеместно, но, главным образом, в штатах центральной (Сакатекас, Дуранго, Синалоа, Сан-Луис-Потоси, Гуанахуато) и южной (Чьяпас) Мексики на площади около 0.9 млн га при ежегодном урожае около 1.1 млн тонн. В Мексике в посевах фасоли обыкновенной среди вредителей её созревающего и зрелого зерна в полевых условиях на высоте выше 1500 м над ур. моря преобладают зерновки *A. obtectus* и *Acanthoscelides obvelatus* Bridwell, 1942, а ниже 1500 м над ур. моря, где температура воздуха достигает 35 °С и выше – *Zabrotes subfasciatus* (Boheman, 1833). Это обусловлено тем, что при высокой тем-

пературе воздуха происходит стерилизация самцов *A. obtectus* [Huignard, Biemont, 1974]. *A. obvelatus* чаще встречался на больших высотах и в популяциях диких бобов, тогда как *A. obtectus* был более распространён на меньших высотах и в культурных посевах *P. vulgaris*. *A. obtectus* повреждает семена фасоли в полевых условиях и при хранении. *A. obvelatus* развивается только в полевых условиях и имеет моновольтинный годичный цикл с диапаузой имаго в неблагоприятный период года, его ареал ограничен Мексикой и Центральной Америкой. *A. obtectus* – космополит, его годичный цикл поливольтинный без диапаузы, в Мексике развивается в одном поколении в полевых условиях и продолжает развитие в зернохранилищах, где даёт ещё несколько поколений в зависимости от температурных условий хранения заражённого зерна [Alvarez et al., 2006]. Мексиканская бобовая зерновка *Z. subfasciatus* – известный вредитель зерна фасоли в зернохранилищах в Северной и Южной Америке, Африке и Азии [Савотиков, Сметник, 1995; САВИ, 2020b], не повреждает фасоль в полевых условиях [Jones, Mejia, 1999]. В Мексике её самки откладывают яйца на зёрна фасоли при хранении, а также в полевых условиях в фазу растрескивания бобов. В зернохранилищах самки *Z. subfasciatus* приклеивают яйца к семенной оболочке, тогда как яйца *A. obtectus* разбросаны между семенами. После вылупления личинки *Z. subfasciatus* непосредственно проникают в семена, где были отложены яйца, а личинки *A. obtectus* передвигаются в зерновой массе до 3–4 суток без дополнительного питания, прежде чем проникнуть в семя. Взрослые особи *Z. subfasciatus* меньше, чем у *A. obtectus*. Личинки *Z. subfasciatus* белые, тогда как у *A. obtectus* они грязно-белые или бледно-жёлтые. Самцы и самки *Z. subfasciatus* с половым диморфизмом, легко различимы, у самцов и самок *A. obtectus* нет внешних различий [Schoonhoven et al., 1986; Silim, 1994].

Мексика относится к одному из важных генетических центров происхождения и доместикации фасоли обыкновенной, начавшейся более 7 тыс. лет назад [Gentry, 1968], и распространения вредителя её зерна *A. obtectus*

на прилегающие территории Северной и Южной Америки. В частности, генетические исследования показали, что фасоль, возделываемая в Бразилии, относится к мексиканскому генетическому центру [Gepts, Papa, 2002]. *A. obtectus*, возможно, был завезён в Бразилию с фасолью из Мексики местными жителями.

В Южной Америке к главным производителям сухой фасоли относится Бразилия, занимающая 3-е место в мире после Индии и Мьянмы. Посевы зерновой фасоли занимают в Бразилии около 2.9 млн га, а её ежегодный урожай составляет около 3 млн тонн. В Аргентине производство сухой фасоли составляет около 340, Колумбии – 130, Перу – 72, Чили – 50, Боливии – около 17 тыс. тонн, а занимаемые ею площади, соответственно – около 420, 125, 76, 35 и 27 тыс. га. Её возделывают в зонах редколесий, саванн, лесостепей и степей в субтропическом, тропическом и субэкваториальном поясах. В субэкваториальных условиях Бразилии получают три урожая фасоли в год: в ноябре – феврале, марте – июне и зимний урожай в наиболее сухой период года в мае – сентябре. Наиболее высокий урожай – второй, а самый низкий – третий. Средняя температура воздуха в районах возделывания фасоли 19–23 °С, что благоприятно для возделывания этой культуры. Среди вредителей зерна фасоли в Южной Америке в Венесуэле, Бразилии, Эквадоре и Перу в полевых условиях и при хранении повсеместно распространена зерновка *A. obtectus*; преимущественно при хранении вредит также мексиканская бобовая зерновка *Z. subfasciatus*, в полевых условиях откладывает яйца в созревшие растрескивающиеся бобы. В полевых условиях *A. obtectus* встречается в более холодных местообитаниях, на больших относительных высотах и в более высоких широтах, а *Z. subfasciatus* – в более равнинных и жарких экваториальных районах [Schoonhoven, 1976]. В лабораторных экспериментах в Бразилии установлено, что при хранении зёрен фасоли самки *Z. subfasciatus* предпочитают откладывать яйца на те зёрна, которые повреждены личинками *A. obtectus* [Mallqui et al., 2013].

Таким образом, в Южной Америке зерновка *A. obtectus* распространялась по по-

лям фасоли *P. vulgaris* местным населением в процессе посева зёрен фасоли. Отмечено три основных пути: из северных Анд (первичного андского центра обособления фасолевой зерновки в естественных популяциях *P. vulgaris*) в Колумбию, Перу, Боливию, Аргентину, Чили; а также из Мексики на запад континента в Перу, и в центр и на восток – в Венесуэлу, Бразилию, что доказано молекулярно-генетическими исследованиями и происходило задолго до открытия Нового Света [Dixon, 2001]. Археологами в одной из пещер в Восточном Нагорье Центральной Бразилии обнаружены остатки зёрен фасоли, датированные 10 тыс. лет до н. э., и они оказались генетически близкими к фасоли из Южной Мексики [Prous et al., 1984]. На всей территории Южной Америки развитие *A. obtectus* протекает в полевых условиях и при хранении [Alvarez et al., 2005].

Европа. Фасолевая зерновка была впервые завезена в Европу после открытия Нового Света с семенами фасоли обыкновенной в 1506 г. [Alvarez et al., 2005]. Пути распространения *Phaseolus vulgaris* в Европу и через неё были очень сложными, с несколькими интродукциями из Нового Света, которые сочетались с прямым обменом между средиземноморскими и другими европейскими странами. Установлено, что большинство европейских сортов *P. vulgaris* (67%) имеют андское происхождение и что между европейскими регионами нет сильных различий в пропорциях генофондов Анд и Мезоамерики. Большинство сортов андского типа встречаются на Пиренейском полуострове (Испания, Португалия), в Италии, Центральной и Северной Европе, в то время как в Восточной и Юго-Восточной Европе увеличивается доля сортов мезоамериканского типа, имеющих мексиканские и бразильские корни [Angioi et al., 2010; Oliveira et al., 2013]. Фасолевая зерновка не была известна во Франции до конца XIX в., куда была завезена почти на 300 лет позже фасоли. В Италии она была впервые обнаружена в 1889 г., в Германии – в 1907 г. [Мартынов, Никулина, 2019]. Из Юго-Восточной Франции зерновка распространилась на большей части Европы и затем в Африку вместе с фасолью [Hagstrum, Subramanyam,

2009]. Современное производство сухой фасоли в Европе составляет около 1 млн тонн в год. Температуры, благоприятные для её развития в период вегетации, – 15–25 °С. Фасоль не возделывают лишь в Ирландии, Исландии, Норвегии, в северной и центральной части Великобритании, в Швеции и Финляндии. Посевы фасоли занимают наибольшие площади в южной Великобритании, Франции, Италии, Румынии, Испании и Польше.

В настоящее время *A. obtectus* распространён во всех странах Европы [Fauna Euroraеа, 2020]. В Украину (Харьковская обл.) завезён в 1946 г. предположительно из Грузии [Медведев, 1965]. Средняя температура января в Европе составляет от 10–11 °С (Португалия, Испания) до –10, реже до –15 °С (Швеция, Норвегия, Финляндия), средняя температура июля в Северной Европе 8–16 °С (Исландия, Ирландия, Норвегия, северная и центральная часть Великобритании, Швеции, Финляндии), на остальной части Европы 16–24 °С. Годовое количество осадков более 400 мм. Следовательно, большая часть Европы, за исключением Северной Европы, благоприятна для возделывания фасоли и развития фасолевой зерновки в полевых условиях и при хранении. Регистрируется с 1920-х гг. в Великобритании, главным образом, в Юго-Восточной Англии [Сох, 2013]. В Ирландии известна как вредитель семян фасоли при хранении [Hagstrum, Subramanyam, 2009]. Включена в список чужеродных видов в Норвегии [Alien species..., 2012]. В Европе потери зерна фасоли при хранении от этой зерновки составляют до 50–60% [Keszthelyi et al., 2018].

Вредитель зерна фасоли при хранении мексиканская бобовая зерновка *Z. subfasciatus* обнаружена на юге Европы в Испании, включая Канарские острова, во Франции, Италии, Греции, европейской части Турции [Fauna Euroraеа, 2020]. Карантинный объект для Польши, Болгарии, Молдовы, Румынии, Украины [Савотиков, Сметник, 1995].

Африка. Фасолевая зерновка *A. obtectus* распространена, преимущественно в Южной, Восточной и Северной Африке (в Южно-Африканской республике, Лесото, Эсватини, Зимбабве, Мозамбике, о. Маврикий, Малави,

Замбии, Танзании, Бурунди, Руанде, Кении, Уганде, Эфиопии, Судане, Египте, а также в Анголе, Демократической Республике Конго, Нигерии, Мавритании, Марокко, Алжире, Египте), на Мадагаскаре, где она развивается в полевых условиях и при хранении. В последние годы она стала обычной и в Эфиопии [Mesele et al., 2019]. Исторические особенности её появления и распространения в Африке практически не известны. Наиболее вероятно, что она была завезена на континент с зерном фасоли обыкновенной двумя путями: а) из Южной Америки и Европы в Западную и Южную Африку, б) из Европы – в Северную, Восточную и Центральную Африку. Особенности распространения вредителя в Африке в значительной мере связаны с возделыванием фасоли и использованием её в качестве продукта питания. В опытах в Египте *A. obtectus* лучше всего развивался на зерне фасоли обыкновенной, затем на коровьем горохе (cowpea) (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), бобе садовом (broad bean) (*Vicia faba* L.). Семена нута (*Cicer arietinum* L.) и чечевицы (*Lens culinaris* Medik.) оказались непригодными для развития этого жука [Naroz et al., 2019].

В большинстве регионов широкого возделывания фасоли в Африке, за исключением Северной Африки, её зерно при хранении повреждает также мексиканская бобовая зерновка *Zabrotes subfasciatus* (Южная Африка, Мадагаскар, Маврикий, Малави, Танзания, Кения, Уганда, Эфиопия, Нигерия, Гана) [CABI, 2020b].

Фасоль и фасолевая зерновка, вероятно, впервые были завезены на побережье Восточной Африки португальскими торговцами в XVI в. [Greenway, 1945] и позднее были доставлены вглубь континента арабскими работниками и суахильскими торговцами. Фасоль утвердилась в качестве пищевой культуры в Африке ещё до колониальной эры [Wortmann, Allen, 1994]. В Африке ежегодно засеваются около 4 млн га фасолью при её годовом урожае около 6.7 млн тонн [Wortmann et al., 1998]. В тропической Африке фасоль обыкновенную возделывают в условиях нагорий и плоскогорий на высоте 1200–2200 м над ур. моря, особенно в районах Великих

озёр Центральной Африки со средними температурами в течение вегетационного периода 15–23 °С и количеством осадков более 400 мм в течение сезона возделывания, что в значительной мере совпадает с оптимумом для развития фасолевого зерновки. Рост фасоли прекращается при температуре ниже 10 °С, а дневные температуры выше 35 °С неблагоприятны для её цветения. В широтах выше 10° *Phaseolus vulgaris* выращивают на небольших высотах в более прохладные месяцы, как правило, с орошением, где возделывание происходит в районах со средним количеством осадков менее 250 мм в течение вегетационного периода [Phaseolus..., 2020].

Африка относится к регионам с высоким разнообразием зародышевой плазмы *P. vulgaris*, относящейся к 708 описанным генотипам, формировавшимся на основе мезоамериканских и андских генофондов, с преобладанием последних. Андские генотипы фасоли наиболее полно представлены в Южной и Восточной Африке. Распределение мезоамериканских генотипов в Африке более сложное и нуждается в дополнительном исследовании [Raatz et al., 2019]. В частности, мезоамериканские генотипы преобладают в Эфиопии, в то время как в Кении к преобладающим относятся андские генотипы [Asfaw et al., 2009].

Азия. В 2018 г. производство сухой фасоли в странах Азии составило около 13.2 млн тонн, которую возделывают на площади около 14 млн га, из них в Индии – 6.2, Мьянме (Бирме) – 4.8, Китае – около 1.3 млн тонн. Фасоль также возделывают в Турции, Иране, Ираке, Израиле, Индонезии, Вьетнаме, Бангладеш, Пакистане, Камбодже, Таиланде, Японии, на Филиппинах, в Непале, Средней Азии.

Фасолевая зерновка *A. obtectus* в Азии (без учёта России) распространена в Индии, Мьянме, Таиланде, Малайзии, Вьетнаме, Японии, Корее, в Южном (провинции Юньнань, Гуйчжоу, Хайнань) и Восточном (провинции Шаньдун, Гиринь) Китае [Duan et al., 2017], Турции, Иране, Ираке, Израиле, Ливане, Сирии, Казахстане, Таджикистане, Узбекистане, Азербайджане, Армении, Грузии. *A. obtectus* входит в список карантинных

видов насекомых-вредителей, ограниченно распространённых в Китае [ZhaoChun et al., 2018]. В Монголии и Бангладеш отсутствует, включён в список карантинных видов [Перечень..., 2015; Ahmed et al., 2017]. Фасолевая зерновка была завезена на Окинаву (Япония) в 1951 г. [Takara, Azuma, 1971]. В Индии в районах возделывания фасоли обыкновенной встречается повсеместно, включая Гималаи, где обнаружена в полевых условиях с 2005 г. [Thakur, 2012]. В Армении развивается в полевых условиях и при хранении преимущественно на равнинах. В среднегорьях (1000–1500 м) со средней температурой января -10°C и ниже, июля $+20^{\circ}\text{C}$ отмечается не ежегодно в зависимости от метеоусловий года, а на высотах более 1500 м с неблагоприятными температурными условиями практически не встречается. Появление зерновки в посевах фасоли в горных условиях обычно происходит в начале – середине июля и только на полях, близко расположенных к местам хранения зерна этой культуры, заражённого вредителем [Карапетян, 1983]. Распространение фасолевого зерновки в посевах фасоли в Азии, с одной стороны, изучено недостаточно, с другой, многие посевы этой культуры ею ещё практически не освоены. В частности, в Китае, несмотря на высокое производство фасоли, занимающей значительные площади, описываемый вредитель распространён незначительно, преимущественно на юге и в приморских провинциях Восточного Китая. Он отсутствует в китайском центре происхождения мелкосемянной фасоли в Центральном Китае (провинция Чунцин) [Zhang et al., 2008; Long et al., 2020]. Практически отсутствует он также в Бангладеш, Монголии, Афганистане, почти нет данных о его распространении в Камбодже, Пакистане, Киргизии, где для развития жука имеются сравнительно благоприятные условия.

Мексиканская бобовая зерновка *Z. subfasciatus*, как и обыкновенная *A. obtectus*, наиболее широко распространена в Индии и Мьянме, где у этих вредителей зерна фасоли на Индостане и в Индокитае хорошо выражен азиатский мировой очаг их оптимального развития, откуда идёт их распространение на прилегающие территории. *Z. subfasciatus* изве-

стен как вредитель зерна фасоли при хранении также в Израиле и Ливане.

Австралия. В Австралии фасолевая зерновка распространена в юго-восточной части континента в районе Водораздельного хребта и прилежащих предгорий и возвышенностей (200–1000 м над ур. моря), вблизи крупных морских портов Сиднея, Мельбурна, Аделаиды, Порт-Линкольна, куда она была завезена с фасолью, а также Канберры в штатах Новый Южный Уэльс, Виктория, Южная Австралия и в северной Тасмании в южном субтропическом поясе, в зоне саванн и редколесий, со среднемесячной температурой января $16-24^{\circ}\text{C}$, июля $0-16^{\circ}\text{C}$ и годовым количеством осадков 250–1000 мм с плодородными обрабатываемыми землями и культурными пастбищами, наиболее благоприятными в Австралии для возделывания зернобобовых культур и развития фасолевого зерновки в полевых условиях. Среди зернобобовых культур в Австралии преобладают люпин, нут и вика, менее распространены голубиный горох, фасоль обыкновенная и многоцветковая. Указанные культуры, за исключением люпина, относятся к кормовым растениям фасолевого зерновки. Фасоль выращивают преимущественно в восточной части штата Квинсленд и на Тасмании на площади около 5.5 тыс. га при годовом урожае 27.8 тыс. тонн [Vegetable..., 2011]. Фасолевая зерновка в Квинсленде пока не обнаружена. *A. obtectus* в Австралии повреждает фасоль и другие зернобобовые в полевых условиях и при хранении и относится к её потенциальным вредителям. Жук известен также как вредитель запасов зерна фасоли при хранении в Новой Зеландии и Папуа – Новой Гвинее.

Мексиканская бобовая зерновка *Z. subfasciatus* в Австралии и Океании не обнаружена.

Россия. На территории бывшего СССР фасолевого зерновку впервые обнаружили в 1918–1920 гг. в Крыму, а в 1924 г. в Абхазии (Сухуми) [Васильев, 1934; Павлюшин, Лазарев, 2004]. Северная граница распространения доходит до 56° с. ш. Эпизодически встречается на юге Западной Сибири, есть указания о её находках в Восточной Сибири. В хранилищах встречается значительно севернее. На юге, в частности, на Черномор-

ском побережье Кавказа, в западном Предкавказье и в Крыму она обычна. Указана для Тульской, Рязанской, Белгородской, Липецкой, Ульяновской, Самарской, Ярославской областей, Татарстана, Башкортостана, Чувашии [Масляков, Ижевский, 2011; и др.]. До середины 1980-х гг. этот вредитель не отмечался севернее 52° с. ш. [Балашов и др., 1989].

На юге Томской обл. *A. obtectus* sporadически отмечается в посевах фасоли в последние 30 лет [Бабенко и др., 2009]. Основной вектор инвазии – случайная интродукция с заражённым посевным материалом и продовольственным зерном. Распространяется путём перелёта жуков, развивается на полях и в зерне в период его хранения. Первые имаго отмечены в период массового цветения культуры. В свежесобранных семенах отмечены личинки, заражённость семян составляла 20–22%. В период хранения семян при температуре 25 °С развивается 2–3 поколения зерновки, повреждённость семян составляет до 90%, в отдельных семенах до 20–25 отверстий после выхода из них имаго. Основным способом защиты семян от этого вредителя служит их промораживание при –15 °С в течение 2–3 суток, или хранение с октября по март при температуре 2–5 °С и относительной влажности воздуха ниже 8–10%.

Фасоль в России в настоящее время возделывают на площади около 4.5 тыс. га, при годовом урожае 7–8 тыс. тонн, что составляет всего около 25% потребности зерна этой культуры. Из них 58.7% зерна заготавливают в Северо-Кавказском, 24.4% – в Южном, 13% – в Центральном федеральных округах, около 3.9% – на юге Приволжского, Уральско-го и Сибирского округов [Зернобобовые..., 2017]. Широко распространено выращивание фасоли населением на небольших индивидуальных участках и хранение её зерна в домашних условиях.

К основным факторам, которые ограничивают распространение фасолевой зерновки в России в полевых условиях, относятся среднемесячная температура наиболее холодного месяца года (чаще января), а также температурные условия и количество осадков в период вегетации фасоли. *A. obtectus* – теплолюбивый вид и не перезимовывает в полевых

условиях при температуре ниже –11...–12 °С. Нижний порог развития насекомого в зерне фасоли составляет около 18 °С. Для фасоли и фасолевой зерновки в полевых условиях при отсутствии орошения сумма осадков в мае – сентябре должна превышать 200–250 мм.

На основе указанных ограничивающих факторов для Российской Федерации нами впервые выделены следующие основные типы развития зерновки и вредоносности в полевых условиях и при хранении: 1) средняя температура воздуха в январе существенно выше –11...–12 °С, июля – более 18 °С, а сумма осадков в период вегетации фасоли более 250 мм обеспечивают оптимальные условия для развития фасоли и ее урожайности, а также для развития и вредоносности зерновки в полевых условиях и при хранении; 2) полевые условия для зимовки вредителя неблагоприятные: температура января ниже –11...–12 °С. Однако летние условия с температурой воздуха выше 18 °С благоприятны для откладки яиц и развития личинок жука в зёрнах фасоли, которое успешно заканчивается при хранении повреждённого зерна. В полевых условиях личинки и имаго, оставшиеся с осени в бобах и осыпавшемся зерне, зимой погибают. Вредоносность снижается, но она может быть существенной при значительной численности жуков, успешно перезимовавших в ближайших к посевам хранилищах заражённого зерна; 3) условия для перезимовки неблагоприятные. Средние температуры воздуха в период вегетации ниже 18 °С, что препятствует заражению и развитию вредителя. Последнее возможно лишь локально в более тёплых микроклиматических условиях. Вредоносность зерновки низкая и отмечается sporadически; 4) условия для зимовки и развития вредителя в период вегетации культуры неблагоприятные, вредит только в условиях хранения и распространяется с повреждённым зерном при несоблюдении правил внешнего и внутреннего карантина.

Данные по биологическим особенностям вредителя, литературные сведения по его распространённости в полевых условиях и при хранении, возделыванию фасоли, а также метеоданные по гидротермическим условиям послужили нам основой для составления

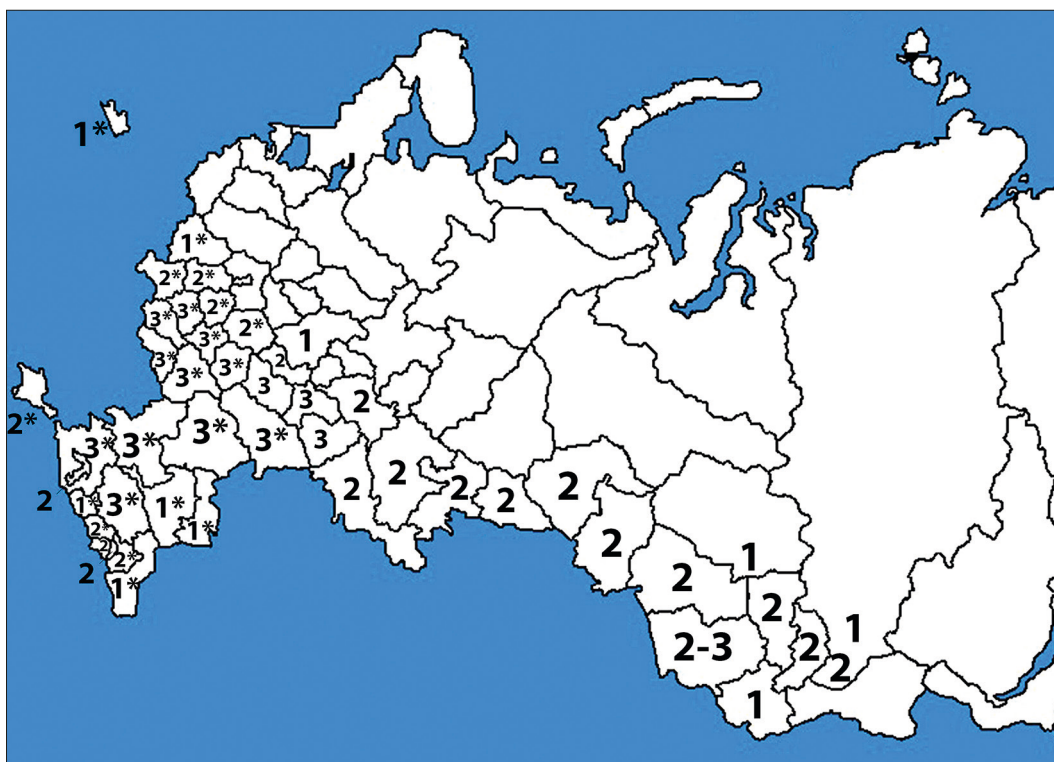


Рис. Современное распространение фасолевой зерновки (*Acanthoscelides obtectus*) в субъектах Российской Федерации. Обилие и вредоносность зерновки: 1 – незначительные, 2 – средние, 3 – высокие. Цифры со звездочкой – зимовка имаго в полевых условиях и при хранении, без звездочки – зимовка имаго только при хранении. Без цифр и на востоке РФ зерновка отсутствует, за исключением Приморского края, где её обилие и вредоносность – 1.

карты по обилию и вредоносности фасолевой зерновки в России (рисунок).

В **Северо-Западном** федеральном округе природные условия неблагоприятны для возделывания фасоли и распространения фасолевой зерновки, где она повреждает зерно фасоли лишь при его хранении. Исключение составляет самая западная Калининградская обл., где вредитель отмечен в юго-восточном Нестеровском районе.

В **Центральном** федеральном округе фасолевая зерновка не зарегистрирована в северо-восточных областях округа (Костромская, Ярославская, Ивановская, Владимирская области) со среднемесячной температурой января около $-11\text{ }^{\circ}\text{C}$, однако среднемесячная температура июля в них выше $18\text{ }^{\circ}\text{C}$, что благоприятно для откладки яиц и развития личинки в полевых условиях. Иными словами, в указанных областях в полевых условиях потенциально возможно заражение фасоли зерновкой, поскольку имаго этих жуков могут проникать на поля из прилежащих к посевам хранилищ с заражённым зерном.

Сходные неблагоприятные условия для этого вида складываются также в Тверской и Московской областях. В Смоленской обл. фасолевая зерновка обнаружена в двух районах. В остальных областях Центрального округа численность и вредоносность её нарастают с севера на юг от Брянской и Калужской областей к Воронежской обл. и с востока на запад от Рязанской обл. к Курской и Белгородской областям. В них, особенно в годы с тёплой зимой и с высоким снежным покровом возможна зимовка имаго в полевых условиях, а гидротермические условия летних месяцев благоприятны для развития яиц и личинок. В настоящее время в Центральном округе северная граница распространения и развития насекомого проходит по 54° с. ш. Если в начале XXI в. северная граница ареала в Центральном округе проходила по Тульской и Рязанской областям [Берим, 2014], то в настоящее время она сдвинулась к северу и проходит по Смоленской и Калужской областям.

В **Южном** федеральном округе Калмыкия расположена в степной, сухостепной, по-

лупустынной и пустынной, а Астраханская обл. – преимущественно в полупустынной и пустынной зонах. В этих регионах возделывание фасоли возможно лишь в условиях орошения на незначительной площади, что резко ограничивает распространение фасолевого зерновки, занимающей менее 10% площади возделываемых земель. Сравнительно засушливые условия свойственны также для Волгоградской обл., где лишь в её северо-западной части в зонах лесостепи и разнотравно-злаковых степей складываются благоприятные по увлажнению условия для возделывания фасоли и развития зерновки. В остальных субъектах этого округа условия для развития *A. obtectus* в поле и при хранении благоприятные, и его вредоносность значительная, особенно в Ростовской обл. и в Краснодарском крае [Анцупова, 1999].

В **Северо-Кавказском** федеральном округе фасолевая зерновка распространена во всех субъектах, где наиболее вредоносна в равнинных и предгорных условиях в Ставропольском крае, Чеченской республике, Северной Осетии (Ардонский район), Кабардино-Балкарии (Баксанский район). Менее распространена в Ингушетии, Карачаево-Черкесии и засушливом Дагестане (Кумторкалинский район).

Среди субъектов **Приволжского** федерального округа неблагоприятные природные условия для возделывания фасоли и развития её вредителя характерны для Пермского края, Кировской обл., Удмуртии и Марий Эл, расположенных преимущественно в зонах тайги и хвойно-широколиственных лесов, где в природных условиях зерновка не зарегистрирована и повреждение ею фасоли возможно лишь при хранении. В других субъектах Приволжского округа гидротермические условия летнего периода благоприятны для развития яиц и личинок *A. obtectus* в полевых условиях. Однако в Чувашии, Башкортостане, южной части Татарстана и в Оренбургской обл. среднемесячные температуры января составляют $-13...-15$ °С, что ниже порога, при котором успешная зимовка вредителя возможна лишь в заражённом зерне при его хранении. Среди них фасолевая зерновка не зарегистрирована лишь в

Чувашии, а в Оренбургской обл. количество осадков в летние месяцы невелико (около 170 мм), что сдерживает развитие здесь личинок этого жука. В южной части Нижегородской обл., Мордовии, Пензенской, Ульяновской, Самарской и Саратовской областях среднемесячная температура января выше -13 °С, и поэтому зимовка имаго в полевых условиях в этих регионах возможна в отдельные годы с тёплой зимой и высоким снежным покровом. Лишь в наиболее тёплой Саратовской обл. со среднемесячной температурой января выше -10 °С зимовка вредителя в полевых условиях возможна практически ежегодно. В среднем численность и вредоносность фасолевого зерновки в Приволжском федеральном округе нарастает с севера на юг и с востока на запад. Северная граница распространения её в этом округе проходит по $54-55^{\circ}$ с. ш.

Среди субъектов **Уральского** округа фасолевая зерновка зарегистрирована в полевых условиях в Тюменской, Челябинской и Курганской областях, где среднемесячная температура воздуха в январе составляет $-14...-18$ °С и зимовка вредителя возможна лишь в зерне при его хранении. Среднемесячная температура воздуха в июле около 19 °С, что благоприятно для развития *A. obtectus*. Значительная численность и вредоносность этого насекомого в Курганской обл. отмечается в Мокроусовском, Кетовском, Мишкинском районах, на юге Тюменской обл. (Ишимский район).

В субъектах **Сибирского** федерального округа фасолевая зерновка не обнаружена в Иркутской обл. и в Туве. В субъектах округа, где она распространена, средняя температура воздуха в январе составляет $-14...-19$ °С, зимует вредитель только в заражённом зерне в хранилищах. Средняя температура июля $19-20$ °С, что благоприятно для развития яиц и личинок жука и возделывания фасоли. Наибольшая численность и вредоносность зерновки отмечены в Алтайском крае (Заринский, Завьяловский районы), Омской обл. (Кормиловский, Москаленский районы), в Пропьевском районе Кемеровской обл., на юге Красноярского края (Канск). Снижается её распространённость в Хакасии, Республике Алтай, Новосибирской обл., на юге Том-

ской обл. (Северск). Северная граница её распространения в Уральском и Сибирском округах проходит по 55–56° с. ш., восточная – по 95° в. д.

В *Дальневосточном* округе *A. obtectus* практически отсутствует, известен лишь с юга Приморского края. Потенциально возможно его распространение на юге Хабаровского края, Амурской обл., в Еврейской автономной обл. [Лукьянович, Тер-Минасян, 1957].

Мексиканская бобовая зерновка *Z. subfasciatus* в России – объект внешнего карантина. Её живые и мёртвые жуки неоднократно завозились в черноморские порты Краснодарского края с зерном фасоли из Эфиопии. Мёртвые жуки обнаружены также карантинной службой в Калужской обл. в зерне фасоли из Эфиопии и в Карелии в зерне фасоли из Киргизии.

Факторы, влияющие на распространение фасолевой зерновки

На распространение вида в России оказывают влияние абиотические, биотические и антропогенные факторы.

Абиотические факторы. Среди абиотических факторов на развитие фасолевой зерновки оказывают влияние климат и погодные условия. Это теплолюбивый вид тропического происхождения, и на него большое влияние оказывают температура и влажность среды обитания.

Этот вид предпочитает тёплый климат, причем наиболее благоприятные температуры составляют 27–29 °С для взрослых особей, 24–27 °С для личинок и 22–26 °С для куколок. Нижний порог развития яиц и личинок около 18 °С, куколок – 14 °С. При 0 °С гибель личинок и куколок в семенах наступает через 30 дней; при –2 °С – через 25; при –4 °С – через 15; при –12 °С и ниже – через сутки. Жуки, находящиеся вне зёрен фасоли, при воздействии отрицательной температуры воздуха полностью погибали: при 0...–2 °С – через 15 суток, при –4 °С – на 10-е сутки, при –12...–18 °С – через 1–2 дня. В полевых условиях на юге России развитие эмбриона продолжается в течение 6–11, личинки – 18–36, куколки – 8–29

дней, весь цикл развития одного поколения в июле – августе заканчивается за 34–42 дня и в сентябре – октябре за 46–53 дня [Вредители..., 1974; Шаврина, 1988; Рамкаева, 1998; Павлушин, Лазарев, 2004, 2005; и др.]. В полевых условиях в Молдавии продолжительность развития яиц составила 8–17 дней, личинок – 17–32, куколки – 10–16, имаго – 13–25 дней, а всего поколения – 49–74 дня [Săpunaru et al., 2006]. Влажность воздуха ниже 10% и около 100% крайне неблагоприятна для жизнедеятельности вредителя. В условиях хранения заражённого зерна фасоли личинки развиваются при температуре между 15 и 35 °С. Оптимальная температура для развития личинок 29 °С. При температуре 29 °С развитие личинки завершается через 32 дня, 18 °С – 92 дня, 32 °С – 36 дней. При температуре 25 °С смертность личинок составляла 58%. При 11 °С и ниже развития личинок не происходит, их развитие тормозится очень высокой и низкой влажностью. Личинки внутри зерна полностью погибают при 54 °С в течение 30 мин. Взрослые особи активно летают днём при температуре 21 °С и выше. Эмбриональное развитие длится от 3 до 15 дней, развитие личинки – 23–24 дня, куколки – от 12 до 25 дней. При 30 °С и 70% относительной влажности воздуха цикл развития от яйца до имаго составляет 28 дней, при более низкой температуре до 100–110 дней [Arbogast, 1991]. Для нормального развития личинок необходимо, чтобы за период вегетации фасоли выпадало более 200–250 мм осадков, или нужно орошение её посевов. В полевых условиях жуки зимуют среди растительных остатков, в зёрнах, зрелых бобах, различных укрытиях; личинки – в зёрнах. Нижний порог для перезимовки *A. obtectus* при мощности снежного покрова менее 50 см составляет около –11 °, более 50 см – до –14 °С.

Расширение ареала фасолевой зерновки в России в значительной мере связано также с общим потеплением климата, темпы которого превышают средние по земному шару. Средняя скорость роста среднегодовой температуры на территории России в 1976–2018 гг. составила около 0.5 °/10 лет [Доклад..., 2020]. При этом зима становится теплее, что благоприятно для развития и распростране-

ния зерновки. В лесостепи Самарской обл. распространённость вида составляет 100%, среднегодовая температура воздуха по наблюдениям с 1936 г. по 2020 г. сравнительно равномерно увеличилась с 4.0 до 6.6 °С, наиболее резко в последние 5 лет. Среднемесячная температура января составляла –13.6 ° в 1936–1975 гг., –11.1 ° в 1976–1985 гг. и –9.9 °С в 1986–2020 гг. Иными словами, если в 1936–1975 гг. она была заметно ниже температурного порога (–11.0 °С) для успешной зимовки фасоловой зерновки в полевых условиях, то в последние годы она была на 1.1 °С выше этого порога, что способствовало перезимовке насекомого в полевых условиях. При этом в 1936–1975 гг. доля количества лет со среднемесячной температурой января выше порога зимовки зерновки составляла в среднем около 25%, а в последующие годы – около 70%. Кроме того, в 1936–1975 гг. мощность снежного покрова, выпавшего в январе, была меньше 50 см в 70–100% лет, что ухудшало условия зимовки. В последующие годы мощность снежного покрова, напротив, увеличивалась, когда количество лет с толщиной снега в январе выше 50 см составляло 50–90%, что благоприятно сказалось на перезимовке вредителя. Температура воздуха летних месяцев (июнь – август) была выше порога для откладки яиц и развития личинок зерновки (18.0 °С) и составляла, соответственно в эти месяцы 18.2–22.6 °С. Средняя сумма осадков в период вегетации фасоли и развития зерновки в полевых условиях (июнь – сентябрь) была выше их порога (200–250 мм) во все годы наблюдений, однако количество засушливых лет с суммой осадков менее 200 мм составило в 1936–2015 гг. 20–40%, в 2016–2020 гг. 50%. Таким образом, если в лесостепи Самарской обл. в 1936–1975 гг. развитие *A. obtectus* в полевых условиях проходило преимущественно с зимовкой в зернохранилищах, то в последующие годы также и в полевых условиях. Это способствовало увеличению численности и вредоносности вида.

На юге Красноярского края в лесостепной зоне распространённость фасоловой зерновки вблизи восточной границы её ареала (Канск) составляет 4–5%. Среднегодовая температура воздуха по наблюдениям в 1948–2020 гг.

в Канске увеличивалась с –0.6...–0.8 °С в 1948–1981 гг. до –0.1...+0.4 ° в 1982–2012 гг. и до +1.1 °С в 2013–2020 гг. Во все годы наблюдений среднегодовая температура декабря была –14...–19 °С, января –19...–21 °С, что ниже температурного порога для перезимовки зерновки, тем более что высота выпавшего снега в наиболее холодные месяцы была незначительной и в сумме составляла в декабре и январе менее 50 см, и лишь в отдельные годы она незначительно превышала эти показатели (1945, 1953, 1977 гг.). Среднемесячные температуры июля в годы исследований менялись незначительно и составляли 19–22 °С с максимумом в 2003–2012 гг., что превышало нижний порог развития фасоловой зерновки (18 °С). Лишь в отдельные годы среднемесячная температура воздуха в июле была несколько ниже 18 °С и составляла 16.6–17.4 °С (1954, 1981, 1982–1984, 1988, 2000, 2011 гг.). Сумма осадков в период вегетации фасоли и развития фасоловой зерновки в полевых условиях в 1936–1958 гг. составляла в среднем 221–259 мм, в 1959–1979 гг. – около 190 мм, 1989–1989 гг. – 228 мм, в 1990–2020 – 251–273 мм. Иными словами, количество осадков в 1959–1979 гг. было недостаточным для успешного развития фасоли и её вредителя. Таким образом, в лесостепи Красноярского края также наблюдается потепление климата, но значительно меньше выраженное, по сравнению с лесостепью Самарской обл., приведшее к незначительному улучшению развития фасоловой зерновки, недостаточному для заметного нарастания её численности и вредоносности. Во все годы наблюдений зимовка *A. obtectus* была возможна лишь в зернохранилищах, откуда происходило её распространение на прилегающие посевы фасоли.

На юге Томской обл. в лесостепной зоне распространённость фасоловой зерновки составляет около 7%, среднегодовая температура воздуха по наблюдениям в 1874–2020 гг. (Томск) увеличивалась от –0.9...–1.4 °С в 1874–1892 гг. до –0.1...–0.6 °С в 1893–1972 гг., +0.2...0.7 °С в 1973–1992 гг. и +0.8...1.8 °С в 1993–2020 гг., что свидетельствует о резком потеплении климата в последние 30 лет. Во все годы наблюдений

среднегодовая температура декабря составляла $-12...-20$ °C, а января $-15...-20$ °C, что ниже температурного порога для перезимовки зерновки ($-11...-14$ °C). Высота выпавшего снега в наиболее холодные месяцы была незначительной и в сумме составляла в декабре и январе менее 50 см лишь в 1882–1890 гг. (в среднем 31 см) и в 1935–1951 гг. (в среднем 32 см). В остальные годы она была выше 50 см и достигала в среднем в 1891–1934 гг. 85 см; в 1952–1954 гг. 71 см, 1956–1975 гг. 72 см, 1977–2005 гг. 82 см, в 2007–2020 гг. 92–95 см. В этот период лишь в отдельные годы высота снежного покрова в зимние месяцы составляла менее 50 см (1955, 1968, 2012 гг.). При этом мощность выпавшего снега в декабре в 1882–1970, 1981–2010 гг. составляла 53–62%, в 1971–1990 гг. 48% и в 2011–2020 гг. 38% от его общей мощности в декабре и январе. В связи с высокой мощностью снежного покрова нижний порог перезимовки фасолевого зерновки увеличился примерно до -14 °C в 1891–2010 гг. и $-15...-16$ °C в 2011–2020 гг. Средняя температура воздуха в июле была ниже порога для откладки яиц и развития личинок зерновки (18.0 °C) в 1903–1913 и в 1934–1942 гг. (17.5 °C), в остальные годы она была сравнительно благоприятной для развития фасоли и её вредителя и составляла 18–19 °C, не различаясь достоверно по годовым периодам. Сумма осадков в период вегетации фасоли и развития *A. obtectus* в полевых условиях составляла в среднем в 1881–1890 гг. 249 мм, в 1941–1950 гг. 382 мм, в остальные годы 280–331 мм, что было достаточно для их успешного развития. Таким образом, в лесостепи Томской обл. также наблюдается потепление климата, выразившееся в возрастании среднегодовой температуры воздуха, при увеличении мощности снежного покрова в зимний период, приведшее к улучшению условий перезимовки фасолевого зерновки.

Биотические факторы. Среди биотических факторов на численность и распространение *A. obtectus* оказывают влияние прежде всего устойчивость сортов фасоли к зерновке и её взаимоотношения с хищниками.

Использование в растениеводстве устойчивых сортов фасоли в значительной мере препятствует распространению фасолевого

зерновки. К важной биологической особенности вредителя относится то, что в полевых условиях самки откладывают яйца на бобы фасоли в очень короткий период перед уборкой урожая и повреждают зерно в значительной мере в период его хранения, это определяет необходимость оценки устойчивости зерна фасоли к зерновке при хранении. Абсолютно или высоко устойчивые сорта фасоли обыкновенной среди сортов, возделываемых в России и других странах, практически отсутствуют. В Румынии при сравнительном изучении устойчивости к зерновке 7 сортов фасоли выявлено, что количество повреждённых зёрен при хранении составляло 14–47%, количество выходных отверстий отродившихся жуков 2.0–3.2, масса повреждённых зёрен по сравнению с неповреждёнными уменьшалась на 3.6–47.5% [Porca et al., 2002]. Семена ранних сортов фасоли в полевых условиях повреждаются личинками зерновки больше, чем поздних. Развитие её личинок продолжается и завершается при хранении зерна, что определяет более высокую повреждённость зерна ранних сортов и вредоносность зерновки при хранении. Сорта с более мелкими семенами также повреждаются меньше, чем с крупными. В частности, в Томской обл. на более поздних стадиях хранения численность личинок у сорта Журавушка с мелким зерном составляла 0.7, а сорта Бийчанка с более крупным зерном – 3.0 экз./зерно [Бабенко и др., 2009]. Если в полевых условиях самки откладывают яйца на створки бобов, то при хранении они не прикрепляют их к семенам, а свободно разбрасывают в зерновой массе, и личинки свободно передвигаются от семени к семени в поисках подходящих для заражения семян [Moss, Credland, 1994]. Между тем, высокая устойчивость зерна фасоли обыкновенной к фасолевого зерновке широко известна в естественных популяциях фасоли, произрастающих в Южной Америке и на юге Северной Америки в Мексике. Среди генотипов *P. vulgaris* андоамериканского и мезоамериканского происхождения, исследованных в лаборатории в Бразилии на устойчивость к *A. obtectus*, генотипы Arc.1, Arc.2, Arc.1S, Arc.5S и Arc.3S были идентифицированы как резистентные к антибиозису против *A.*

obtectus. Самый низкий процент бобов с повреждёнными зёрнами был обнаружен в генотипах Arc.1 и Arc.1S, и их устойчивость к повреждению была, по-видимому, морфологической (антисенотической), поскольку они обладали структурами, предотвращающими контакт между личинками и зёрнами. Устойчивые к зерновке генотипы рекомендованы к практическому использованию в селекции культурных сортов фасоли [Baldin et al., 2017]. Выраженность резистентности к *A. obtectus* у сортов фасоли обусловлена наличием у них фитогемагглютининов, ингибиторов протеаз и альфа-амилазы, а особенно разновидностей белка арселина, снижающих жизнеспособность личинок зерновки [Baldin, Lara, 2018].

В экваториальных и тропических условиях зерно *P. vulgaris* обычно повреждается одновременно двумя вредителями *Acanthoscelides obtectus* и *Zabrotes subfasciatus*. В Восточной Африке общая повреждённость зерна фасоли их личинками составляет от 20% у сравнительно устойчивых сортов до 88% у высокочувствительных сортов, при снижении массы заражённого зерна от 3 до 29% [Sibakwe, Donga, 2015]. В Уганде среди 45 исследованных генотипов *P. vulgaris* ни один не проявлял резистентности ни к одному из указанных видов зерновок, все генотипы фасоли поддерживали развитие, размножение и питание зерновок, что привело к значительному снижению всхожести семян, связанной с размерами семян и количеством на них выходных отверстий. Всхожесть мелких семян, имевших до двух отверстий, снижалась на 7%, а аналогичных крупных семян – на 25% [Ebinu et al., 2016].

Среди энтомофагов на личинках фасолевой зерновки паразитируют перепончатокрылые (Hymenoptera): *Anisopteromalus calandrae* Howard, *Pteromalus cerealellae* (Ashmead) (Pteromalidae), *Bracon vesticida* Viereck, *Stenocorse bruchivora* (Crawford), *Triaspis thoracicus* (Curtis) (Braconidae), *Chryseida bennetti* Burks, *Eurytoma bruchophaga* Blanchard (Eurytomidae), *Torymus atheatus* Grissell (Torymidae); на личинках и куколках – *Dinarmus basalis* (Rondani), *Theocolax elegans* Westwood (Pteromalidae); на личинках,

куколках и имаго – паразитические нематоды *Steinernema feltiae* Filipjev (Steinernematidae) [CABI, 2020a]. Среди них *Anisopteromalus calandrae*, *Pteromalus cerealellae* и *Theocolax elegans* – известные паразиты личинок фасолевой зерновки и других жуков – вредителей зерна при хранении (амбарного, рисового и других долгоносиков, зернового и хлебного точильщиков, табачного жука, капюшонников, кожеедов). Паразиты личинок фасолевой зерновки в России практически не изучены. Среди них отмечается лишь один широко распространенный вид *Dinarmus basalis* (= *D. laticeps* (Ash.)).

По исследованиям в Колумбии в 1986 г. в период сбора урожая, семена 90% созревающих бобов фасоли в полевых условиях перед уборкой были повреждены личинками *Acanthoscelides obtectus*, около 18% которых были заражены паразитом *Horismenus ashmeadii* (Dalla Torre) (Hymenoptera: Eulophidae). При хранении зерна за 16 недель были получены два поколения зерновки, однако их личинки не были заражены *H. ashmeadii*. Иными словами, *H. ashmeadii* существенно снижает численность фасолевой зерновки в полевых условиях, но не может служить агентом послеуборочного контроля [Schmale et al., 2002]. В этих же условиях в Колумбии сразу после уборки урожая выпускали по 5 самок и 5 самцов паразита *Dinarmus basalis* (Rond.) на 1 кг зерна фасоли с личинками *A. obtectus* младших возрастов. Через 16 недель хранения зерна эффективность *D. basalis* против них составила 88–97%. При этом паразиты не заражали личинок *A. obtectus* старших возрастов после сбора урожая. Иными словами, чем раньше собран урожай зерна фасоли с личинками зерновки младших возрастов, тем выше эффективность *D. basalis* против них, при последующем хранении зерна, что необходимо учитывать при биологической защите зерна фасоли [Schmale et al., 2006].

Хищные клещи *Blattisocius tarsalis* Berlese (Acari: Ascidae) и *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae), питающиеся яйцами *A. obtectus*, сокращают численность его популяции более чем на 60% как в полевых, так и в складских условиях при хранении зерна. Личиночные паразиты *Anisopteromalus*

calandrae Howard и *Lariophagus distinguendus* Förster (Hymenoptera: Pteromalidae) были умеренно эффективны при подавлении популяций *A. obtectus*, снижая численность личинок зерновки на 34–38%, но при сочетании *A. calandrae* с клещом *B. tarsalis* наблюдалось снижение популяции зерновки на 81%, по сравнению с контролем [Iturralde-García et al., 2020].

Таким образом, в предуборочный период урожая фасоли против личинок фасолевой зерновки в полевых условиях наиболее эффективен личиночный паразит *Horismenus ashmeadii*; при хранении заражённого зерновкой зерна фасоли – личиночный паразит *Dinarmus basalis*, особенно при более раннем сборе урожая, и сочетание питающегося яйцами зерновки хищного клеща *Blattisocius tarsalis* и личиночного паразита *Anisoptermalus calandrae*, что необходимо учитывать при биологической защите зерна фасоли от *A. obtectus*.

Антропогенные факторы. В России в настоящее время фасоль возделывают на крайне небольшой площади около 4.5 тыс. га, при годовом урожае 7–8 тыс. тонн, что составляет всего около 25% потребности зерна этой культуры. Более широкое распространение получило выращивание фасоли в качестве овощной культуры на небольших индивидуальных участках (дачах и огородах) и хранение её зерна в домашних условиях при температурах и влажности воздуха, благоприятных для развития и распространения фасолевой зерновки. В распространении многих вредителей большое значение имеют карантинные санитарные мероприятия. В России карантинные объекты разделены на три группы. В первую группу включены карантинные вредители, болезни и сорные растения, не встречающиеся в стране; во вторую – ограниченно встречающиеся в России; в третью – регулируемые некарантинные вредные организмы. Однако ни в одну из этих групп фасолевая зерновка не входит. В 2010–2015 гг. Россия в среднем импортировала 21.9 тыс. тонн фасоли из Кыргызстана, Эфиопии, Китая, Мьянмы, Перу, Мадагаскара, Узбекистана, Аргентины, Венгрии, Вьетнама, США [Зернобобовые..., 2017]. Среди них *A. obtectus*

отсутствует лишь в Китае (ограниченно распространённый карантинный вид). Из других указанных стран, а также из Казахстана, Таджикистана, Азербайджана, Армении частными лицами она вполне может быть завезена в Россию с зерном фасоли, не говоря уже о внутренних перевозках заражённой зерновкой фасоли из южных регионов в более северные. Опасный инвазионный вид *A. obtectus* в связи с перспективой увеличения площадей посевов и объёмов производства зерновой фасоли в России должен быть включён в список 3 – регулируемых некарантинных видов, обязательных к досмотру при передвижении подкарантинных объектов растительного происхождения, тем более, что фасоль уже досматривается в связи с объектом внешнего карантина *Z. subfasciatus*. Хранение заражённых зерновкой семян фасоли в хранилищах и их последующий посев, а также транспортировка и посев заражённого посевного материала – важный фактор распространения и поддержания численности популяций зерновки в России, особенно в более северных районах с неблагоприятными полевыми условиями для её зимовки. Не допускается посев семян фасоли заражённых зерновкой.

Меры сдерживания распространения фасолевой зерновки. Дачникам и фермерам в защите фасоли от фасолевой зерновки рекомендуется хранение незаражённой фасоли при 11 °С, когда развитие личинок в зёрнах не происходит. При заражении семян необходимо его охлаждение до –2 °С в течение 2 недель, когда происходит полная гибель личинок в зёрнах и существенно не снижается всхожесть семян. При +54 °С личинки внутри зерна полностью погибают в течение 30 мин, но при этом такие семена теряют всхожесть. Среди экологически безопасных средств защиты семян фасоли у фермеров широкое распространение получило применение инсектицидных растений и их масел против жуков зерновки. Эффективность спиртового (96%) экстракта сухих надземных органов руты душистой (*Ruta graveolens* L.) в соотношении 5:1 против отродившихся жуков через 2 дня составляет 87–92%, а через 7 дней – 96–100% [Rojht et al., 2012]; измельчённых сухих листьев *Crassocephalum crepidioides*

(Benth.) S. Moore – 82.5%, нима *Azadirachta indica* A. Juss. – 100% [Rugumamu, 2014]; смеси листьев и семян ятрофы (*Jatropha curcas* (L.)) и чеснока (*Allium sativum* (L.)) – около 99% [Tegegne, 2017]. Во Франции высокую эффективность против жуков зерновки проявили измельчённые листья губоцветных, особенно тимьяна ползучего *Thymus serpyllum* (L.) Kuntze [Regnault-Roger, Hamraoui, 1993]. Обработка семян фасоли маслами нуги (*Guizotia abyssinica* (L.f.) Cass.), касторовым (*Ricinus communis* L.), арахисовым (*Arachis hypogaea* L.), перца (*Capsicum annum* L.), тэфрозии (*Tephrosia vogelii* Hook.f.), лантаны (*Lantana camara* L.), рапса (*Brassica napus* L.) в дозе 3–4 мл/кг фасоли способствовала гибели 100% жуков в течение 4 дней [Alemaeyehu, Getu, 2017]. К сожалению, в России эффективность инсектицидных растений против фасолевого жука не изучена. Тем не менее, на современном этапе, по аналогии с другими насекомыми-вредителями зерна, в производственных условиях при защите семян и продовольственного зерна фасоли от *A. obtectus* в хранилищах может быть рекомендована фумигация зерна Фосфином или Магтоксеном с соблюдением регламентов, указанных в Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов против насекомых-вредителей запасов.

Выводы

1. Нативный ареал фасолевого жука (*Acanthoscelides obtectus*) охватывает север Южной и юг Северной Америки, что совпадает с распространением дикорастущих форм её основного кормового растения фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*). Здесь, в экваториальном поясе Америки, сезонные изменения среды слабо выражены, что привело к формированию у этого насекомого поливольтинного годичного цикла без выраженной сезонной диапаузы и развитием в созревающем и зрелом зерне фасоли обыкновенной, что наблюдается как в полевых условиях, так и при хранении. Это способствовало широкому распространению инвайдера с зерном фасоли и становлению у него космополитного ареала, берущего начало от двух

генетических центров: мезоамериканского и андского, первичным из них считается андский центр.

2. Распространение *A. obtectus* связано с domestikацией фасоли, начавшейся около 7–8 тыс. лет назад в Южной и Центральной Америке, откуда она была завезена в Европу в начале XVI в., затем в Африку, и около 400 лет назад из Европы в Азию. В Северной Америке в Канаде *A. obtectus* был впервые обнаружен в Квебеке в 1919 г., Онтарио в 1924 г., Британской Колумбии в 1930 г., Новой Шотландии в 1937 г. В США он был завезён в Калифорнию с фасолью испанскими миссионерами в Сан-Диего в 1769 г. Кроме европейского источника инвазии вида, его распространение в США происходило с фасолью из Мексики. В Южной Америке распространение *A. obtectus* в посевах фасоли *P. vulgaris* происходило с семенами местным населением. В одной из пещер в Бразилии обнаружены остатки зёрен фасоли, датируемые 10 тыс. лет до н. э. На всей территории Южной Америки развитие *A. obtectus* протекает в полевых условиях и при хранении.

3. Фасолевая зерновка была впервые завезена в Европу с семенами фасоли обыкновенной в 1506 г. Пути распространения *P. vulgaris* в Европу и через неё сочетались с интродукциями из Нового Света и прямым обменом между европейскими и средиземноморскими странами соседних континентов. *A. obtectus* известен во Франции с конца XIX в. В Италии впервые обнаружен в 1889 г., в Германии – в 1907 г. В Украину (Харьковская обл.) завезён в 1946 г. предположительно из Грузии. В настоящее время вид распространён во всех странах Европы.

4. Фасолевая зерновка была завезена в Восточную Африку с зерном фасоли обыкновенной португальскими торговцами в XVI в. и позднее вглубь континента арабскими работниками, где распространена преимущественно в Южной, Восточной и Северной Африке, на Мадагаскаре. В Азии она распространена в Индии, Мьянме, Таиланде, Малайзии, Вьетнаме, Японии, Корее, Китае, Турции, Иране, Ираке, Израиле, Ливане, Сирии, Казахстане, Средней Азии. В Японии впервые зарегистрирована на Окинаве в 1951 г.

В Австралии распространена в юго-восточной части континента вблизи крупных морских портов. Она известна также как вредитель запасов зерна фасоли при хранении в Новой Зеландии и Папуа – Новой Гвинее.

5. В России в **Северо-Западном** федеральном округе, за исключением Калининградской обл., *A. obtectus* повреждает зерно фасоли лишь при его хранении. В большинстве субъектов **Центрального** округа условия для развития и зимовки вредителя в полевых условиях сравнительно благоприятны, за исключением северных и северо-восточных областей. В остальных областях Центрального округа численность и вредоносность зерновки нарастают с севера на юг от Брянской и Калужской областей к Воронежской обл. и с востока на запад от Рязанской обл. к Курской и Белгородской областям. В настоящее время в Центральном округе северная граница распространения и развития вида проходит по 54° с. ш. В **Южном** федеральном округе в Калмыкии, Астраханской обл. и на значительной части Волгоградской обл. развитие данного насекомого возможно лишь в условиях орошения. В остальных субъектах этого округа и во всех субъектах **Северо-Кавказского** округа полевые условия для развития и зимовки *A. obtectus* благоприятные, его вредоносность значительная в Ростовской обл., Краснодарском и Ставропольском краях. Численность и вредоносность вида в **Приволжском** федеральном округе нарастает с севера на юг и с востока на запад. Северная граница его распространения проходит по 54–55° с. ш. В **Уральском** округе фасоловая зерновка зарегистрирована в полевых условиях в Тюменской, Челябинской и Курганской областях, где её зимовка возможна лишь в зерне при его хранении. Среди субъектов **Сибирского** округа вид не обнаружен в Иркутской обл. и в Туве. Наибольшая численность и вредоносность его отмечены в Алтайском крае, Омской, Кемеровской областях, на юге Красноярского края (Канск). Снижается распространённость вида в Хакасии, Республике Алтай, Новосибирской обл., на юге Томской обл. (Северск). В Томской обл. он спорадически встречается лишь в последние 30 лет. Северная граница распространения в

Уральском и Сибирском округах проходит по 55–56° с. ш., восточная – по 95° в. д. В **Дальневосточном** округе *A. obtectus* практически отсутствует, известен лишь с юга Приморского края. Потенциально возможно его распространение на юге Хабаровского края, Амурской обл., в Еврейской автономной обл.

6. Среди абиотических факторов на развитие фасоловой зерновки наибольшее влияние оказывают температура и влажность среды обитания. Нижний порог развития яиц и личинок – около 18 °С, куколок – 14 °С. Влажность воздуха ниже 10% и около 100% крайне неблагоприятны для жизнедеятельности вредителя. В период хранения заражённого зерна фасоли при 11 °С и ниже развитие личинок не происходит, тормозится оно также очень высокой и низкой влажностью. Для нормального развития личинок необходимо количество осадков в период вегетации фасоли более 200–250 мм, или орошение её посевов. Нижний температурный порог для перезимовки *A. obtectus* при мощности снежного покрова в зимний период менее 50 см составляет около –11 °С, более 50 см – до –14 °С. Расширение ареала фасоловой зерновки в России в значительной мере связано также с общим потеплением климата. Зима становится теплее, что благоприятно для развития и распространения вида. В лесостепи Самарской обл. в 1936–1975 гг. развитие насекомого в полевых условиях проходило преимущественно с зимовкой в зернохранилищах, в последующие годы в связи с потеплением оно успешно зимует также в полевых условиях, что способствует увеличению численности и вредоносности вида. Аналогичные изменения сезонного развития зерновки под влиянием потепления климата наблюдаются в лесостепи Красноярского края, Томской обл. В России оптимальные условия для её развития складываются в посевах фасоли в лесостепи, богато-разнотравно-злаковых и луговых степях на равнинах и в предгорьях европейской части.

7. Среди энтомофагов в предуборочный период урожая фасоли против личинок фасоловой зерновки в полевых условиях наиболее эффективен личиночный паразит *Horismenus ashmeadii*; при хранении заражённого зер-

новкой зерна фасоли – личиночный паразит *Dinarmus basalis*, особенно при более раннем сборе урожая, и сочетание питающегося яйцами зерновки хищного клеща *Blattisocius tarsalis* и личиночного паразита *Anisopteromalus calandrae*, что необходимо учитывать при биологической защите зерна фасоли от *A. obtectus*.

8. Среди мер сдерживания распространения фасолевого зерновки дачникам и фермерам в защите фасоли от неё рекомендуется хранение незаражённой фасоли при 11 °С и ниже, когда развитие личинок в зёрнах не происходит. При заражении семян необходимо их охлаждение до –2 °С в течение 2 недель, когда происходит полная гибель личинок в зёрнах и существенно не снижается всхожесть семян. При +54 °С личинки внутри зерна полностью погибают в течение 30 мин, но при этом такие семена теряют всхожесть. Среди экологически безопасных средств защиты семян фасоли от жуков зерновки у фермеров широкое распространение получило применение инсектицидных растений и их масел.

9. В производственных условиях при защите семян и продовольственного зерна фасоли от фасолевого зерновки в хранилищах рекомендуется фумигация зерна инсектицидами согласно регламентам Государственного каталога инсектицидов против насекомых-вредителей запасов.

10. Опасный инвазионный вид фасолевого зерновка в связи с перспективой увеличения площадей посевов и объёмов производства зерновой фасоли в России должен быть включён в список 3 – регулируемых некарантинных видов, обязательных к досмотру при передвижении подкарантинных объектов растительного происхождения.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 0665-2019-0014 Лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений «Инвентаризация, мониторинг и картирование биологического разнообразия в агроландшафтах и агроэкосистемах

с учётом меняющихся условий», № ААА-А-А16-116080510098-1.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Анцупова Т.Е. Биологическое обоснование защиты фасоли от вредителей в условиях Краснодарского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1999. 22 с.
- Бабенко А.С., Михайлова С.И., Николаева И.В. Устойчивость фасоли к фасолевого зерновке *Acanthoscelides obtectus* Say. (Coleoptera, Bruchidae) на северной границе ареала культуры // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2009. № 2. С. 13–17.
- Балашов Т.Н., Гужов Ю.Л., Балашова Н.Н. Селекция и семеноводство овощных бобовых культур. Кишинёв: Штиинца, 1989. 280 с.
- Берим М.Н. Вредители сельскохозяйственных культур. *Acanthoscelides obtectus* Say – Фасолевого зерновка // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран. 2008 // (www.agroatlas.ru). Проверено 10.01.2020.
- Васильев И.В. Фасолевого зерновка. Сухуми, Абхазия: Карантинный пункт Наркозема АССР, 1934. 12 с.
- Вредители России. Фасолевого зерновка (12%). 2018. (Электронный документ) // (https://domorost.ru/maps/country/rossiya/type/pest). Проверено 14.11.2021.
- Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: В 3 т. Том 2. Вредные членистоногие, позвоночные / Под общей ред. акад. В.П. Васильева. Киев: Урожай, 1974. С. 95–96.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет, 2020. 97 с.
- Зернобобовые России. М.: ФАО, 2017. 70 с.
- Карапетян А.П. Об экологии и вредоносности фасолевого зерновки *Acanthoscelides obtectus* (Say) в условиях Армянской ССР // Биологический журнал Армении. 1983. Т. 36. № 8. С. 647–651.
- Климат: Российская Федерация (база данных) // (https://Ru.Climate-Data.Org/азия/российская-федерация-136/). Проверено 20.10.2021.
- Лукьянович Ф.К., Тер-Минасян М.Е. Жуки-зерновки (Bruchidae) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 24, вып. 1. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1957. 211 с.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831). Фасолевого зерновка // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России

- / Сост. М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. С. 49–52.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительных насекомых в европейскую часть России: Монография. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Медведев С.И. О формировании антропогенных ареалов насекомых (преимущественно по материалам УССР) // Материалы Харьковского отд. географич. общества Союза ССР. Природные и трудовые ресурсы Левобережной Украины и их использование. Харьков, 1965. Вып. 2. С. 110–114.
- Павлюшин В.А., Лазарев А.М. Фасолевая зерновка и меры борьбы с ней // Зерновое хозяйство. 2004. № 8. С. 26–29.
- Павлюшин В.А., Лазарев А.М. Фасолевая зерновка // Защита и карантин растений. 2005. № 12. С. 34–35.
- Перечень карантинных для Монголии объектов для продукции растительного происхождения. 2015. С. 4–8 // (https://fsvps.gov.ru/fsvps-docs/ru/importExport/mongolia/files/phyto_requirements_new.pdf). Проверено 20.12.2020.
- Плетнева М.М. Оценка образцов фасоли обыкновенной по хозяйственно-ценным признакам и качеству зерна для селекции в южной лесостепи Западной Сибири: Дис. ... канд. биол. наук. Омск, 2019. 216 с.
- Рамкаева Г.Х. Особенности развития фасолевой зерновки // Известия Харьковского энтомологического общества. 1998. Т. 6, вып. 2. С. 139–142.
- Савотиков Ю.Ф., Сметник А.И. Справочник по вредителям, болезням растений и сорнякам, имеющим карантинное значение для территории Российской Федерации. Нижний Новгород: Арника, 1995. 231 с.
- Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России / Сост. М.Я. Орлова-Беньковская. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. 550 с.
- Шаврина Е.А. О влиянии температуры и влажности на численность фасолевой зерновки и поврежденность семян фасоли в условиях хранения // Бюллетень Всесоюзного института защиты растений. 1988. № 71. С. 34–36.
- Abate T., Ampofo J.K.O. Insect Pests of Beans in Africa: Their Ecology and Management // Annual Review of Entomology. 1996. Vol. 41. No. 1. P. 45–73. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000401>
- Ahmed H.U., Latif A., Hug F., Mia A.T., Ahmed S., Awal R. Quarantine Insect pests // In: Strengthening Phytosanitary Capacity in Bangladesh Project Plant Quarantine Wing Department of Agricultural Extension Khamarbari, Farmgate, Dhaka. 2017. P. 103–104.
- Alemayehu M., Getu E. Management of Bean bruchids (*Acanthoscelides obtectus* Say.) (Coleoptera: Bruchidae) using botanical oils in Western Amhara, Ethiopia // Journal of Stored Products and Postharvest Research. 2017. Vol. 8. No. 3. P. 31–39. <https://doi.org/10.5897/JSPPR2016.0229>.
- Alien species in Norway – with the Norwegian Black List. Norwegian Biodiversity Information Centre. 2012. 224 p.
- Alvarez N., Hossaert-McKey M., Rasplus J.-Y., McKey D., Mercier L., Soldati L., Aebi A., Shani T., Benrey B. Sibling species of bean bruchids: a morphological and phylogenetic study of *Acanthoscelides obtectus* Say and *Acanthoscelides obvelatus* Bridwell // Ecological entomology. 2006. Vol. 31. No. 6. P. 582–590.
- Alvarez N., McKey D., Hossaert-McKey M., Born C., Mercier L., Benrey B. Ancient and recent evolutionary history of the bruchid beetle, *Acanthoscelides obtectus* Say, a cosmopolitan pest of beans // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. No. 4. P. 1015–1024.
- Angioi S.A., Rau D., Attene G., Nanni L., Bellucci E., Logozzo G., Negri V., Spagnoletti Zeuli P.L., Papa R. Beans in Europe: origin and structure of the European landraces of *Phaseolus vulgaris* L. // Theoretical and Applied Genetics. 2010. Vol. 121. No. 5. P. 829–843.
- Arbogast R.T. Beetles: Coleoptera // In: Ecology and Management of Food-Industry Pests. FDA Technical Bulletin / Ed. J.R. Goham. Arlington: Association of Official Analytical Chemists, 1991. Vol. 4. P. 131–176.
- Asfaw A., Blair M.W., Almekinders C. Genetic diversity and population structure of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces from the East African highlands // Theoretical and Applied Genetics. 2009. Vol. 120. No. 1. P. 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1154-7>.
- Baldin E.L.L., Lara F.M. Resistance of stored bean varieties to *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae) // Insect Science. 2018. Vol. 15. Is. 4. P. 317–326.
- Baldin E.L.L., Lara F.M., Camargo R.S., Pannuti L.E.R. Characterization of resistance to the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* Say, 1831 (Coleoptera: Bruchidae) in common bean genotypes // Arthropod-Plant Interactions. 2017. Vol. 11. No. 6. P. 861–870. <http://dx.doi.org/10.1007/s11829-017-9540-6>
- Beebe S., Rengifo J., Gaitan E., Duque M.C., Tohme J. Diversity and origin of Andean landraces of common bean // Crop Science. 2001. Vol. 41. P. 854–862. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.413854x>
- Beirne B.P. Pest insects of annual crop plants in Canada. III, Coleoptera // Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1971. Vol. 78. P. 1–124.
- Burle M.L., Fonseca J.R., Kami J.A., Gepts P. Microsatellite diversity and genetic structure among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces in Brazil, a secondary center of diversity // Theoretical and Applied Genetics. 2010. Vol. 121. P. 801–813. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1350-5>.
- CABI. Invasive Species Compendium. *Acanthoscelides obtectus* (bean bruchid). 2020a. // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/2503>). Accessed on 10.01.2020.
- CABI. Invasive Species Compendium. *Zabrotes subfasciatus* (Mexican bean weevil). 2020b. // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/57289>). Accessed on 10.01.2020.
- Casquero P.A., Lema M., Santalla M. Performance of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Landraces from Spain in the Atlantic and Mediterranean Environments // Genetic Resources and Crop Evolution. 2006. Vol. 53. No. 5. P. 1021–1032. <https://doi.org/10.1007/s10722-004-7794-1>.
- Castro-Guerrero N.A., Isidra-Arellano M.C., Cozatl D.M., Valdés-López O. Common Bean: A Legume Model on the Rise for Unraveling Responses and Adaptations to Iron, Zinc, and Phosphate Deficiencies // Fron-

- tiers in Plant Science. 2016. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00600>.
- Cox M.L. *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Chrysomelidae: Bruchinae) in South Essex (VC 18) // *The Coleopterist*. 2013. Vol. 22. No. 3. P. 85.
- Dixon E.J. Human colonization of the Americas: Timing, technology, and process // *Quaternary Science Reviews*. 2001. Vol. 20. P. 277–299. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(00\)00116-5](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00116-5)
- Duan C., Zhu Z., Li W., Bao S., Xiaoming W. Genetic diversity and differentiation of *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Bruchidae) populations in China // *Agricultural and Forest Entomology*. 2017. Vol. 19. No. 2. P. 113–121. <https://doi.org/10.1111/afe.12187>.
- Ebinu J.A., Nsabiya V., Otim M., Nkalubo S.T., Ugen M., Agona A.J., Talwana H.L. Susceptibility to bruchids among common beans in Uganda // *African Crop Science Journal*. 2016. Vol. 24. No. 3. P. 289–303.
- Essig E.O. Origin of the Bean Weevil, *Mylabris obtectus* (Say) // *Journal of Economic Entomology*. 1929. Vol. 22. No. 6. P. 858–861. <https://doi.org/10.1093/jee/22.6.858a>
- FAOSTAT, FAO Statistics online database. Production/crops – beans dry, year 2014. Food and Agricultural Organization, 2016 // (<http://faostat3.fao.org/home/E>). Accessed February 2016.
- Fauna Europaea. *Acanthoscelides obtectus* Say, 1831 // Database. 2020 (Электронный ресурс) // (https://fauna-eu.org/cdm_dataportal/taxon/de49afed-1cba-4fe1-964c-a544e1eeaceb). Проверено 20.12.2020.
- Gentry H.S. Origin of the common bean *Phaseolus vulgaris*. *Economic Botany*. 1968. Vol. 23. P. 55–59.
- Gepts P., Papa R. Evolution during domestication // In: *Encyclopedia of Life Sciences*. London: Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group, 2002. Pdf version. P. 1–7. <https://doi:10.1038/npg.els.0003071>
- Gibson A. The bean weevil. *The Canadian Insect Pest Review*. 1924. No. 2. P. 14.
- Global Register of Introduced and Invasive Species, 2020 // (<https://www.gbif.org/ru/species/1047525>). Accessed on 14.12.2020.
- Greenway P. The origin of some East African food plants, III // *East African Agricultural Journal*. 1945. Vol. 10. P. 177–180.
- Hagstrum D.W., Subramanyam B. Stored-Product Insect Resource. Chapter 1. Species List. Department of Entomology, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA, 2009. P. 1–210 // (https://www.researchgate.net/publication/319253860_Stored-Product_Insect_Resource). https://fauna-eu.org/cdm_dataportal/taxon/de49afed-1cba-4fe1-964c-a544e1eeaceb. Accessed on 22.12.2020.
- Huignard J., Biemont J.C. Influence d'une augmentation de la température sur la capacité reproductrice de mâles chez la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* // *Annales de Zoologie Ecologie Animale*. 1974. No. 6. P. 561–574.
- Iturralde-García R.D., Castañé C., Wong-Corral F.J., Riudavets J. Biological control of *Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus* in stored dried beans // *BioControl*. 2020. Vol. 65. P. 693–701. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10048-5>.
- Jones A.L., Mejia D. PHASEOLUS BEANS: Post-harvest Operations. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1999. 25 p.
- Keszthelyi S., Bosnyákné Egri H., Horváth D., Csóka A., Kovács G., Donko T. Nutrient content restructuring and CT-measured density, volume attritions on damaged bean caused by *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Journal of Plant Protection Research*. 2018. Vol. 58. No. 1. P. 91–95. <https://doi.org/10.24425/119123>.
- Kingsolver J.M. Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta, Coleoptera) / United States Department of Agriculture // *Agricultural Research Service Technical Bulletin*. 2004. Vol. 1. No. 1912. 324 p.
- Long J., Zhang J., Zhang X., Wu J., Chen H., Wang P., Wang Q., Du C. Genetic Diversity of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Germplasm Resources in Chongqing, Evidenced by Morphological Characterization // *Frontiers in Genetics*. 2020. Vol. 11. P. 697. Published online 2020 Jul 8. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00697>. Accessed on 10.01.2021.
- MacNay C.G. Summary of important insect infestations, occurrences, and damage in Canada in 1950 // *Annual Report of the Entomological Society of Ontario*. 1950. Vol. 81. P. 106–125.
- Majka C., Langor D. The bean weevils (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) of Atlantic Canada // *Journal of the Acadian Entomological Society*. 2011. Vol. 7. P. 75–82.
- Mallqui K.S.V., Oliveira E., Guedes R.N.C. Competition between the bean weevils *Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus* in common beans // *Journal of Stored Products Research*. 2013. Vol. 55. P. 32–35. <https://doi.org/10.1016/j.jspr.2013.07.004>
- Mamidi S., Rossi M., Annam D., Moghaddam S., Lee R., Papa R., McClean P. Investigation of the domestication of common bean (*Phaseolus vulgaris*) using multilocus sequence data // *Functional Plant Biology*. 2011. Vol. 38. P. 953–967. <https://doi.org/10.1071/FP11124>.
- Mesele T., Dibaba K., Mendesil E. Farmers' Perceptions of Mexican Bean Weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Boheman), and Pest Management Practices in Southern Ethiopia // *Advances in Agriculture*. 2019. Vol. 2019. Article ID 8193818, 10 p. <https://doi.org/10.1155/2019/8193818>
- Moss C.J., Credland P.E. The measurement of resistance to *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae) in seeds of *Phaseolus vulgaris* L. // *Proceedings of the 6th International Working Conference on Stored-product Protection*. 1994. Vol. 1 P. 545–552.
- Naroz M.H., Ahmed S.S., Abdel-Aziz S.Y., Abdel-Shafy S. First Record of *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in Egypt: Development and Host Preference on Five Species of Legume Seeds // *The Coleopterists Bulletin*. 2019. Vol. 73. No. 3. P. 727–734. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-73.3.727>.
- Oliveira M.R.C., Corrêa A.S., Souza G.A., Guedes R.N.C., Oliveira L.O. Mesoamerican Origin and Pre- and Post-Columbian Expansions of the Ranges of *Acanthoscelides obtectus* Say, a Cosmopolitan Insect Pest of the Common Bean // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. No.7: e70039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070039>.

- Phaseolus vulgaris* – common bean (PROTA). Plant Resources of Tropical Africa // ([\(https://uses.plantnet-project.org/en/Phaseolus_vulgaris_-_common_bean_\(PROTA\)](https://uses.plantnet-project.org/en/Phaseolus_vulgaris_-_common_bean_(PROTA))) (23.12. 2020). Accessed on 11.01.2021.
- Porca M., Ghizdavu I., Oltean I., Bunescu H. Researches in artificial infestation condition and storage condition of some bean cultivars at bean weevil damage, *Acanthoscelides obtectus* Say. // Journal of Central European Agriculture. 2002. Vol. 4. No. 1. P. 31–38.
- Prous A., Junqueira P.A., Malta I.M. Arqueologia do alto médio São Francisco. Região de Januária e Montalvânia // Revista de Arqueologia. 1984. No. 2. P. 59–72.
- Raatz B., Mukankusi C., Lobaton J.D., Male A., Chisale V., Amsalu B., Fourie D., Mukamuhirwa F., Muimui K., Mutari B., Nchimbi-Msolla S., Nkalubo S., Tumsa K., Chirwa R., Maredia M.K., He C. Analyses of African common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm using a SNP fingerprinting platform: diversity, quality control and molecular breeding // Genetic Resources and Crop Evolution. 2019. Vol. 66. No. 3. P. 707–722. <https://doi.org/10.1007/s10722-019-00746-0>.
- Regnault-Roger C., Hamraoui A. Efficiency of plants from the South of France used as traditional protectants of *Phaseolus vulgaris* L. against its bruchid *Acanthoscelides obtectus* (Say) // Journal of Stored Products Research. 1993. Vol. 29. No. 3. P. 259–264.
- Rojht H., Košir I.J., Trdan S. Chemical analysis of three herbal extracts and observation of their activity against adults of *Acanthoscelides obtectus* and *Leptinotarsa decemlineata* using a video tracking system // Journal of Plant Diseases and Protection. 2012. Vol. 119. No. 2. P. 59–67
- Ruedell J., Link D., Federicci L.C. Germinação de sementes de feijão danificadas por larvas de *Acanthoscelides obtectus* (Say) // Revista do Centro de Ciências Rurais. 1974. Vol. 4. No. 4. P. 389–391.
- Rugumamu C.P. Potency of Traditional Insecticide Materials against Stored Bean Weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae) in Tanzania // Huria: Journal of the Open University of Tanzania. 2014. Vol. 16. C. 126–139.
- Santalla M., Rodiño A.P., De Ron A.M. Allozyme evidence supporting southwestern Europe as a secondary center of genetic diversity for common bean // Theoretical and Applied Genetics. 2002. Vol. 104. P. 934–944.
- Săpunaru T., Filipescu C., Georgescu T., Bild Y.-C. Bioecology and control of bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say.) // Cercetari Agronomice in Moldova. 2006. Vol. 39. P. 5–12.
- Schmale I., Wäckers F.L., Cardona C., Dorn S. Field Infestation of *Phaseolus vulgaris* by *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae), Parasitoid Abundance, and Consequences for Storage Pest Control // *Environmental Entomology*. 2002. Vol. 31. Is. 5. P. 859–863. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.5.859>
- Schmale I., Wäckers F.L., Cardona C., Dorn S. Biological control of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Col.: Bruchidae), by the native parasitoid *Dinarmus basalis* (Rondani) (Hym.: Pteromalidae) on small-scale farms in Colombia // Journal of Stored Products Research. 2006. Vol. 42. Is. 1. P. 31–41.
- Schoonhoven A.V. Pests of stored beans and their economic importance in Latin America. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, CO. 1976. 26 p.
- Schoonhoven A., Cardona C., Valencia C.A. Main Insect Pests of Stored Beans and Their Control: Study Guide. Ser. 04EB-05.03. Cali, Colombia: CIAT, 1986. 40 p.
- Sibakwe C.B., Donga T. Laboratory Assessment of the Levels of Resistance in Some Bean Varieties Infested with Bean Weevils (*Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus*) // International Journal of Plant & Soil Science. 2015. Vol. 4. No. 2. P.124–131.
- Silim M.N. An additional character for sexing the adults of the dried bean beetle *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae) // Journal of Stored Products Research. 1994. Vol. 30. No. 1. P. 61–63.
- Takara T., Azuma S. Alien insect pests in Okinawa // PL Prot. 1971. 25: 449–452 (In Japan).
- Tegegne B. (Ethiopia). Combination Effect of Different Insecticide Plants Against *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidea): Storage Pests of Common Bean (*Phaseolus vulgaris*) // Journal of Agricultural Science and Food Research. 2017. Vol. 8. Is. 4. P. 1–7. <https://doi.org/10.4172/2471-2728.1000192>.
- Thakur D.R. Taxonomy, Distribution and Pest Status of Indian Biotypes of *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) – A New Record // Pakistan Journal of Zoology, 2012. Vol. 44. No. 1. P. 189–195.
- Valencia G., Carlos A., Cardona Mejía, César, Schoonhoven, Aart van (eds.). Main insect pests of stored beans and their control. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia, 1986. 80 p.
- Vegetable Spotlight – Beans. Commodity_Report, 2011. 10 sl. // (https://ausveg.com.au/app/uploads/2017/05/Beans_Commodity_Report_July_2011.pdf). Accessed on 20.12.2020.
- Wortmann C. *Phaseolus vulgaris* L. (common Bean); Prota 1: Cereals and pulses/Céréales et légumes secs, 2006 // ([http://database.prota.org/PROTAhtml/Phaseolus_vulgaris_\(common_bean\)_En_.htm](http://database.prota.org/PROTAhtml/Phaseolus_vulgaris_(common_bean)_En_.htm)). Accessed on 14.12.2020.
- Wortmann C.S., Allen D.J. African bean production environments: their definition, characteristics and constraints. Network on Bean Research in Africa. Dar es Salaam, Tanzania, 1994. Occasional Paper Series No. 11.
- Wortmann C.S., Kirkby R.A., Eledu C.A., Allen D.J. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical, 1998. 133 p.
- Zhang X., Blair M.W., Wang S. Genetic diversity of Chinese common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces assessed with simple sequence repeat markers // Theoretical and Applied Genetics. 2008. Vol. 117. No. 4. P. 629–640. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0807-2>.
- ZhaoChun J., ZhongMing Z., Kun G., Jie Ying Y. Risk evaluation on invasion of *Acanthoscelides obtectus* in China // Guizhou Agricultural Sciences. 2018. Vol. 46. No. 1. P. 47–50. (In Chinese; abstract in English).

DISTRIBUTION AND BIOLOGY OF INVASIVE SPECIES OF BEAN BRUCHID *ACANTHOSCELIDES OBTECTUS* (INSECTA, COLEOPTERA, BRUCHIDAE)

© 2021 Kaplin V.G.

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

The review of literary sources on ecology, biology, distribution of bean bruchid (*Acanthoscelides obtectus*) and its main food plant – *Phaseolus vulgaris* in North and South America; Europe, Africa, Asia, Australia and more details in Russia; the influence of abiotic, biotic and anthropogenic factors on the invasive process, phytosanitary condition of common bean crops in Russia is presented. Some aspects of the invader management are shown. The main stages and areas of cultivation of common bean and invasion of bean bruchid from their primary habitat in South America and in the south of North America are traced; the vectors and reasons causing them are considered. In Russia, the economic importance of bean bruchid has increased since the mid-1980s, which coincided with the climate warming; there was an expansion of its distribution in the eastern and north-western directions. At the last decades of the 20th century, it had penetrated in Smolensk and in the south part of the Tver and the Tomsk regions. With the increase in production of beans in Russia, the lack of systemic protection from bean bruchid and further increase of climate warming will contribute to the extension of its range to the north in the European part of Russia and the Urals to 57–58° N. Lat., where the conditions of the summer period are favorable for development of common bean and bean bruchid. To the east, it may spread to Tyva, Buryatia, the Trans-Baikal territory, the Amur region, the Jewish Autonomous region, and the southern part of the Khabarovsk territory. With the introduction of strict internal quarantine and a system of protection of common bean from this pest, which prevents the spread of infected dry bean, on the contrary, it is possible to reduce the distribution range of the bean bruchid, with its disappearance in the Siberian, Ural districts, Bashkortostan and Tatarstan.

Key words: common bean, *Acanthoscelides obtectus*, *Zabrotes subfasciatus*, pest beetles, cosmopolitan, invasion pathways and vectors, invasion process, naturalization.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОЮЗНОГО КОРоеДА *IPS AMITINUS* (EICHNOFF, 1872) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2021 Керчев И.А.^{а, *}, Кривец С.А.^{а, **}, Бисирова Э.М.^{а, b, ***}, Смирнов Н.А.^{а, ****}

^а Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск 634055, Россия

^б Томский филиал Всероссийского центра карантина растений, Томск 634069, Россия

e-mail: *ivankerchev@gmail.ru, **krivec_sa@mail.ru, ***bissirovaem@mail.ru, **** niknov918@gmail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2021. После доработки 14.10.2021. Принята к публикации 08.11.2021.

Представлены данные о распространении на территории Западной Сибири нового инвазионного стволового вредителя европейского происхождения – союзного короеда *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Чужеродный вид отмечен в кедровых лесах Томской, Кемеровской и Новосибирской областей. Общая площадь инвазионного ареала в регионе составляет более 30 тыс. км² и имеет тенденцию дальнейшего расширения. Короед массово заселяет припоселковые кедровники, образуя очаги размножения и нанося большой вред особо охраняемым природным объектам, ценным орехово-промысловым и генетико-селекционным насаждениям сосны сибирской кедровой *Pinus sibirica* Du Tour.

Ключевые слова: союзный короед, *Ips amitinus*, инвазия, Западная Сибирь.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-77-84

Введение

Во многих странах чужеродные насекомые-дендрофаги являются серьезной угрозой естественным лесам, лесным плантациям и лесной промышленности [Beaver, 2013; Cutajar & Mifsud, 2017; Vannini et al., 2017].

Союзный короед *Ips amitinus* Eichh. – представитель фауны центрально-европейских горных хвойных лесов, к настоящему времени широко распространившийся во многих странах Европы [Cognato, 2015], до сих пор редко упоминался как вредоносный вид. В качестве очага массового размножения *I. amitinus*, из наиболее значимых, до недавнего времени указаны лишь 25 га насаждений сосны кедровой европейской *Pinus cembra* L. в альпийском регионе Словении [Jurc & Vojović, 2004]. Союзного короеда неоднократно обнаруживали карантинные службы на импортируемой древесине и упаковочных материалах в Норвегии [Økland & Skarpaas, 2008], Швеции [Lindelöw, 2013], США и Новой Зеландии [Naack, 2001; Brockhoff et al., 2006]. Тем не менее, репутация *I. amitinus* как фонового спутника более агрессивного вредителя еловых лесов – короеда-типографа *Ips typographus* (L.) – послужила основанием

для исключения союзного короеда в 1996 г. комиссией Европейско-средиземноморской организации по защите растений (ЕОЗР) из перечня вредных организмов, рекомендованных в качестве карантинных видов, нуждающихся в регуляции распространения [Jeger et al., 2017].

В России союзный короед является обычным, хотя и не массовым видом в северо-западных регионах (в Калининградской, Псковской, Ленинградской, Новгородской, Мурманской и Архангельской областях, Республике Карелия), куда он проник в результате расширения естественного ареала во второй половине XX – начале XXI в. [Mandelstam, 1999; Voolma et al., 2004; Щербачев и др., 2013; Мандельштам, Мусолин, 2016; Økland et al., 2019; Мандельштам, Селиховкин, 2020].

В 2019 г. союзный короед впервые идентифицирован на юго-востоке Западной Сибири, где повреждал деревья новой для него кормовой породы – сосны сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour) [Kerchev et al., 2019]. Инвазионные популяции *I. amitinus* характеризуются высокой численностью и вредоносностью. Площадь выявленных очагов его

массового размножения в 2019 г. составила 237 га в Томской обл. и 1033 га в Кемеровской обл. Принятые меры по ограничению распространения инвайдера не были эффективными, и экспансия нового вселенца в кедровых лесах региона продолжается. В конце 2020 г. площадь очагов размножения *I. amitinus* оценивалась уже в 1207.47 га в Томской и 1232.4 га в Кемеровской обл., и имеет реальную перспективу дальнейшего увеличения.

В настоящей работе приведены данные о распространении союзного короеда во вторичном ареале в Западной Сибири, полученные в первые годы выявления его проникновения в сибирские леса, с целью организации мониторинга инвазионного процесса нового агрессивного дендрофага.

Материалы и методы

Сведения о распространении союзного короеда в Западной Сибири получены в ходе экспедиционных исследований авторов в 2019–2020 гг. в кедровых насаждениях Томской обл. Для выяснения распространения *I. amitinus* в Кемеровской обл. использованы данные, полученные при определении насекомых, отловленных в ловушки с феромонами вершинного короеда *Ips acuminatus* (Gyll.) и короеда-типографа *I. typographus*, применяемые в 2020 г. Российским центром защиты леса для массового сбора жуков *I. amitinus* в поврежденных инвайдером лесах Яшкинского района. В Болотнинском районе Новосибирской обл. короед-инвайдер собран Н.М. Дебковым, а в Кемеровском районе Кемеровской обл. – С.М. Протопоповой.

Критерием подтверждения наличия инвазионного короеда в насаждении являлось обнаружение под корой жуков, достоверно идентифицируемых как *I. amitinus* по ряду морфологических признаков [Kerchev et al., 2019; Douglas et al., 2019].

Специфическими признаками обитания союзного короеда в насаждении также являлись дехромация крон у стоящих деревьев кедра (так называемое усыхание по вершинному типу) и наличие мелкой буровой муки на листьях кустарниковых и травянистых растений в подкороновом пространстве дерева.

Однако на начальном этапе заселения короедом дерево сохраняет некоторое время зелёную окраску кроны, а буровая мука нередко рассеивается в межкороновом пространстве. Поэтому в насаждениях дополнительно осматривались ветровальные и буреломные деревья, а также сломанные в зимний период из-за налипшего снега и упавшие на землю ветки кедра. При обнаружении на них входных и вылетных отверстий жуков кору вскрывали и на лубе фиксировали типичные для союзного короеда гнёзда с отходящими от брачной камеры 3–5, реже 7 маточными ходами.

Географические координаты местонахождений *I. amitinus* в большинстве случаев указаны по ближайшему населённому пункту (картографическая программа SASplanet), в ходе экспедиционных исследований также определялись с помощью GPS навигатора модели Garmin 64 Rus (Garmin, Тайвань).

Результаты и обсуждение

Союзный короед как чужеродный вид отмечен в Сибири в лесах Томской, Кемеровской и Новосибирской областей. В целом этот вторичный ареал *I. amitinus* в настоящее время охватывает территорию площадью 31.2 тыс. км² в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, от подзоны южной тайги до южного предела распространения сомкнутых кедровых лесов на границе подтайги и лесостепи, с общими координатами 55°01'–57°08' северной широты (с. ш.) и 83°17'–86°25' восточной долготы (в. д.).

Ниже приведены сведения о местонахождении инвайдера на данной территории с указанием субъектов Российской Федерации, муниципальных районов, ближайших населённых пунктов, их географических координат и краткой характеристикой местообитаний. Использованные сокращения: Д. – деревня; С. – село; Пос. – посёлок.

Томская область

Первомайский район (подзона южной тайги):

1. Д. Туендат, 57°08'06" с. ш., 86°25'14" в. д. Чистый разнотравный кедровник с единичным участием ели и берёзы. Возраст кедра 130 лет.

Томский район (подзона подтайги):

2. С. Губино, 56°35'31" с. ш., 84°37'32" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 130–190 лет, преимущественно чистый, реже с примесью сосны, ели и пихты.

3. Д. Коломино, 56°34'03" с. ш., 84°44'42" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 150 лет.

4. Д. Порозино, 56°33'16" с. ш., 84°45'46" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 75–120 лет, с примесью ели, берёзы, реже сосны и пихты.

5. С. Зоркальцево, 56°31'11" с. ш., 84°44'12" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–190 лет, преимущественно чистый или с примесью ели, пихты и сосны, реже берёзы и осины.

6. С. Нижне-Сеченово, 56°30'45" с. ш., 84°38'49" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 100–180 лет, с примесью сосны, ели, реже пихты и берёзы.

7. Пос. Заварзино, 56°27'50" с. ш., 85°05'45" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 125–140 лет, с примесью пихты и ели, реже сосны.

8. Д. Аркашево, 56°26'35" с. ш., 85°16'28" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 120–170 лет.

9. Д. Большое и Малое Протопопово, 56°25'37" с. ш., 85°09'11" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 85–140 лет, с примесью ели.

10. Д. Плотниково, 56°23'22" с. ш., 85°15'29" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 120–140 лет.

11. Д. Магадаево, 56°22'29" с. ш., 85°05'08" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–140 лет, с примесью ели, сосны и берёзы.

12. С. Богашево, 56°21'45" с. ш., 85°08'54" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 75–160 лет.

13. С. Лучаново, 56°21'28" с. ш., 85°03'15" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–150 лет.

14. Д. Некрасово, 56°20'44" с. ш., 85°07'50" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 75–160 лет.

15. С. Петухово, 56°19'37" с. ш., 85°15'54"

в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–170 лет.

16. Д. Аксёново, 56°19'24" с. ш., 85°08'06" в. д. Припоселковый кедровник с насаждениями разнотравной и мшистой группы типов лесов, с возрастом деревьев 95–160 лет.

17. Д. Белоусово, 56°18'49" с. ш., 85°10'42" в. д. Припоселковый кедровник, разнотравные кедровые и сосновые древостои с участием *P. sibirica*, с возрастом деревьев 85–150 лет.

18. С. Курлек, 56°13'35", 84°52'02". Научный стационар «Кедр», коллекционные посадки хвойных с возрастом деревьев кедров 40 лет.

19. С. Батурино, 56°12'38" с. ш., 85°02'04" в. д. Сложное двухъярусное насаждение разнотравной группы типов леса, с преобладанием кедров в породном составе и с примесью пихты, ели, сосны и берёзы в первом ярусе и преобладанием пихты с примесью кедров и ели во втором ярусе

20. С. Яр, 56°09'45" с. ш., 84°56'10" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 100–160 лет, с примесью сосны, реже ели, пихты и берёзы.

Шегарский район (подзона подтайги):

21. С. Мельниково, 56°33'55" с. ш., 84°05'43" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 140 лет.

Кожевниковский район (граница подтайги и лесостепи):

22. С. Базой, 55°45'17"–55°46'23" с. ш., 83°20'54"–83°22'20" в. д. Разнотравные кедровые насаждения с возрастом деревьев 95–190 лет, с примесью ели, сосны, берёзы и осины.

Кемеровская область

Тайгинский городской округ (подзона южной тайги):

23. Пос. Кедровый, 56°06'47" с. ш., 85°40'36" в. д. Разнотравные кедровники с возрастом деревьев 130–150 лет.

Яшкинский район (подзона южной тайги):

24. Д. Нижнешубино, 55°59'30" с. ш., 85°14'16" в. д. Чистые широколиственные и разнотравные кедровники с возрастом деревьев 140–150 лет.

25. Д. Иткара, 55°57'21" с. ш., 84°59'21" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 130–160 лет, с примесью сосны.

26. Д. Ботьево, 55°55'47" с. ш., 85°13'50" в. д. Чистые широколиственные кедровники с возрастом деревьев 120–150 лет.

27. Д. Балахнино, 55°54'26" с. ш., 85°14'17" в. д. Чистые широколиственные кедровники с возрастом деревьев 120–150 лет.

28. С. Красносёлка, 55°52'18" с. ш., 85°12'57" в. д. Широколиственные кедровые насаждения с возрастом деревьев 140 лет, с примесью ели.

29. Д. Власково, 55°45'31" с. ш., 85°24'31" в. д. Чистые разнотравные кедровники с возрастом деревьев 150 лет, с единичным участием сосны.

30. Пос. Пашково, 55°02'56" с. ш., 85°08'02" в. д. Разнотравные кедровники с возрастом деревьев 160–230 лет, с примесью ели.

31. Д. Мелково, 55°01'36" с. ш., 85°10'58" в. д. Разнотравные кедровники с возрастом деревьев 120–140 лет.

Кемеровский район (зона лесостепи):

32. Д. Подъяково, 55°33'49" с. ш., 85°50'32" в. д. Разнотравный островной кедровый бор с возрастом деревьев 120–140 лет.

33. Д. Старая Балахонка, 55°32'16" с. ш., 85°53'03" в. д. Разнотравный островной кедровый бор, с возрастом деревьев 120–140 лет.

Новосибирская область

Болотнинский район (граница подтайги и лесостепи):

34. Д. Старобибеево, 55°42'34" с. ш., 83°42'11" в. д. Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 150 лет.

Колыванский район (граница подтайги и лесостепи):

35. С. Кандаурово, 55°42'05" с. ш., 83°17'33" в. д. Разнотравные и долгомошно-хвощовые кедровники с возрастом деревьев 120–170 лет, с примесью ели и единичным участием берёзы.

Следует отметить, что перечисленные местонахождения союзного короеда в Западной Сибири отражают лишь выявленные его ло-

калитеты, список которых, несомненно, значительно расширится в ходе дальнейших исследований.

Известно, что чужеродные виды, как правило, обнаруживаются после прохождения ими периода лаг-фазы инвазии, что особенно свойственно короедам [Rassati et al., 2016; Barnouin et al., 2020]. Регистрация вида в новом ареале происходит, как правило, в результате отлова или при карантинном досмотре, либо уже при нанесении инвазивным видом реального и заметного экономического и экологического ущерба [Brockhoff et al., 2006; Орлова-Беньковская, 2016].

Для сибирских лесов это положение нашло подтверждение в отношении уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf., дальневосточного инвайдера, ставшего опасным вредителем пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. [Баранчиков, Кривец, 2010; Баранчиков и др., 2011]. Инвазия союзного короеда – еще один яркий пример запоздалого обнаружения агрессивного чужеродного насекомого-дендрофага.

Инвазионный статус *I. amitinus* в Сибири может быть обоснован совокупностью нескольких критериев, позволяющих отличать чужеродные виды от местных видов [см. обзор Орловой-Беньковской, 2016], в частности, таких, свойственных союзному короеду, как наличие самовоспроизводящейся популяции вида на территории, на которой он раньше не был отмечен; дизъюнкция ареала; расширение фрагмента ареала, изолированного от его основной части; локальное распространение в районах, примыкающих к инвазионным коридорам; обитание в антропогенных биотопах.

Предположительно, проникновение чужеродного вредителя имеет антропогенный характер, на что указывает дизъюнкция ареала и скорость его расширения. Расстояние, разделяющее первые находки союзного короеда в Западной Сибири от ранее известных его местообитаний в европейской части России, составляет около 2500 км. [Mandelshtam, 1999; Щербаков и др., 2013; Kerchev et al., 2019]. Учитывая расчётную скорость самостоятельного расселения *I. amitinus*, которая оценивается в Европе в 15–20 км/год [Koronen, 1980;

Økland et al., 2019], на преодоление этого расстояния ему потребовалось бы не менее 150 лет.

На антропогенный характер проникновения союзного короеда в Сибирь также указывает близость первых очагов необычного усыхания сосны сибирской по вершинному типу в кедровых лесах Яшкинского района Кемеровской обл., наблюдаемого местными жителями с 2014 г. [Скороходов, 2017], к Транссибирской железнодорожной магистрали. Последующими специальными исследованиями установлено, что гибель деревьев была вызвана деятельностью неизвестного ранее в регионе вредителя, которым и оказался союзный короед. При дальнейшем распространении жука образовалось большое количество локальных очагов его размножения в кедровниках Кемеровской обл., откуда инвазивер мигрировал на сопредельные территории.

Первичными экосистемами-реципиентами в Западной Сибири явились припоселковые кедровники – особый тип антропогенно трансформированных темнохвойных лесов, характеризующихся высокой долей сосны сибирской в составе древостоев, ценные орехоносные леса и генетические резерваты *P.*

sibirica. Многие припоселковые кедровники выделены в природоохранную категорию региональных памятников природы. Размножению союзного короеда способствовало ослабление припоселковых насаждений в результате многолетнего стихийного орехопромысла, широкого распространения грибных патогенов и воздействия экстремальных погодных явлений (засух, сильных снегопадов), участвовавших вследствие изменения климата. В Томской обл. наиболее интенсивный очаг размножения союзного короеда с почти полной гибелью древостоя сформировался в 2018 г. в Лучановском припоселковом кедровнике, после вспышки массового размножения сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv.

В настоящее время зона наибольшей концентрации находок *I. amitinus* в Западной Сибири охватывает северную часть Кемеровской обл. и сопредельную территорию юга Томской обл. (рис. 1).

Обнаружение инвазивных популяций союзного короеда в отрыве от основной зоны их сосредоточения обусловлено разными обстоятельствами. Так, выявление в кедровых лесах Первомайского района Томской обл.



Рис. 1. Местонахождения союзного короеда в Западной Сибири.

наиболее северной популяции *I. amitinus*, удалённой от Транссиба на 150 км, по-видимому, объясняется недостаточностью актуальной информации о современном распространении инвайдера, что требует проведения дальнейших полевых исследований. Наличие южных «анклавов» вида в Томской, Кемеровской и Новосибирской областях, на границе лесной зоны и лесостепи, связано с его проникновением в островные кедровые леса на южной границе их ареала в равнинной части Западной Сибири.

В одной из недавних работ, посвящённых анализу климатической обусловленности продвижения *I. amitinus* по территории Фенноскандии, допускалась его дальнейшая экспансия на Дальний Восток и Китай по ареалу рода *Picea* [Økland et al., 2019]. Учитывая, что в западносибирском регионе инвазии при наличии ельников чужеродный вид заселяет практически исключительно сосну сибирскую, есть все основания прогнозировать его дальнейшее распространение в границах ареала именно этой породы. В дальневосточном регионе *I. amitinus* представляет угрозу для эндемичной сосны корейской *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. Основанием для таких выводов являются массовые атаки и успешное заселение рассматриваемым чужеродным короедом в 2020 г. деревьев этого вида среди посадок интродуцентов в арборетуме научного стационара «Кедр» ИМКЭС СО РАН в окрестностях г. Томска [Kerchev, Krivets, 2021].

Стремительному продвижению короеда по Сибири вплоть до Дальнего Востока может способствовать прохождение основных железнодорожных магистралей вблизи очагов массового размножения (рис. 1). Преодолеть разрыв между границами распространения *P. sibirica* и *P. koraiensis* союзный короед потенциально способен также расселяясь самостоятельно, по соединяющему их обширному ареалу кедрового стланика *P. pumila* (Pall.) Regel. Тем не менее, возможность питания и развития *I. amitinus* на этом растении, ещё требует проверки.

Очевидно, что представленные границы распространения вредителя имеют весьма предварительный характер, так как выявление вида при низкой его численности затрудни-

тельно. Решению проблемы могло бы помочь оперативное дистанционное обследование лесных насаждений с помощью беспилотных летательных аппаратов, позволяющее выявлять начальное повреждение крон деревьев, и проведение мониторинга с использованием специфического феромона *I. amitinus*.

Заключение

Многочисленные находки союзного короеда на юго-востоке Западной Сибири и существование очагов его массового размножения позволяют констатировать, что чужеродный вид успешно обосновался на новой территории и самостоятельно расселяется в сибирских лесах. По-видимому, границы распространения вида во вторичном ареале должны уже значительно превосходить приведённые в данном сообщении. Предпосылкой для дальнейшего распространения в Сибири *I. amitinus* является обширность ареала новой кормовой породы инвайдера – сосны сибирской, занимающей более 40 млн га в целом, в пределах Сибирского федерального округа – 28.9 млн га [Бех и др., 2004]. Вероятно, что в ближайшее время союзный короед будет обнаружен в темнохвойных лесах соседних регионов.

В случае ступенчатой инвазии в потенциальных местообитаниях могут находиться разобщённые, не обнаруживающие себя популяции вредителя, находящиеся на данный момент на этапе нарастания численности. В связи с этим для контроля дальнейшего распространения *I. amitinus* особого внимания требуют кедровые насаждения, ослабленные вследствие пожаров, неблагоприятных погодных явлений и недавней пандемической вспышки размножения сибирского шелкопряда.

Благодарности

Авторы благодарят Томский филиал ФБУ «Рослесозащита», Департаменты лесного хозяйства и охраны окружающей среды и природопользования Томской области, Департамент лесного комплекса Кузбасса, а также старшего научного сотрудника ИМКЭС СО РАН Дебкова Н.М., эксперта Департамент-

та лесного комплекса Кемеровской области Протопопову С.М. и директора Томского филиала Всероссийского центра карантина растений Черногривова П.Н. за предоставленные материалы.

Финансирование работы

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 20-04-00587.

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

- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Мат-лы XIV междунар. конф.: В 2 т. / Отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2010. Т. 1, вып. 14. С. 50–52.
- Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2011. Вып. 4. С.78–81.
- Бех И.А., Данченко А.М., Кибиш И.В. Сосна кедровая сибирская (Сибирское чудо-дерево): Учебное пособие. Томск: Томский гос. ун-т, 2004. 160 с.
- Мандельштам М.Ю., Мусолин Д.Л. Продолжающееся расширение ареала короёда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) на северо-западе и севере России // В кн.: Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике / Ред. Ю.Н. Баранчиков. Красноярск: Институт леса СО РАН, 2016. С. 129–130.
- Мандельштам М.Ю., Селиховкин А.В. Короёды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны // Энтомологическое обозрение. 2020. Т. 99. № 3. С. 631–665.
- Орлова-Беньковская М.Я. Можно ли отличить чужеродные виды жесткокрылых (Coleoptera) от местных // Энтомологическое обозрение. 2016. Т. 95. № 2. С. 71–89.
- Скорородов С.Н. Спасти припоселковые кедровники // Яшкинский вестник. 13.09.2017 г. № 37 (8564).
- Щербаков А.Н., Никитский Н.Б., Полевой А.В., Хумала А.Э. К фауне жесткокрылых насекомых заповедника «Пасвик» (Insecta, Coleoptera) // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2013. № 6. С. 16–21.
- Barnouin T., Soldati F., Roques A., Faccoli M., Kirkendall L.R., Mouttet R., Daubree J.-B., Noblecourt T. Bark beetles and pinhole borers recently or newly introduced to France (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae and Platypodinae) // Zootaxa. 2020. Vol. 4877 (1) P. 51–74.
- Beaver R.A. The invasive Neotropical ambrosia beetle *Euplatypus parallellus* (Fabricius, 1801) in the Oriental region and its pest status (Coleoptera: Curculionidae, Platypodinae) // Entomologist's Monthly Magazine. 2013. Vol. 149. P. 143–154.
- Brockerhoff E.G., Bain J., Kimberley M. and Knížek M. Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide // Canadian Journal of Forest Research. 2006. Vol. 36. P. 289–298.
- Cognato A.I. Biology, systematics, and evolution of *Ips* // In: Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species / Eds. F.E. Vega, R.W. Hofstetter. Oxford: Academic Press of Elsevier, 2015. P. 351–370.
- Cutajar S. & Mifsud D. Good Agricultural Practice (GAP) for Fig Tree Cultivation. Plant Protection Directorate: Lija, Malta, 2017. 30 p.
- Douglas H.B., Cognato A.I., Grebennikov V., and Savard K. Dichotomous and matrix-based keys to the *Ips* bark beetles of the world (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) // Canadian Journal of Arthropod Identification. 2019. Vol. 38. P. 1–234.
- Haack R.A. Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at US ports of entry: 1985–2000 // Integrated Pest Management Reviews. 2001. Vol. 6. P. 253–282.
- Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Anton J., Miret J., MacLeod A., Navajas Navarro M., Niere B., Parnell S., Potting R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., Van Bruggen A., Van der Werf W., West J., Winter S., Kertesz V., Aukhojee M., Gregoire J.-C. Pest categorisation of *Ips amitinus* // EFSA Journal. 2017. Vol. 15. No. 11. P. 1–26.
- Jurc M. & Bojovic S. Bark beetle outbreaks during the last decade with special regard to the eight-toothed bark beetle (*Ips amitinus* Eichh.) outbreak in the alpine region of Slovenia // Biotic Damage in Forests. Proceedings of the IUFRO (WP7.03.10) Symposium held in Mátrafüred, Hungary, (ed. by G. Csyka, A. Hirka and A. Koltay). Hungarian Forest Research Institute, Hungary. September 12–16, 2004. P. 85–95.
- Kerchev I.A., Krivets S.A. An attack of *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) on arboretum in West Siberia: new host of invasive bark beetle among exotic conifers // Journal of Asia-Pacific Entomology. 2021. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2021.03.003>.
- Kerchev I.A., Mandelstam M.Yu., Krivets S.A., Ilinsky Yu. Yu. Small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a new alien species in West Siberia // Entomological Review. 2019. Vol. 99. No. 5. P. 639–644. DOI: 10.1134/S0013873819050075.

- Koponen M. Distribution of *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera, Scolytidae) in Finland 1974–1979 // Notulae Entomologicae 1980. Vol. 60. P. 223–225.
- Lindelöw Å. Väntad barkborre funnen i Sverige fynd av *Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytinae). [*Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytinae) expected and found in Sweden] // Entomologisk Tidskrift. 2013. No. 134. P. 203–206.
- Mandelstam M. Yu. Notes on the current status of *Ips amitinus* Eichh. (Coleoptera, Scolytidae) in North-West Russia // Entomologica Fennica. 1999. Vol. 10. No. 1. P. 29–34.
- Økland B., Flø D., Schroeder M., Zach P., Cocos D., Martikainen P., Siitonen J., Mandelstam M.Y., Musolin D.L., Neuvonen S., Vakula J., Nikolov C., Lindelöw Å., Voolma K. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe // Agricultural and Forest Entomology. 2019. Vol. 21. No. 3. P. 286–298.
- Økland B., Skarpaas O. Draft pest risk assessment report on the small spruce bark beetle, *Ips amitinus*. Commissioned report from Norwegian Forest and Landscape Institute. 2008. 25 p.
- Rassati D., Lieutier F. & Faccoli M. Alien wood-boring beetles in Mediterranean regions // In: Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems / Eds. T.D. Paine & F. Lieutier. Springer International Publishing, Cham. 2016. P. 293–327. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24744-1_11
- Vannini A., Contarini M., Faccoli M., Della Valle M., Rodriguez C.M., Mazzetto T., Guarneri D., Vettraino A.M. & Speranza S. First report of the ambrosia beetle *Xylosandrus compactus* and associated fungi in the Mediterranean maquis in Italy, and new host–pest associations // Bulletin of European and Mediterranean Plant Protection Organization. 2017. Vol. 47. No. 1. P. 100–103.
- Voolma K., Mandelstam M.Yu., Shcherbakov A.N., Yakovlev E.B., Öunap H., Süda I., Popovichev B.G., Sharapa T.V., Galasjeva T.V., Khairatdinov R.R., Lipatkin V.A., Mozolevskaya E.G. Distribution and spread of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) around the Gulf of Finland: a comparative study with notes on rare species of Estonia, Finland and North-Western Russia // Entomologica Fennica. 2004. Vol. 15. No. 4. P. 198–210.

DISTRIBUTION OF THE SMALL SPRUCE BARK BEETLE *IPS AMITINUS* (EICHHOFF, 1872) IN WESTERN SIBERIA

© 2021 Kerchev I.A.^{a,*}, Krivets S.A.^{a,**}, Bisirova E.M.^{a,b,***}, Smirnov N.A.^{a,****}

^a Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (IMCES SB RAS), Tomsk 634055, Russia

^b Tomsk Branch of the All-Russian Plant Quarantine Center, Tomsk 634069, Russia

e-mail: *ivankerchev@gmail.ru, **krivec_sa@mail.ru, ***bissirovaem@mail.ru, ****niknov918@gmail.ru

The data on distribution of small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), a new invasive pest of European origin on the territory of Western Siberia are presented. Alien bark beetle species was recorded in the Siberian pine forests of the Tomsk, Kemerovo and Novosibirsk regions. According to the modern data the total invasion range is more than 30 thousand km² with a tendency to further expansion. The number outbreaks of *I. amitinus* in Siberian pine forests near settlements, in nature preservations and plantations of *Pinus sibirica* Du Tour cause significant harm to pine-nut harvesting and selective breeding.

Key words: small spruce bark beetle, *Ips amitinus*, invasion, Western Siberia

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА И ИХ ЦЕНОТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ В КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2021 Курина Е.М.^{a, b, *}, Селезнев Д.Г.^c, Шерышева Н.Г.^{b, d}

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

^b Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003, Россия

^c Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл., п. Борок 152742, Россия

^d Тольяттинский государственный университет, Тольятти 445020, Россия

e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 03.02.2021. После доработки 14.10.2021. Принята к публикации 11.11.2021.

Представлены результаты исследований особенностей распространения чужеродных видов донных сообществ в водохранилищах камского каскада. Зарегистрировано 25 чужеродных видов понто-каспийского и понто-азовского происхождения и 1 вид – представитель байкальской фауны. Показаны различия видового состава и структурных характеристик вселенцев макрозообентоса камских и волжских водохранилищ. Отмечено, что моллюски рода *Dreissena* доминируют по биомассе на большинстве изученных биотопов. Выявлены три типа ценотических комплексов чужеродных видов: псаммопелофильный глубоководный характерный для Нижнекамского водохранилища и Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского водохранилища, псаммопелофильный прибрежный Нижнекамского водохранилища и псаммопелофильный прибрежный Воткинского и Камского водохранилищ.

Ключевые слова: макрозообентос, чужеродные виды, ценотические комплексы, водохранилища камского каскада.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96

Введение

Представители понто-каспийского и понто-азовского фаунистических комплексов расселились далеко за пределы своих исторических ареалов в континентальные водоёмы России по внутриевропейским инвазионным коридорам. Волжский инвазионный коридор связывает бассейны Балтийского, Каспийского, Чёрного и Азовского морей через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы [Биологические..., 2004]. В основном распространение чужеродных видов происходит с юга на север. Исключение составляют байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus wohli* (Dybowskyi, 1874), интродуцированные в водоёмы северо-западной части России для повышения их кормовой базы [Иоффе, Нилова, 1975] и расселившиеся вниз по течению р. Волга. Одним из векторов расселения чужеродных видов является также р. Кама,

нижнее и среднее течение которой зарегулировано и представляет собой каскад водохранилищ.

В р. Кама до зарегулирования было обнаружено 8 видов понто-каспийского комплекса: амфиподы *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus* (Sars, 1894), *Stenogammarus macrurus* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), мизиды *Paramysis trauchi* Czerniavsky, 1882, *P. intermedia* (Czerniavskyi, 1882) и двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) [Державин, 1912; Громов, 1956]. Современный видовой состав и структура донных сообществ водохранилищ камского каскада известны из ряда публикаций [Яковлев, Яковлева, 2007; Алексеевнина, Истомина, 2008; Истомина, 2017; Мельникова, 2018]. Вместе с тем актуальным остаётся изучение особенностей распространения чужеродных видов макрозоо-

бентоса и формирования ими ценотических комплексов в камских водохранилищах.

Материал и методы исследования

Исследовали пробы макрозообентоса из глубоководных и прибрежных ($h < 3.0$ м) участков камских водохранилищ и камской ветви Куйбышевского водохранилища (вдхр.) (рис. 1). Отбор проб проведён в ходе экспедиционных исследований в 2016 г. на 15 станциях Камского вдхр. (число проб $N=20$), 14 станциях Воткинского вдхр. ($N=17$), 14 станциях Нижнекамского вдхр. ($N=18$), 7 станциях Волго-Камского и 6 станциях Камского плёсов Куйбышевского вдхр. ($N=16$).

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата 250 см^2 и 400 см^2 по 2 подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 ($100 \text{ см}^2 \times 8$). Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см (размер ячеи 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

Для определения взаимно приуроченных видов в Нижнекамском, Воткинском и Кам-



Рис. 1. Схема станций отбора проб в камских водохранилищах в 2016 г.

ском водохранилищах использовалось гипергеометрическое распределение, описывающее процедуру выборки без возвращения из конечной совокупности. Применительно к совместной встречаемости видов оно позволяет определить вероятность обнаружения одного вида в пробах, уже содержащих другой вид [Griffith et al., 2016]. Обозначим m встречаемость более редкого вида, n – встречаемость более распространённого. Тогда вероятность (P_x) того, что виды встретятся в N пробах совместно x раз будет определяться гипергеометрическим распределением:

$$P_x = \frac{\binom{m}{x} \cdot \binom{N-m}{n-x}}{\binom{N}{n}}$$

Для определения взаимной приуроченности или несовместимости видов мы пользовались функцией гипергеометрического распределения:

$$F_x = \sum_{i=0}^x P_i$$

Пороговое значение вероятности принималось равным 0.05.

Граф ценотических комплексов чужеродных видов строили алгоритмом Kamada-Kawai [Kamada, Kawai, 1989], группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (multi-level optimization of modularity) [Blondel et al., 2008]. Вычисления выполнены в среде статистического анализа R 3.6 с использованием пакетов igraph и lmPerm. Исходные данные и процедуру определения приуроченности видов можно скачать на сайте Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук [2021].

Гранулометрический состав определялся комбинированным методом (влажным ситовым и фракциометрическим) с выделением размерных фракций крупного песка > 1 мм, среднего и мелкого песка – $1.0-0.1$ мм, алеврита – $0.1-0.01$ мм и пелита < 0.01 мм [Кузьяметов и др., 2004; Законов и др., 2018].

На основе данных, полученных в результате исследований донных сообществ во-

дохранилищ Средней и Нижней Волги и р. Кама (2016 г., число проб $N=105$) получена зависимость численности полихет и амфипод сем. Corophiidae от процентного содержания фракций грунта. Зависимость исследовалась с помощью линейной модели, в которой качество подбора коэффициента определялось перестановочными тестами.

Район исследования (рис. 1). Река Кама зарегулирована каскадом водохранилищ: Камским, Воткинским и Нижнекамским, сток из них поступает в Камский плёс Куйбышевского вдхр. Протяжённость камских водохранилищ с севера на юг более 800 км. Самые крупные и глубоководные водохранилища (глубины до 30 м) – Камское и Воткинское представляют собой узкие водоёмы со значительной степенью извилистости, особенно в среднем и верхнем течении. Для обоих водохранилищ характерны большая зимняя сработка уровня воды (до 7.0 м в Камском и до 4.0 м в Воткинском) [Китаев, 2009], неу-

стойчивый уровенный режим в течение вегетационного периода и сильная антропогенная нагрузка. Воткинское вдхр. характеризуется меньшей боковой приточностью (5–7% приходной части водного баланса) по сравнению с Камским (30–40%) [Двинских, Китаев, 2008].

Самое мелководное среди камских водохранилищ – Нижнекамское (средняя глубина чуть более 3 м), имеет ряд заливов и притоков. По разным оценкам, на долю мелководий в нём приходится от 30.2% [Двинских, Березина, 2010] до 40% и более всей площади [Шакирова и др., 2013]. Камское и Нижнекамское водохранилища характеризуются более сложной морфометрией (значительной изрезанностью береговой линии, резким изменением глубин, чередованием расширений и сужений), Воткинское – относительно простой морфометрией, оно больше соответствует типу долинного водохранилища [Двинских, Китаев, 2008].

Таблица 1. Гранулометрический состав донных отложений водохранилищ Камского каскада

Водохранилище	Местоположение станции	Размерные фракции			
		>1 мм. %	1–0.1 мм. %	0.1–0.01 мм. %	<0.01 мм. %
Куйбышевское	Рыбная слобода	0.00	13.40	54.80	31.80
	Чистополь	0.23	97.67	1.31	0.79
	Грахань	6.37	92.93	0.28	0.42
	Елабуга	79.67	18.50	0.87	0.96
Нижнекамское	Набережные Челны	0.00	37.17	35.37	27.46
	Икское устье	0.00	11.15	50.45	38.40
	р. Белая	2.59	95.81	1.17	0.43
	Вятское	6.90	92.30	0.50	0.30
	Сарапул	0.00	99.01	0.45	0.54
Воткинское	Чайковский	0.00	18.43	56.28	25.29
	Воткинск	0.00	14.09	58.20	27.71
	Елово	0.00	13.50	67.97	18.53
	Оса	0.07	75.77	19.99	4.17
	Ниже Оханска	11.12	56.43	16.08	16.37
	Краснокамск	0.00	44.38	39.73	15.89
Камское	Выше Перми	0.00	17.51	54.21	28.28
	Добрянка	0.00	9.05	72.36	18.59
	Обва	0.00	28.59	60.34	11.07
	Инва-Косва	0.00	15.30	77.70	7.00
	Унва	0.00	81.17	18.01	0.82
	г. Березники	1.78	95.87	1.55	0.80

Трофический статус водоёмов по содержанию хлорофилла “а” для Камского вдхр. оценивается как эвтрофный-мезоэвтрофный, для Воткинского – высокоэвтрофный-эвтрофный, Нижнекамского – мезоэвтрофный, Куйбышевского (Камский плёс) – мезотрофный [Краснова и др., 2011; Уманская и др., 2011].

Для прибрежий водохранилищ камского каскада характерны основные типы донных отложений: пески, илистые пески, песчаные осадки разной степени заиления, серые и чёрные илы, глины, глинистые пески. В ряде случаев грунты содержат щебень, разноцветную гальку, ракушу, щепу, растительные остатки [Шерышева и др., 2016].

Для выявления закономерностей распространения чужеродных видов использовали данные по гранулометрическому составу грунта, полученные на 21 станции в камских водохранилищах (табл. 1).

Результаты исследования

В камских водохранилищах зарегистрировано 25 чужеродных видов (табл. 2), что на 14 видов меньше, чем отмечено нами в волжских водохранилищах [Курина, Селезнев, 2019]. Было показано сходство видового состава Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ, характеризующихся преобладанием в донных сообществах моллюсков рода *Dreissena*, массовым развитием корофиид, а в прибрежье – амфипод *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), а также «северных» водохранилищ – Воткинского, Камского и Горьковского, где число видов-вселенцев значительно сокращается.

В Волго-Камском и Камском плёсах Куйбышевского вдхр. отмечено 22 чужеродных вида (табл. 2); впервые для водохранилища выявлено обитание псаммофильных понто-каспийских ракообразных *Pandorites platycheir*, ранее регистрировавшихся только на песчаных биотопах Волгоградского вдхр. и речного участка Нижней Волги [Филинова и др., 2008; Курина, Селезнев, 2019]. В глубоководных участках водоёмов сформировался специфический тип сообществ, включающий вид-эдификатор *Dreissena bugensis*

и консортов: понто-каспийских полихет *Hypania invalida*, амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*, *Shablogammarus chablensis*.

В Нижнекамском вдхр. зарегистрировано 20 видов-вселенцев, среди них значительную долю (до 65% общей численности) составляют мелкие ракообразные семейства Corophiidae – *Chelicorophium curvispinum*. Отметим находки бокоплава понто-азовского комплекса *Dikerogammarus villosus*. В литературе этот вид описан как крупный и наиболее агрессивный хищник среди амфипод в водоёмах Европы, вытеснивший не только некоторых представителей аборигенных видов, но и более мелких понто-каспийских амфипод-вселенцев [Bij de Vaate, Klink, 1995; Dick, Platvoet, 2000; Devin et al., 2004; Grabowski et al., 2007; Vaçela et al., 2008; и др.]. В водохранилище *D. villosus* обитает во влажных листьях тростника и не отмечен на других типах субстратов. В наших исследованиях Нижнекамского вдхр. не обнаружено 3 типично псаммофильных чужеродных вида амфипод, указанных ранее для этого водоёма: *Niphargoides macrurus*, *Obesogammarus crassus* (Sars, 1894) и *Pontogammarus abbreviatus* [Мельникова, 2018].

В Воткинском вдхр. зарегистрировано 8 видов-вселенцев, массовое обитание регистрируется у амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* и *Gmelinoides fasciatus*. Впервые для водоёмов Камского каскада отмечены пиявки *Caspiobdela fadejewi*. Обитатель рек и водохранилищ Азово-Черноморского бассейна, *C. fadejewi* проникла в Волгу по Волго-Донскому каналу и в настоящее время встречается практически во всех водохранилищах Волжского каскада [Лапкина и др., 2002]. В связи с достаточно высокой чувствительностью вида к органическому загрязнению [Лукин, 1976], распределение его в донных сообществах водохранилищ неравномерно, зачастую приурочено к устьевым участкам рек [Зинченко и др., 2007; Курина, 2016]. В Воткинском вдхр. не выявлены ранее отмечавшиеся амфиподы *Pontogammarus sarsi* [Алексеевнина, Истомина, 2008], мизиды *Paramysis lacustris* и *P. intermedia* [Истомина, 2017].

В Камском вдхр. виды-вселенцы в незначительных количествах регистрировались

Таблица 2. Состав, частота встречаемости (ЧВ, %) и максимальная биомасса (В, г/м²) чужеродных видов макрозообентоса камских водохранилищ по результатам исследований 2016 г.

Таксоны	Камская ветвь Куйбышевско- го вдхр.		Водохранилище					
	ЧВ (%)	В, г/м ²	Нижне- камское		Воткинское		Камское	
			ЧВ (%)	В, г/ м ²	ЧВ (%)	В, г/ м ²	ЧВ (%)	В, г/ м ²
Polychaeta								
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	42	0.80	21	0.41	0	0	0	0
Hirudinea								
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	25	0.11	21	0.03	0	0	0	0
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	8	<0.01	7	<0.01	8	<0.01	0	0
Crustacea								
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	0	0	7	0.01	0	0	0	0
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	25	0.01	14	0.01	0	0	0	0
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	8	<0.01	0	0	0	0	0	0
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	8	<0.01	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (Sars, 1894)	25	0.19	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Sars, 1894	8	<0.01	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> (Sars, 1897)	0	0	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	33	1.02	29	0.45	50	0.41	17	0.16
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	25	0.28	64	1.23	0	0	0	0
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	8	<0.01	0	0	0	0	0	0
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	42	0.17	0	0	0	0	0	0
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	17	0.02	43	0.31	17	0.02	0	0
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	8	0.03	14	0.02	0	0	0	0
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	17	0.01	29	0.03	0	0	0	0
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	8	<0.01	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	8	0.25	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	0	0	0	0	33	0.24	25	0.18
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	67	1.00	86	0.36	67	0.51	8	<0.01
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> Martynov, 1924	25	0.30	36	0.43	50	0.40	8	<0.01
Mollusca								
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	50	1357.9	29	55.82	8	3.63	16	2.25
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	50	5.53	64	8.46	33	21.8	42	14.37
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Preiffer, 1828)	42	1.61	64	1.17	0	0	8	0.22
Всего видов: 25								
Средняя биомасса вселенцев, г/м ²	22		20		8		7	
% биомассы вселенцев от общей биомассы макрозообентоса	1368.2		68.74		27.02		17.17	
	99%		86%		26%		57%	

только на прибрежных биотопах, на русле по численности и биомассе доминировали аборигенные виды личинок хирономид и олигохеты.

Анализ количественных показателей донных сообществ в водохранилищах Камского каскада (табл. 3) выявил, что на всех исследованных участках (за исключением глубо-

ководных участков Камского вдхр.) основу биомассы донных сообществ составляют чужеродные виды. Так, на глубоководных участках Нижнекамского и камской ветви Куйбышевского водохранилищ по численности и биомассе доминировали *Dreissena bugensis*, а в прибрежье *Dreissena polymorpha*, что согласуется с многочисленными данными по особенностям распространения этих видов. Известно, что *D. bugensis* – моллюск холодноводный, способный поддерживать высокую скорость роста (и размножаться) при ухудшении трофических условий, предпочитающий глубоководные участки водоёмов [Дрейссена..., 1994; Mills et al., 1996; Биологические..., 2004], что обуславливает широкое расселение его на русловых и пойменных участках водохранилищ [Курина, 2017]. С другой стороны, *D. polymorpha* является более реофильным и оксифильным видом по сравнению с *D. bugensis* [Мороз, 1980; Харченко и др., 2000], в исторической части ареала обитает преимущественно в эстуариях и нижнем течении рек, предпочитая прибрежные участки водоёмов [Дрейссена..., 1994; Orlova, 1998]. Вместе с тем, *D. bugensis*, проникший в «северные» водохранилища относительно недавно (первое обнаружение в 2009 г. [Истомина и др., 2012]), вероятно, не успел вытеснить моллюсков *Dreissena polymorpha* в Воткинском вдхр. из местообитаний на глубоководных участках.

Моллюски *Lithoglyphus naticoides*, массово заселившие песчаные биотопы мелководной зоны всех водохранилищ Волжского каскада [Яковлев и др., 2009; Перова и др., 2018; Курина, Селезнев, 2019], в р. Кама доминируют по биомассе только в Волго-Камском и Камском плёсах Куйбышевского вдхр.

В мелководном Нижнекамском вдхр. вид также встречается массово, однако его широкое распространение в северном направлении вероятно ограничено рядом факторов: меньшая площадь прогреваемых участков прибрежной зоны, низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимы [Шарапова, 2007; Яковлев и др., 2009].

В отличие от волжских водохранилищ, характеризующихся массовым развитием на илах в другах дрейссен полихет *Hupania invalida*, донные сообщества камских водохранилищ характеризуются значительным преобладанием мелких корофиид *Chelicorophium curvispinum* и *C. sowinskyi* на различных биотопах глубоководных и прибрежных участков водоёмов (рис. 2).

Выявлено, что численность полихет *Hupania invalida* в водохранилищах в значительной степени зависит от типа грунта и размера его частиц. Полихеты предпочитают биотопы с мелкодисперсными илами (размер частиц < 0.01 мм, p-value= 0) со значительным содержанием среднего и мелкого песка (размер частиц 1.0–0.1 мм, p-value=0.0144). Это связано с тем, что на заиленном мелком песке и иле полихеты данного вида, относящиеся по способу питания к «тонким» детритофагам, затрачивают меньше времени на строительство трубок, в которых обитают [Иоффе, 1961; Константинов, 1967]. В связи с низким процентным содержанием в грунтах камских водохранилищ мелкодисперсного ила (табл. 1), вид *H. invalida* не получил здесь широкого распространения.

Вместе с тем, достоверной зависимости количественных показателей корофиид от размера частиц грунта не выявлено. Распространение представителей сем. Corophiidae

Таблица 3. Доминанты глубоководного и прибрежного ценозов макрозообентоса в камских водохранилищах

Водоём	Доминанты глубоководного сообщества макрозообентоса (% биомассы)	Доминанты прибрежного сообщества макрозообентоса (% биомассы)
Волго-Камский и Камский плёсы Куйбышевского водохранилища	<i>Dreissena bugensis</i> (99%)	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (47%)
Нижнекамское водохранилище	<i>Dreissena bugensis</i> (84%)	<i>Dreissena polymorpha</i> (48%)
Воткинское водохранилище	<i>Dreissena polymorpha</i> (69%)	<i>Dreissena polymorpha</i> (42%)
Камское водохранилище	<i>Procladius ferrugineus</i> (Kieffer, 1919) (27%)	<i>Dreissena polymorpha</i> (51%)

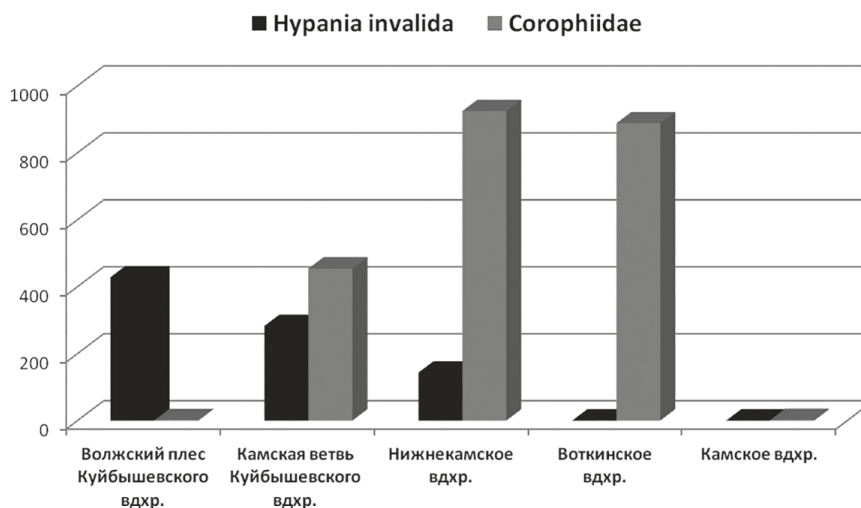


Рис. 2. Соотношение численности полихет *Hypania invalida* и амфипод сем. Corophiidae в Куйбышевском водохранилище и водохранилищах камского каскада.

на различных типах субстрата (песок, ил, камни, ракуша) подтверждает известную из литературы [Rajagopal et al., 1998; Lee, Bell, 1999; Baur, Schmidlin, 2007; Урюпова, 2008; Литоральная..., 2011] эвритопность этих видов. Высокая пластичность в выборе заселяемого субстрата наряду с толерантностью к изменению минерализации [Урюпова, 2008] служит объяснением успешного расселения корофид на значительные расстояния в камских водохранилищах. Отмечаемое нами многолетнее снижение биомассы корофид в водохранилищах Средней и Нижней Волги более чем в 20 раз (2002–2016 гг.) по сравнению с 1980–1990 гг., вероятно, во многом связано с известными из литературы отрицательными взаимодействиями между *Hypania invalida* и корофидами [Динамика..., 2012]. В связи с незначительным распространением *H. invalida* в камских водохранилищах, корофиды остаются важным компонентом донных сообществ этих водоёмов.

Для определения взаимной приуроченности видов существует более распространённый метод, основанный на вычислении одного из специализированных индексов приуроченности (например, индекс С-заполнения) и определения его значимости перестановочными тестами на основе одной из нуль-моделей [Шитиков и др., 2012; Курина, Селезнев, 2019]. На рассматриваемых данных этот метод и предложенный нами пока-

зали почти одинаковые результаты, отличающиеся на одну пару. Однако использование гипергеометрического распределения имеет ряд достоинств перед перестановочными моделями. Это простота использования одной формулы вместо программного алгоритма, скорость выполнения (на матрице 20 на 36 это 0.7 секунды против 27 секунд) и точная воспроизводимость результатов, в отличие от результатов, полученных перестановочными тестами. В камских водохранилищах удалось выделить 8 пар взаимно приуроченных чужеродных видов и одну пару – значимо несовместимых (табл. 4). Высокая вероятность совместного обнаружения видов определяется их биологическими и экологическими особенностями, специфичностью занимаемых ими биотопов, а также средообразующей ролью ключевых видов бентоса (моллюски рода *Dreissena* в водохранилищах).

В Нижнекамском вдхр. *Dikerogammarus haemobaphes* отмечен в основном на глубоководных участках, а в Камском и Воткинском водохранилищах – в прибрежье. *D. villosus* – обитает в Нижнекамском вдхр. в зарослях тростника мелководной зоны и не отмечен в более северных водоёмах. Таким образом, эти крупные потенциально хищные виды амфипод одного рода демонстрируют избегание друг друга (табл. 4). Однако говорит ли это о конкуренции за пищевые ресурсы пока не ясно и требует дополнительных исследований.

Таблица 4. Парные комбинации видов-вселенцев макрозообентоса камских водохранилищ, встретившиеся в *N1* и *N2* пробах, из которых *N1N2* – совместно (учитывались виды с частотой встречаемости >5%)

Вид 1	Вид 2	<i>N1</i>	<i>N2</i>	<i>N1N2</i>	<i>N1N2.scaled</i>	<i>p.lt</i>	<i>p.gt</i>	<i>v.ratio</i>
<i>Hypania invalida</i>	<i>Archaeobdella esmonti</i>	3	3	2	0.67	1.000	0.014	1.64
<i>Hypania invalida</i>	<i>Obesogammarus obesus</i>	3	4	2	0.57	0.999	0.027	1.53
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	3	7	3	0.60	1.000	0.005	1.58
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Gmelinoides fasciatus</i>	12	7	5	0.53	0.997	0.029	1.39
<i>Pontogammarus robustoides</i>	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	8	10	5	0.56	0.998	0.024	1.41
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	21	14	12	0.69	0.999	0.009	1.44
<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	14	10	7	0.58	0.997	0.024	1.39
<i>Dreissena bugensis</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	7	18	7	0.56	1.000	0.004	1.48
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Dikerogammarus villosus</i>	12	9	0	0.00	0.014	1.000	0.59

Примечание. *N1* и *N2* – число обнаружений первого и второго видов, соответственно; *N1N2* – совместное обнаружение, *N1N2.scaled* – нормированное совместное обнаружение ($N1N2.scaled = 2 \cdot N1N2 / (N1 + N2)$); *p.lt* – теоретическая вероятность получить меньшее совместное обнаружение; *p.gt* – теоретическая вероятность получить большее совместное обнаружение; *v.ratio* – значение дисперсионного теста Шлютера [Schluter, 1984].

На основании парных комбинаций чужеродных видов макрозообентоса построен граф ценологических комплексов этих видов в камских водохранилищах (рис. 3). Отметим, что в изученных водоёмах связи между видами внутри комплексов немногочисленны, а сами комплексы не связаны друг с другом, в отличие от водохранилищ Волги [Курина, Селезнев, 2019]. Это можно объяснить как менее выраженной зависимостью видов друг от друга, так и меньшим числом обнаружений этих видов.

Выявлено, что сформировалось три типа ценологических комплексов чужеродных видов: псаммопелофильный глубоководный, характерный для Нижнекамского вдхр. и Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского вдхр., псаммопелофильный прибрежный Нижнекамского вдхр. и псаммопелофильный прибрежный Воткинского и Камского водохранилищ. Первый тип образован в основном консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов *Dreissena bugensis*, обеспечивающих жизнедеятельность представителей разных трофических групп, с каспийскими видами полихет

Hypania invalida, пиявками *Archaeobdella esmonti* и амфиподами *Obesogammarus obesus* преимущественно на глубоководных участках Нижнекамского вдхр. Такой тип сообществ характерен для большинства водохранилищ Средней и Нижней Волги [Курина, Селезнев, 2019]. Анализ пар взаимно приуроченных видов камских водохранилищ (табл. 4) показал, что *D. polymorpha* не формирует ценологические комплексы в прибрежных сообществах (хотя зачастую доминирует по численности и биомассе), а совместно обитает только с *D. bugensis* на глубоководных участках изученных водоёмов. Отметим, что в водохранилищах Средней и Нижней Волги моллюск *D. polymorpha* играет важную роль как в глубоководном, так и в прибрежном типах сообществ и создаёт между ними ценологические связи [Курина, Селезнев, 2019].

Второй тип ценологических комплексов характерен для прибрежных видов (амфипод и брюхоногих моллюсков) Нижнекамского вдхр., основанный на непрямым межвидовых отношениях (общности биотопических условий, характере питания, способах защиты от хищников). В данном типе ценоза пон-

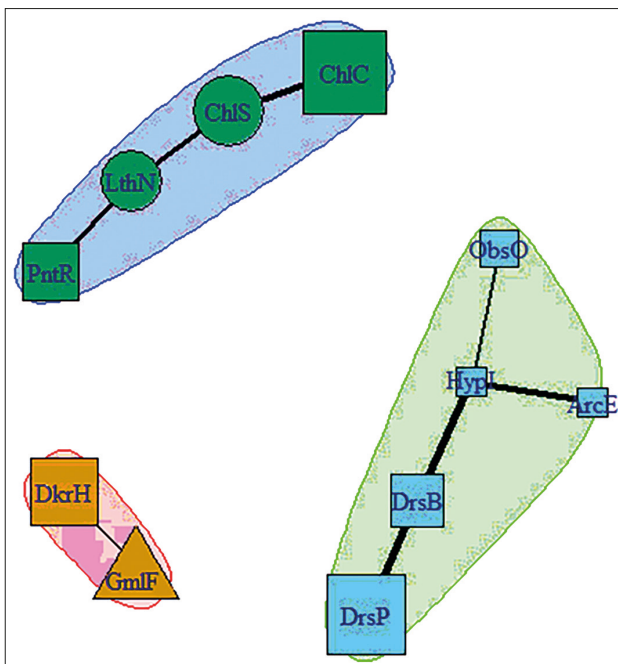


Рис. 3. Граф ценотических комплексов чужеродных видов в камских водохранилищах (учитывались виды с частотой встречаемости >5%). Обозначения: HupI – *Hupania invalida*, ArcE – *Archaeobdella esmonti*, DkrH – *Dikerogammarus haemobaphes*, PntR – *Pontogammarus robustoides*, GmlF – *Gmelinoides fasciatus*, ChlC – *Chelicorophium curvispinum*, ChlS – *C. sowinskyi*; DrsB – *Dreissena bugensis*, DrsP – *D. polymorpha*, LthN – *Lithoglyphus naticoides*. Размер маркера пропорционален частоте встречаемости вида. Квадратный маркер – понто-каспийский вид, круглый – понто-азовский; треугольный – байкальский. Толщина ребра пропорциональна силе связи по нормированному совместному обнаружению *NIN2.scaled*.

то-каспийские корофииды *Chelicorophium curvispinum* сосуществуют с другими понто-азовскими и понто-каспийскими видами амфипод. Это вполне объяснимо, поскольку обнаруживаемые с ними представители сем. Gammaridae обладают другим типом питания и не конкурируют с корофиидами за пищу. В совместных поселениях *Chelicorophium curvispinum* и *C. sowinskyi*, характеризующиеся сходным пищевыми предпочтениями, осуществляют фильтрацию непосредственно в занимаемой животным трубке, благодаря чему сосуществуют на большинстве исследованных биотопов. Подобные межвидовые взаимодействия, при которых виды со сходным типом питания не вступают в пространственные конкурентные отношения между собой, описаны также для корофиид Каспийского моря [Урюпова, 2008].

Третий тип ценотических комплексов, включающий амфипод байкальского происхождения *Gmelinoides fasciatus* и понто-каспийского – *Dikerogammarus haemobaphes*, который характерен для прибрежной зоны Воткинского и Камского водохранилищ. Известно, что байкальский вид характеризуется широким спектром питания, включающим растительные и животные организмы: различия в составе потребляемой пищи *G. fasciatus* зависит от характера местообитания [Рапов, 1996; Матафонов, 2003; Березина, 2005; Барков, Курашов, 2011]. Вид *D. haemobaphes* относят к трофической группе фильтраторов-собираателей [Монаков, 1998], таким образом, амфиподы, вероятно, не конкурируют за пищевые ресурсы и объединены лишь общностью занимаемых биотопов.

Заключение

Таким образом, в водохранилищах Камского каскада зарегистрировано 25 чужеродных видов, большинство из них (19) – понто-каспийского происхождения, 5 видов – представители понто-азовской фауны, также отмечены амфиподы байкальского комплекса *Gmelinoides fasciatus*. Большинство чужеродных видов обитает на глубоководных и прибрежных участках Нижнекамского вдхр. и Камской ветви Куйбышевского вдхр., а их распространение в северном направлении ограничено. Моллюски рода *Dreissena* доминируют по биомассе на большинстве изученных биотопов. Исключение составляет побережье Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского вдхр., где основу биомассы составляют понто-азовские моллюски *L. naticoides*, и глубоководная зона Камского вдхр., где незначительно преобладают аборигенные виды личинок хирономид. Показано, что на различных биотопах глубоководных и прибрежных участков водохранилищ Камского каскада массово обитают корофииды *Chelicorophium curvispinum* и *C. sowinskyi*, количественные показатели которых не зависят от типа грунта. Вместе с тем, выявлена достоверная зависимость численности и биомассы полихет *Hupania invalida* в изученных водохранилищах от размера частиц грунта.

В связи с низким процентным содержанием в грунтах камских водохранилищ мелкодисперсного ила, вид *H. invalida* не получил в этих водоёмах широкого распространения.

Выявлены три типа комплексов чужеродных видов, взаимно приуроченных друг к другу: псаммопелофильный глубоководный, характерный для Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского вдхр. и Нижнекамского вдхр., псаммопелофильный прибрежный Нижнекамского вдхр. и псаммопелофильный прибрежный Воткинского и Камского водохранилищ. Прямые консорционные межвидовые взаимодействия имеют место только в первом типе ценозов. Вероятно, в прибрежной зоне водохранилищ формируются комплексы видов, в большинстве случаев связанных между собой лишь общностью биотопических условий или сходными пищевыми предпочтениями.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН д. б. н. Лазаревой В.И. и Цветкову А.И. за организацию и проведение экспедиций на волжские и камские водохранилища, а также к. б. н. Карабанову Д.П. за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках разделов государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (номер госрегистрации ААА-А-18-118042490059-5) (Е.М. Курина), ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690106-7 (Д.Г. Селезнев) и ИЭВБ РАН-СамНЦ РАН № АААА-А17-117112040040-3 (Е.М. Курина, Н.Г. Шерышева).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Алексеевнина М.С., Истомина А.М. Макробеспозвоночные каспийские вселенцы в камских водохранилищах и реках бассейна р. Камы // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 61–65.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Состав пищи и скорость питания байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 51–61.
- Березина Н.А. Сезонная динамика структуры и плодовитость популяции байкальского бокоплава (*Gmelinoides fasciatus*, Amphipoda, Crustacea) в зарослевой зоне Невской губы // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 4. С. 411–419.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Громов В.В. Современные изменения в распространении каспийских форм в реке Каме // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 11. С. 1608–1616.
- Двинских С.А., Березина О.А. К вопросу районирования Нижнекамского водохранилища // Географический вестник [Geographical bulletin]. 2010. № 4(15). С. 31–37.
- Двинских С.А., Китаев А.Б. Гидрология Камских водохранилищ: Монография / С.А. Двинских, А.Б. Китаев; Перм. Гос. ун-т. Пермь, 2008. 266 с.
- Державин А.Н. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги // Тр. ихтиол. лаб. Астрахань, 1912. Вып. 2. С. 5.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Законнов В.В., Законнова А.В., Цветков А.И., Шерышева Н.Г. Гидродинамические процессы и их роль в формировании донных осадков водохранилищ Волжско-Камского каскада // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, 2018. Вып. 81(84). С. 35–46.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия СНЦ РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (Электронный ресурс) // (<http://ibiw.ru/>). Проверено 1.10.2021.
- Иоффе Ц.И. Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Вып. 50. С. 341–381.
- Иоффе Ц.И., Нилова О.И. Опыты по вселению байкальских гаммарид в озёра Северо-Запада // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 249–254.

- Истомина А.М. Современное состояние макрозообентоса Камского и Воткинского водохранилищ // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2017. № 3. С. 279–287.
- Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 107.
- Китаев А.Б. Среднеголетняя характеристика составляющих водного баланса Камского и Воткинского водохранилищ // Географический вестник [Geographical bulletin]. 2009. № 3 (11). С. 15–20.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1967. 431 с.
- Краснова Е.С., Уманская М.В., Горбунов М.Ю. Трофическое состояние прибрежных участков водохранилищ Камского каскада в июле 2009 г. // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т. 4. Водная экология: Труды междунар. научно-практ. конф. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С. 94–97.
- Кузяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Киреева Н.А., Новосёлова Е.И. Практикум по почвоведению // Учебное пособие. Уфа: РИО БашГУ, 2004. 120 с.
- Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2016. Т. 9. № 4. С. 69–84.
- Курина Е.М. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. 2017. № 8 (110). С. 56–63.
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71.
- Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свирский А.М. Заражённость рыб пиявками (сем. *Piscicolidae*) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 132–139.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Лукин Е.И. Фауна СССР. Пиявки. Л.: Наука, 1976. 484 с.
- Матафонов Д.В. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлейских озёрах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2003. 20 с.
- Мельникова А.В. Биологическое разнообразие донных беспозвоночных Нижнекамского водохранилища по данным 2017 г. // В сб.: Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Мат. VI научно-практ. конф. молодых учёных с междунар. участием / Под ред. И.И. Гордеева, Ф.В. Лищенко, К.К. Кивва. М.: ВНИРО, 2018. С. 174–179.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 322 с.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Тютин А.В. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2018. № 2. С. 91–93.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Уманская М.В., Краснова Е.С., Горбунов М.Ю. Химический состав воды и трофический статус прибрежных участков водохранилищ Камского каскада в 2009 г. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20. № 3. С. 39–49.
- Урюпова Е.Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор понто-каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 25 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Харченко Т.А., Емельянова Л.В., Ляшенко А.В. и др. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. Київ: ІГБ НАН України, 2000. 64 с.
- Шакирова Ф.М., Говоркова Л.К., Анохина О.К. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Изв. Сибир. РАН. 2013. Т. 15. № 3(1). С. 518–527.
- Шарапова Т.А. Моллюски перифитона равнинных водоёмов Западной Сибири. Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология // Седьмое совещание по изучению моллюсков. Сб. научных работ. СПб., 2007. С. 280–283.
- Шерышева Н.Г., Ракитина Т.А., Поветкина Л.П. Влияние экологического состояния водоёмов на размерно-морфологическую структуру бактериобентоса (на примере водохранилищ Камского каскада) // Карельский науч. журн. 2016. Т. 5. № 3 (16). С. 102–106.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 100 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 2. № 1. С. 50–65.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современные инвазии бентосных вселенцев в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тезисы докладов Междунар. научн. конф. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 342–343.
- Baçela K., Grabowski M., Konopačka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea: Amphipoda) enters Vistula – the biggest river in the Baltic basin // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3, No. 1. P. 95–98.

- Baur B., Schmidlin S. Effects of invasive non native species on the native biodiversity of the river Rhine // In: Biological invasions. Ecological studies. Ed. Nentwig W. Springer, Berlin. 2007. Vol. 193. P. 257–273.
- Bij de Vaate A., Klink A.G. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the lower Rhine // *Lauterbornia*. 1995. Vol. 20. P. 51–54.
- Blondel V.D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks // *J. Stat. Mech.* 2008. No. 10. P. 1–12.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Mossele River, France // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2004. Vol. 89. No. 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*. 2000. Vol. 267. P. 977–983.
- Grabowskyi M., Bącela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 590. P. 75–84.
- Griffith D.M., Veech J.A., Marsh C.J. Probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*. 2016. Vol. 69 (2). P. 1–17.
- Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs // *Information Processing Letters*, Elsevier. 1989. Vol. 31 (1). P. 7–15.
- Lee C.E., Bell M.A. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. Vol. 14. No. 7. P. 284–288.
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyansky M., Pligin Y. A review of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of fresh-water Dreissenid introduced to North America // *American Zoologist*. 1996. Vol. 36. P. 271–286.
- Orlova M.I., Khlebovich V.V., Komendantov A.Y. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // *Russ. Aquat. Ecol.* 1998. Vol. 7. P. 17–28.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoidea fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 322. P. 187–192.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Pfaffen B.G.P., Bij de Vaate A. Growth and production of *Corophium curvispinum* G.O.Sars, 1895 (Amphipoda), an invader in the Lower Rhine // *The biodiversity crisis and Crustacea*. Eds. J.C. von Vaupel Klein and F.R. Schram. Rotterdam, the Netherlands, 1998. P.3–33.
- Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications // *Ecology*. 1984. 65 (3). P. 998–1005. <https://doi.org/10.2307/1938071>.

DISTRIBUTION OF ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS AND THE SPECIES COENOTIC COMPLEXES IN THE KAMA RESERVOIRS

© 2021 Kurina E.M.^{a, b, *}, Seleznev D.G.^c, Sherysheva N.G.^{b, d}

^a Severtsov Institute for Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

^b Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Togliatti 445003, Russia

^c Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia;

^d Togliatti State University, Togliatti 445020, Russia

* e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

The results of studies on the distribution of alien species in macrozoobenthic communities in the reservoirs of the Kama River cascade are provided. Twenty five alien species of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov origins and 1 species – a representative of the Lake Baikal fauna - were registered. Differences in the species composition and structural characteristics of invaders of macrozoobenthos in the Kama and Volga reservoirs were shown. It was noted that mollusks of the genus *Dreissena* dominate in biomass in most of the studied biotopes. Three types of coenotic complexes of alien species have been identified: psammophilic profundal, characteristic for the Nizhnekamsk Reservoir and the Volgo-Kamsky and Kamsky reaches of the Kuibyshev Reservoir; the psammophilic coastal in Nizhnekamsk Reservoir; and the psammophilic coastal in Votkinsk and Kama reservoirs.

Key words: macrozoobenthos, alien species, coenotic complexes, reservoirs of the Kama River cascade.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ФЕНОЛОГИЯ *METCALFA PRUINOSA* (SAY, 1830) (AUCHENORRHYNCHA: HEMIPTERA) В НАЦИОНАЛЬНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМЕНИ М.М. ГРИШКО НАН УКРАИНЫ

© 2021 Кушнир Н.В.^{а, *}, Бондарева Л.М.^{б, **}

^а Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины, Киев 01014, Украина

^б Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев 03041, Украина
e-mail: *crocusnat8@gmail.com; **lnubip69@gmail.com

Поступила в редакцию 25.03.2021. После доработки 04.11.2021. Принята к публикации 23.11.2021

В мае 2016 г. на территории ботанико-географического участка «Дальний Восток» в Национальном ботаническом саду им. М.М. Гришко НАН Украины впервые были зафиксированы личинки инвазивного вида *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830). За пять лет наблюдений насекомое распространилось на другие участки ботанического сада и примыкающих территорий, где достигло значительной численности. Пока это самая северная точка обнаружения насекомого на территории Украины. Исследован диапазон кормовых растений *M. pruinosa*. Вид обитает на большом количестве декоративных и синантропных растений, на плодовых и овощных культурах, которые относятся к 80 видам из 55 семейств. Наиболее подверженными заселению цикадкой цитрусовой оказались семейства: *Rosaceae* – 18 видов, *Aceraceae* – 5 видов, *Oleaceae* – 4 вида растений. Установлено, что *M. pruinosa* имеет одно поколение в году. В первой декаде мая наблюдается появление личинок цикадки. Первые имаго зафиксированы в начале или середине июля в зависимости от метеорологических условий года. Полное исчезновение взрослых особей происходит в конце августа. Развитие насекомого ограничивается минимальной температурой воздуха 17–20 °С. В дальнейшем необходим мониторинг и всесторонний анализ различных факторов, которые могут влиять на появление, распространение и выживание *M. pruinosa* на новых территориях.

Ключевые слова: *Metcalfa pruinosa*, распространение, кормовые растения, фенология, Украина.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-97-105

Введение

Глобализация и рост торговли приводят к более высокому риску случайного вторжения чужеродных видов в новые районы [Mooney, 2005]. Из литературных источников известно о появлении, увеличении численности и расширении ареала представителей цикадовых (Auchenorrhyncha: Hemiptera), в том числе, за счёт новых инвазионных видов, таких как цикадка цитрусовая, или белая (*Metcalfa pruinosa* Say), цикадка японская виноградная (*Arboridia kakogawana* Mats.), цикадка горбатка-буйвол (*Stictocephala bupalus* F.) [Радионовська, 2014; Porova et al., 2019]. В трансформированной среде в наибольшей степени проявляются агрессивные качества видов-инвайдеров. Они изменяют свой ареал, продвигаются на север, появляются в локальных

«пятнах» благоприятной для них среды – в городских условиях, вдоль транспортных путей, на дачных участках – и наносят серьёзные повреждения кормовым растениям, что приводит к потере экосистемами их устойчивости к любым воздействиям [Масляков, Ижевский, 2011]. Одним из таких фитофагов, хорошо адаптирующихся к новым условиям, является *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Hemiptera: Flatidae).

Насекомое имеет происхождение из Северной Америки [Dean, 1961]. *M. pruinosa* попала в Северную Италию в 1970-х гг. [Dlabola, 1981] и быстро распространилась по всей Италии на Сицилию и Сардинию, вскоре в другие европейские страны. Обнаружена в Закавказье, Анатолии, на Корейском полуострове [Zangheri, Donadini, 1980; Duso,

Pavan, 1987; della Giustina, Navarro, 1993; Lauterer, Malenovsky, 2002; Karsavuran, Güçlü, 2004; Михајловић, 2007; Trenchev et al., 2007; Gnezdilov, Sugonyaev, 2009; Lee, Wilson, 2010; Kim et al., 2010; Chireceanu, Gutue, 2011; Абдрахманова, Собина, 2017, Абдрахманова и др., 2018].

Хотя *M. pruinosa* не имеет большого экономического значения в США [Wilson, Lucchi, 2001], она привлекает внимание энтомологов в Европе из-за своей способности достигать значительной численности, питаясь на широком спектре растений, в том числе имеющих сельскохозяйственное значение [Wilson et al., 1994, Vagnoli, Lucchi, 2000].

В Украине единичные особи *M. pruinosa* впервые были обнаружены на растениях айланты высочайшего (*Ailanthus altissima*) в Одессе в 2011 г. [Ужевская и др., 2012]. Через несколько лет на приусадебных участках в Одесской обл. была отмечена устойчивая популяция *M. pruinosa* на различных видах растений местной флоры [Ророва et al., 2019]. В 2016 г. единичные особи насекомого впервые были обнаружены на ботанико-географическом участке «Дальний Восток» в Национальном ботаническом саду (НБС) имени М.М. Гришко НАН Украины [Кушнір, 2019]. Из литературных источников известно, что *M. pruinosa* отмечена также в фауне Донбасса и Крыма [Мартынов, Никулина, 2018; Стрюкова, Стрюков, 2020].

Учитывая возможность особой опасности *M. pruinosa* как вида-инвайдера для растений, произрастающих в экстремальных для них антропогенно изменённых условиях, было признано целесообразным изучить особенности распространения, фенологии вида и диапазон кормовых растений в условиях НБС им. М.М. Гришко НАН Украины, имеющего обширную коллекцию интродукционных растений.

Материал и методика

Объектом исследований была цикадка цитрусовая, или белая, – *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830). Наблюдение за развитием и активностью распространения насекомого проводили в Национальном ботаническом саду им. Н.Н.

Гришко Национальной Академии Наук Украины (НАНУ) и прилегающих к нему территорий в вегетационные сезоны 2016–2020 гг. На протяжении 70-летнего периода на ботанико-географическом участке «Дальний Восток» путём интродукции растений по аналогии с природными растительными ассоциациями был искусственно создан участок хвойно-широколиственных лесов площадью 6.0 га, где еженедельно проводился мониторинг на наличие вредителя всех видов растений. Работа выполнялась методом маршрутных осмотров, а также с использованием жёлтых липких ловушек (Takitraps 25 × 10 см ТОВ «Биотех Систем Украина). Виды растений, на которых были обнаружены яйца, личинки, взрослые особи, восковые нити или появление медвяной росы, были отмечены как кормовые растения вредителя.

Степень поражения растений определяли по трёхбальной шкале: незначительное (присутствие следов пребывания цикадки на площади, составляющей до 25% поверхности растения), среднее (площадь поражения 25–50%), значительное (более 50%) [Ужевская и др., 2012].

Для изучения фенологии *M. pruinosa* были отобраны интродукционные деревья и кустарники ботанического сада. Каждые 15 дней на протяжении вегетационного сезона, случайным образом срезали двадцать веток деревьев (длиной около 25 см), помещали их в полиэтиленовые пакеты и передавали в лабораторию для определения всех стадий *M. pruinosa* и наблюдения за их развитием. Также на ботанико-географическом участке «Дальний Восток» в насаждениях были размещены жёлтые липкие ловушки для мониторинга динамики лёта цикадки цитрусовой.

Идентификация взрослых особей и личинок, принадлежащих инвазивному виду *M. pruinosa*, была легко осуществлена из-за их отличительных признаков, широко описанных в литературе [Карпун, 2015].

Результаты и их обсуждение

В мае 2016 г. на территории Национального ботанического сада им. М.М. Гришко НАНУ (г. Киев) на ботанико-географическом

участке «Дальний Восток» (50°24'45.61" с. ш., 30°33'44.1" в. д.) впервые обнаружен инвазивный вид цикадка цитрусовая *Metcalfa pruinosa*. Распространение насекомого началось с южной части, которая граничит с тепличным комплексом «Зелёного строительства». Именно под забор, граничащий с ботаническим садом, выставляются повреждённые растения для обработки. Мы считаем, что из повреждённых растений тепличного хозяйства инвазивный вид проник на территорию ботанического сада.

В вегетационные сезоны 2017–2020 гг. был проведён мониторинг растений, заселённых цикадкой цитрусовой. Установлено, что насекомое обитает преимущественно на синантропных, а также интродукционных декоративных видах растений ботанико-географического участка Дальнего Востока, плодовых и овощных культурах, что подтверждает его широкую полифагию [Ужевская и др., 2012; Замоиталов и др., 2016].

Распространение вида по территории ботанического сада происходило постепенно. В

первую очередь личинки насекомого появились на дикорастущих почвопокровных растениях флоры Украины. Среди 13 семейств наиболее заселёнными цикадкой оказались 8 видов дикорастущих растений, а именно: *Conium maculatum*, *Aegopodium podagraria* L., *Adenocaulon adhaerescens* Maxim, *Impatiens nolitangere* L., *Humulus lupulus* L., *Geum urbanum* L., *Urtica dioica* L. и *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. Все остальные растения заселялись средне или слабо (табл. 1).

Спустя три-четыре недели личинок и имаго *M. pruinosa* наблюдали на интродукционных кустарниках и нижних ярусах деревьев, а также лианах флоры участка «Дальний Восток». Наиболее повреждёнными цикадкой оказались представители семейств: *Celastraceae*, *Fabaceae* и *Oleaceae* (табл. 2).

В 2019–2020 гг. произошло вторжение насекомого в юго-западную часть ботанического сада на другие участки. В первую очередь оно было обнаружено на травянистых многолетниках: *Amaranthus blitoides* Watson, S., *Amaranthus retroflexus* L., *Arctium lappa* L.,

Таблица 1. Дикорастущие растения, заселённые *M. pruinosa* на ботанико-географическом участке «Дальний Восток» в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАНУ (г. Киев), 2016–2020 гг.

Семейство	Вид		Заселённость
	Латинское название	Русское название	
<i>Apiaceae</i>	<i>Conium maculatum</i> L.	Болиголов пятнистый	+++
	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	Сныть обыкновенная	+++
<i>Asteraceae</i>	<i>Adenocaulon adhaerescens</i> Maxim	Прилипало пристающее	+++
<i>Balsaminaceae</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	Недотрога обыкновенная	+++
<i>Brassicaceae</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i> L.	Пастушья сумка обыкновенная	++
<i>Cannabaceae</i>	<i>Humulus lupulus</i> L.	Хмель обыкновенный	+++
<i>Equisetaceae</i>	<i>Equisetum arvense</i> L.	Хвощ полевой	+
<i>Fabaceae</i>	<i>Medicago lupulina</i> L.	Люцерна хмелевидная	+
	<i>Trifolium pratense</i> L.	Клевер луговой	++
<i>Lamiaceae</i>	<i>Lamium purpureum</i> L.	Яснотка пурпурная	+
	<i>Lamium album</i> L.	Яснотка белая	+
	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Будра плащевидная	+
<i>Rosaceae</i>	<i>Geum urbanum</i> L.	Гравилат городской	+++
<i>Rubiaceae</i>	<i>Galium aparine</i> L.	Подмаренник цепкий	++
<i>Urticaceae</i>	<i>Urtica dioica</i> L.	Крапива двудомная	+++
<i>Violaceae</i>	<i>Viola odorata</i> L.	Фиалка душистая	+
<i>Vitaceae</i>	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	Девичий виноград пятилисточковый	+++

Примечание: + – слабая заселённость; ++ – средняя заселённость; +++ – сильная заселённость.

Таблица 2. Интродукционные виды растений флоры Дальнего Востока, заселённые *M. pruinosa* на ботанико-географическом участке «Дальний Восток» в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАНУ (г. Киев), 2016–2020 гг.

Семейство	Вид		Заселённость
	Латинское название	Русское название	
<i>Aceraceae</i>	<i>Acer mono</i> Maxim.	Клён моно	+
	<i>Acer mandshuricum</i> Maxim.	Клён маньчжурский	++
	<i>Acer pseudosieboldianum</i> (Pax) Kom.	Клён ложнозибольдов	+
	<i>Acer negundo</i> L.	Клён ясенелистный	++
	<i>Acer tataricum</i> L.	Клён татарский	+++
<i>Actinidiaceae</i>	<i>Actinidia arguta</i> (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq	Актинидия острая	+
	<i>Actinidia kolomikta</i> (Maxim. & Rupr.) Maxim.	Актинидия коломикта	+
<i>Araliaceae</i>	<i>Aralia cordata</i> Thunb.	Аралия сердцевидная	++
	<i>Eleutherococcus senticosus</i> (Rupr. & Maxim.) Maxim.	Элеутерокок колючий	+++
<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Lonicera maximowiczii</i> (Rupr.) Regel.	Жимолость Максимовича	+
	<i>Lonicera maackii</i> (Rupr.) Herd.	Жимолость Маака	+
<i>Celastraceae</i>	<i>Euonymus maackii</i> Rupr.	Бересклет Маака	+++
	<i>Euonymus maximowicziana</i> Prokh.	Бересклет Максимовича	+++
<i>Fabaceae</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Робиния лжеакация	++
<i>Oleaceae</i>	<i>Fraxinus rhynchophylla</i> Hance.	Ясень носолистный	++
	<i>Syringa amurensis</i> Rupr.	Сирень амурская	+++
	<i>Syringa wolfii</i> Schneid.	Сирень Вольфа	+++
<i>Polygonaceae</i>	<i>Reynoutria sachalinense</i> Fisch.	Гречиха сахалинская	+
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Clematis manschurica</i> Rupr.	Ломонос маньчжурский	++
	<i>Clematis vitalba</i> L.	Ломонос винограднолистный	++
<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus maackii</i> (Rupr.) Kom. & Aliss.	Черёмуха Маака	+
	<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	Шиповник морщинистый	++
	<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt.	Кизильник черноплодный	+
	<i>Crataegus pinnatifida</i> Bunge.	Боярышник перистонадрезанный	+
<i>Ulmaceae</i>	<i>Pyrus communis</i> L.	Груша обыкновенная	+
	<i>Ulmus pumila</i> L.	Вяз приземистый	+
<i>Vitaceae</i>	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i> (Maxim.)	Виноградовник короткоцветконожковый	+
	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	Виноград амурский	+

Примечание: + – слабая заселённость; ++ – средняя заселённость; +++ – сильная заселённость.

Chenopodium album L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Bromus* sp., *Hypericum* sp., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Phytolacca americana* L., *Plantago* sp., *Setaria* sp., *Pteridium aquilinum* L., *Verbascum* sp., *Solanum nigrum* L., *Viola arvensis* Murray. Постепенно личинки и имаго цикадки распространились на соседние ботанико-географические участки и были обнаружены на таких декоративных растениях, как

Hedera helix L., *Cornus mas* L., *Swida alba* (L.) Opiz, *Thuja occidentalis* L., *Jasminum fruticans* L., *Chaenoméles japonica* Thunb., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.

Отмечено повреждение насекомым в ботаническом саду плодовых культур: *Juglans regia* L., *Actinidia chinensis* Plan., *Vitis vinifera* L., *Viburnum opulus* L., *Rubus fruticosus* L., *Rubus idaeus* L., *Pyrus communis* L. *Prunus amer-*

icana Marsh., *Prunus persica* L., *Prunus armeniaca* L., *Prunus cerasus* L. Также обнаружена цикадка на кормовых и сельскохозяйственных растениях: *Capsicum annuum* L., *Brassica oleracea* L., *Lycopersicon* sp., *Solanum melongena* L.

Наблюдение за распространением *M. pruinosa* было произведено и за пределами ботанического сада на прилегающей к нему территории (в частном секторе). В 2019 г. отмечено вторжение насекомого на плодовые и декоративные деревья, кустарники, лианы и овощные культуры частных домов.

Таким образом, за несколько лет *M. pruinosa* распространилась за пределы первичного очага. Массовое размножение вредителя наблюдалось на всех обследованных участках ботанического сада и прилегающих к нему территорий.

Цикадка цитрусовая была обнаружена на 28 видах сорных растений из 27 семейств. На деревьях, кустарниках и лианах вид выявлен на 52 видах растений из 28 семейств. Наиболее заселёнными этим насекомым оказались такие семейства: *Rosaceae* – 18 видов растений, *Aceraceae* – 5 видов, *Oleaceae* – 4 вида, *Lamiaceae* – 3 вида, *Fabaceae* – 3 вида, *Amaranthaceae*, *Apiaceae*, *Araliaceae*, *Balsamina-*

ceae, *Cornaceae*, *Plantaginaceae*, *Vitaceae* – по 2 вида.

При осмотрах менее заселёнными фитофагом оказались растения 10 семейств, а именно: *Apiaceae*, *Aceraceae*, *Araliaceae*, *Asteraceae*, *Balsaminaceae*, *Cannabaceae*, *Celastraceae*, *Oleaceae*, *Rosaceae*, *Urticaceae*.

Таким образом, общее количество кормовых растений *M. pruinosa* составило 80 видов, принадлежащих к 55 семействам.

Зимует *M. pruinosa* в стадии яйца, которое откладывает в трещины коры деревьев и кустарников [della Giustina, Navarro, 1993]. Этот факт, несомненно, способствовал ее проникновению в Европу, в том числе в Украину с декоративными кустарниками. Представители *Auchenorrhyncha* часто откладывают яйца, которые трудно обнаружить, поэтому они часто ускользают от фитосанитарного мониторинга [Arzone et al., 1986].

В годы исследований развитие цикадки длилось с мая по август. Дневная и ночная температура воздуха, количество осадков и их продолжительность имели решающее значение в темпах развития насекомого. В первой декаде мая наблюдали появление первых личинок *M. pruinosa* на растениях. В этот период минимальная дневная температура со-



Рис. 1. Личинка и колония *M. pruinosa*. Национальный ботанический сад им. М.М. Гришко НАН Украины (г. Киев). Фото авторов.

ставляла около 20 °С, а минимальная ночная около 17 °С, осадков выпало 50 мм. В дальнейшем с увеличением температуры воздуха численность личинок вредителя возрастала. Личинки малоподвижны и не уходят далеко от того места, где впервые начали питаться. Однако, сильные порывы ветра способствуют распространению насекомого. Личинки белого цвета и разной степени опушения, питаются соком растений, обильно выделяют восковой налёт (нити) белого цвета, напоминающий тонкий слой ваты (рис. 1)

Развитие личинок занимает около двух месяцев, проходя пять стадий. Последние две личиночные стадии обладают способностью прыгать.

Первые имаго появляются в начале или середине июля в зависимости от метеорологических условий сезона, при минимальной ночной температуре 22 °С и дневной 26 °С. Со второй декады июля количество взрослых особей увеличивалось, и в конце месяца численность имаго втрое превышала численность личинок. Взрослые особи живут несколько недель и в начале августа становятся полностью зрелыми (рис. 2). Самцы и самки издают призывные сигналы днём и особенно интенсивно ночью, когда происходит совокупление и откладка зимних яиц.



Рис. 2. Имаго *M. pruinosa*. Национальный ботанический сад им. М.М. Гришко НАН Украины (г. Киев). Фото авторов.

Исчезновение личинок зафиксировано в конце июля – начале августа. В первой декаде августа наблюдалось уменьшение численности имаго и продолжался этот процесс до конца августа, при снижении ночной температуры воздуха ниже 17 °С. Исключением были 2018 и 2020 гг. В эти годы в первой декаде сентября среднесуточная температура воздуха превышала норму (13.9 °С), и составляла в среднем 17.3–18.4 °С, а также отсутствие осадков в этот период благоприятно отразилось на продолжительности жизни *M. pruinosa* до середины сентября. Следует отметить, что в 2019 г. метеорологические условия также повлияли на сроки развития цикадки. Из-за обильных дождей и понижения температуры воздуха в третьей декаде июля и первой декаде августа численность насекомого значительно сократилась. Полное исчезновение имаго наблюдали уже в середине августа.

Следовательно, в условиях Киева, *M. pruinosa* имеет одно поколение, которое длится с мая по август (рис. 3). Развитие насекомого ограничивается минимальной температурой воздуха 17–20 °С и значительным количеством осадков.

Инвазия и распространение *M. pruinosa* на территории Украины влечёт за собой множество негативных последствий для растений. Основная проблема заключается в том, что цикадка цитрусовая питается на многих растениях, их более 300 видов (деревья, кустарники, сельскохозяйственные культуры). Питание вредителя обычно не приводит к деформации листьев, но тургор снижается, растение ослабляется, наблюдается усыхание побегов и опадение плодов. Ухудшается внешний вид поврежденного растения из-за клейких выделений белого цвета, которые держатся на протяжении вегетационного сезона. На них поселяются сажистые грибы, препятствующие нормальному фотосинтезу [Баранець, 2016; Замойталов и др., 2016; Popova et al., 2019]. В процессе питания личинок и взрослых особей растения формируют неполноценные или деформированные семена, которые не способны к развитию следующего поколения. Это приводит к значительному уменьшению или даже отсутствию проростков растений. Например, такое явление

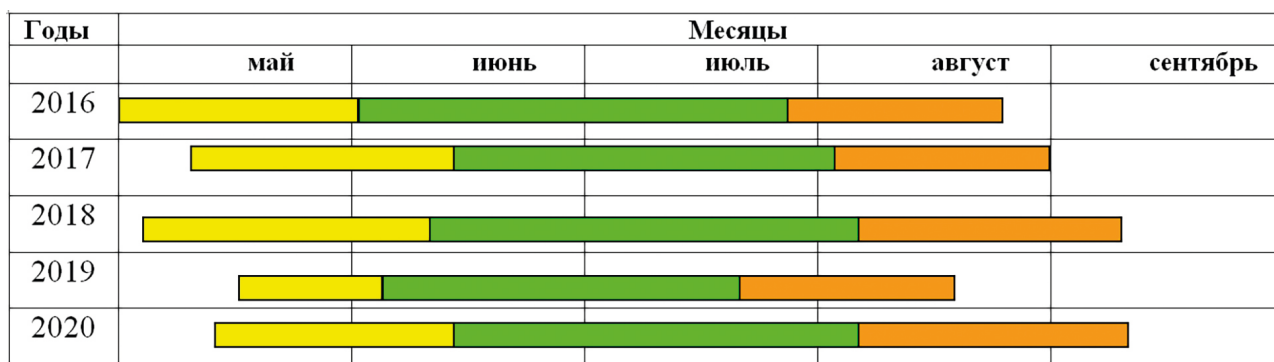


Рис. 3. Фенологические спектры развития *M. pruinosa* в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко. ■ начало развития (единичные особи), ■ развитие, ■ отмирание.

ние мы наблюдали у растений флоры ботанического участка «Дальний Восток»: *Lonicera*, *Euonymus*, *Syringa*, *Reynoutria*, *Cotoneaster*, *Aralia*, *Eleutherococcus*, *Clematis*. И наконец, не исключена возможность передачи вирусов и микоплазм от заражённых растений к здоровым.

Таким образом, *M. pruinosa* является новым инвазивным видом для Киева, а это пока самая северная точка обнаружения насекомого на территории Украины и возможно соседних стран. Одной из возможных причин распространения *M. pruinosa* в Украине могут быть климатические изменения, недостаточные карантинные меры и случайный перенос людьми. Активному распространению насекомого на участках ботанического сада способствовали малоснежные и тёплые зимы, засушливые вёсны и незначительное количество осадков в весенний и летний периоды. Исключением был 2019 г., что привело к уменьшению численности цикадки. Более тёплый климат последних десятилетий предоставляет новые возможности насекомым для знакомства с регионами, где до недавнего времени интродуцированные виды не могли выживать. Это подтверждается увеличением количества данных по расширению площадей встречаемости различных видов членистоногих, которые происходят из южных регионов [Parmesan et al., 1999; Bondareva et al., 2017; Bondareva, Chumak, 2018, 2020]. В дальнейшем необходим мониторинг и всесторонний анализ различных факторов, которые могут повлиять на появление, распространение и выживание *M. pruinosa* на новых территориях.

Финансирование работы

Анализ данных по распространению вида и Исследование проведены в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко Национальной Академии Наук Украины в отделе природной флоры в рамках государственного задания по научной теме НДР 401-ПФ «Ботанико-географические основы охраны флористического разнообразия *ex situ* и формирование интродукционных популяций растений» № 0120U000174 («Ботаніко-географічні засади охорони флористичного різноманіття *ex situ* та формування інтродукційних популяцій рослин»).

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

- Абдрахманова А.С., Собина А.Ю. Инвазийный вид *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830), его распространение и возможности контроля его численности // Молодой учёный. 2017. № 48. С. 142–145.
- Абдрахманова А.С., Собина А.Ю., Яковчук В.А., Падалка С.Д., Пачкин А.А., Балахнина И.В. Меткалфа (*Metcalfa pruinosa* Say – инвазийный вид в Краснодарском крае. Возможность его мониторинга // Научно-методический журнал «Наука и образование: новое время». 2018. № 6 (13). С. 7–10.
- Баранець Л.О. Сисні шкідники // Садівництво по-українськи. 2016. № 3 (15). С. 68–71.

- Замотайлов А.С., Щуров В.И., Белый А.И. Цикадка белая – новая угроза сельскому и лесному хозяйству на юге России // *Насекомые вредители. Защита зелёных насаждений, защита леса*. 03.08.2016.
- Карпун Н.Н. Руководство по определению новых видов вредителей декоративных древесных растений на Черноморском побережье Кавказа. Сочи, 2015. 78 с.
- Кушнір Н.В. Інвазійний вид *Metcalfa pruinosa* Say у Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України // Стратегії збереження рослин у ботанічних садах та дендропарках. Міжнародна наукова конференція (25–27 лютого 2019 р.) з нагоди 90-річчя від дня народження д. б. н., проф. Т.М. Черевченко. Київ: Ліра-К, 2019. С. 278–279.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. Первая находка инвазивного вида *Metcalfa pruinosa* (SAY, 1830) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Flatidae) в фауне Донбасса // *Промышленная ботаника*. 2018. Вып. 18. С. 54–62.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 289 с.
- Радіоновська Я.Е., Діденко Л.В. Інвазія та особливості розвитку цикадки японської виноградної *Arboridia kakogawana* Mats. на виноградниках Криму // *Карантин і захист рослин*. 2014. № 8. С. 5–7.
- Стрюкова Н.М., Стрюков А.А. Новые данные об инвазивных насекомых в республике Крым // *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2020. № 4 (157). С. 56–66. <https://doi.org/10.36305/2712-7788-2020-4-157-56-66>.
- Ужевская С.Ф., Попова Е.Н., Рыжко В.Е. Белая цикадка (*Metcalfa pruinosa* Say, 1830) в Одессе // *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Фітопатологія та ентомологія»*. 2012. № 11. С. 123–133.
- Arzone A., Vidano C., Alma A. Auchenorrhyncha introduced into Europe from the Nearctic region: Taxonomic and phytopathological problems // In: Wilson M.R. & Nault L.R. (eds.): *Proc. 2nd Int. Workshop on Leafhoppers and Planthoppers of Economic Importance*, held Provo, Utah USA, 28th July – 1st August 1986. London: CIE, 1986. P. 3–17.
- Bagnoli B.A., Lucchi A. Dannosità e misure di controllo integrato // In: A. Lucchi (Editor). *La Metcalfa negli ecosistemi italiani*. Agenzia Regionale per lo Sviluppo e l'Innovazione nel settore Agricolo-forestale. Firenze, Italy, 2000. 163 pp.
- Bondareva L.M., Chumak P.Y., Bondarev S.I. Revealing the Sustainable Population of *Pentamerismus taxi* (Acari, Tenuipalpidae) Outside the Zone of its Natural Habitation in Ukraine // *Vestnik zoologii*. 2017. Vol. 51. No. 5. P. 435–438. DOI 10.1515/vzoo-2017-0052
- Bondareva L.M., Chumak P.Y. *Pentamerismus taxi* (Haller, 1877) (Acari: Tenuipalpidae): A New Pest in the Conditions of Kyiv // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2018. Vol. 9. No. 1. P. 9–12. DOI: 10.1134/S2075111718010034
- Bondareva L.M., Chumak P.Y. First finding of *Pentamerismus oregonensis* and its abundance (Acari: Tenuipalpidae) on juniper trees in Kyiv, Ukraine // *Persian Journal Acarology*. 2020. Vol. 9. No. 3. P. 299–301. <http://dx.doi.org/10.22073/pja.v9i3.60667>
- Chireceanu C., Gutue C. *Metcalfa pruinosa* (Say) (Hemiptera: Flatidae) identified in a new south eastern area of Romania (Bucharest area) // *Romanian Journal of Plant Protection*. 2011. Vol. 4. P. 28–34.
- Dean H.A., Bailay J.C. A flatidplanthopper, *Metcalfa pruinosa* // *Journal of Economic Entomology*. 1961. Vol. 54. P. 1104–1106.
- della Giustina W., Navarro E. *Metcalfa pruinosa*, un nouvel envahisseur? // *Phytoma – La Défense des végétaux*. 1993. Vol. 451. P. 30–32.
- Dlabola J. *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) eine schadliche nordamerikanische Flatide als Erst fund in der Palaearktis // *Faunistische Abhandlungen – Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*. 1981. Vol. 8. No. 9. P. 91–94.
- Duso C., Pavan F. The occurrence of *Metcalfa pruinosa* (Say) in Italy // *Proc. 6th Auchen. Meeting*. Turin, Italy, 7–11 Sept, 1987. P. 545–552.
- Gnezdilov V.M., Sugonyaev E.S. First record of *Metcalfa pruinosa* (Homoptera: Fulgoroidea: Flatidae) from Russia // *Zoosystematica Rossica*. 2009. Vol. 18. No. 2. P. 260–261.
- Karsavuran Y., Güçlü S. A new pest for Turkey, *Metcalfa pruinosa* Say (Homoptera-Flatidae) // *Turkiye Entomoloji Dergisi*. 2004. Vol. 28. No. 3. P. 209–212.
- Kim Y.Y., Kim M.Y., Hong K., Lee S.H. Outbreak of an exotic flatid, *Metcalfa pruinosa* (Say) (Hemiptera: Flatidae), in the capital region of Korea // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 2011. 14(4). P. 473–478. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2011.06.002>.
- Lauterer P., Malenovsky I. *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) introduced into the Czech Republic (Hemiptera, Flatidae) // *Beiträge zur Zikadenkunde*. 2002. No. 5. P. 10–13.
- Lee H.-S., Wilson S.W. First report of the nearctic flatid planthopper *Metcalfa pruinosa* Say in the republic of Korea (Homoptera: Fulgoroidea) // *Entomological News*. 2010. Vol. 121. No. 5. P. 506–513.
- Mikhajlovic L. *Metcalfa pruinosa* (Say) (Homoptera: Auchenorrhyncha) – a new harmful species for entomofauna of Serbia // *Glasnik Sumarskogo Fakulteta*. 2007. Vol. 95. P. 127–134.
- Mooney H.A. Invasive alien species: the nature of the problem // In: H.A. Mooney, R.N. Mack, J.A. McNeely, L.E. Neville, P.J. Schei, J.K. Waage (Eds.). *Invasive alien species: a new synthesis*. Island Press, 2005. P. 1–15.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming // *Nature*. 1999. Vol. 399. P. 579–583.
- Popova L.V., Bondareva L.M., Polozhenets V.M., Nemeritskaya L.V. Formation of Persistent Population of Invasive Species *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Auchenorrhyncha: Flatidae) in the South of Ukraine // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. No 1. P. 48–51. <https://doi.org/10.1134/S2075111719010132>.
- Trenchev G., Ivanova I., Nicolov P., Trencheva K. *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Homoptera, Flatidae) a species new to the Bulgarian fauna // *Plant Science*. 2007. Vol. 34. No. 3. P. 195–198.

- Wilson S.W., Denno R.F., Mitter C., Wilson M.R. Evolutionary patterns of host plant use by delphacid planthoppers and their relatives // In: R.F. Denno and T.J. Perfect (Editors). *Planthoppers: their Ecology and Management*. Chapman and Hall, Inc., New York, 1994. P. 7–113.
- Wilson S.W., Lucchi A. Aspetti sistematici, corologici, ecologici // In: A. Lucchi (Editor). *La Metcalfa negli ecosistemi italiani*. Agenzia Regionale per lo Sviluppo e l'Inno - vazione nel settore Agricolo-forestale. Firenze, Italy, 2000. P. 13–28.
- Wilson S.W., Lucchi A. Distribution and ecology of *Metcalfa pruinosa* and associated planthoppers in North America (Homoptera: Fulgoroidea) // *Atti dell'Accademia Nazionale Italiana di Entomologia. Rendiconti Anno*. 2001. Vol. 49. P. 21–130.
- Zangheri S., Donadini P. Comparsa nel Veneto di un omottero neartico: *Metcalfa pruinosa* Say (Homoptera, Flatidae) // *Redia*. 1980. Vol. 63. P. 301–305.

PROPAGATION, TROPHIC CONNECTION AND PHENOLOGY OF *METCALFA PRUINOSA* (SAY, 1830) (AUCHENORRHYNCHA: HEMIPTERA) IN N.N. GRYSHKO NATIONAL BOTANICAL GARDEN OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE

© 2021 Kushnir N.V.^{a,*}, Bondareva L. M.^{b,**}

^aN.N. Gryshko National Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv 01014, Ukraine;

^bNational University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv 03041, Ukraine;
e-mail: *crocusnat8@gmail.com; **lnubip69@gmail.com

In May 2016, larvae of the invasive species *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) were recorded for the first time on the territory of the botanical-geographic area 'The Far East' in the N.N. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine in Kyiv. During five years of observations, the insect managed to expand its range to other areas of the Botanical Garden and adjacent territories, where it reached a high population density. It is still the northernmost point of the insect's detection on the territory of Ukraine. The range of *M. pruinosa* host plants was examined. The species lives on a large number of ornamental and synanthropic plants, fruit and vegetable crops which belong to 80 species from 55 families. The most susceptible to colonization by citrus cicada are: *Rosaceae* – 18 species, *Aceraceae* – 5 species, *Oleaceae* – 4 plant species. It has been found out that *M. pruinosa* has one generation per year. In the first decade of May, the appearance of cicada larvae is observed. The first adults are recorded in early or mid-July, depending on the meteorological conditions of the year. The complete disappearance of adults is observed at the end of August. The insect's development is limited by a minimum air temperature of 17–20 °C. In the future, it is necessary to monitor and analyze comprehensively those various factors that may affect the emergence, propagation, and survival of *M. pruinosa* on new territories.

Key words: *Metcalfa pruinosa*, fodder plants, propagation, phenology, Ukraine.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *SOLIDAGO* × *NIEDEREDERI* КНЕК (*ASTERACEAE*) В ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ (ЕВРОПЕЙСКАЯ ЧАСТЬ РОССИИ)

© 2021 Лысенков С.Н.^а, *, Галкина М.А.^б, **

^а Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119234

^б Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва 127276

e-mail: *s_lysenkov@mail.ru; **mawa.galkina@gmail.com

Поступила в редакцию 31.05.2021. После доработки 04.11.2021. Принята к публикации 22.11.2021

Широко распространённый на территории России инвазионный вид *Solidago canadensis* изредка образует гибриды *S.* × *niederederi* с аборигенным видом *S. virgaurea*. Ранее эти находки были известны преимущественно для северо-западных регионов России. На территории города Алексин в августе 2020 г. впервые в Тульской области были найдены растения, по морфологическим признакам отнесённые к гибридам *S.* × *niederederi*. Путём анализа ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1–2 (ITS1–2) было доказано гибридогенное происхождение этих растений. Анализ хлоропластного некодирующего межгенного спейсера *rpl32–trnL* показал, что оба родительских вида могут выступать как в качестве материнского, так и в качестве отцовского, в этой популяции. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что особи *S.* × *niederederi* каждый раз возникают в результате новых событий гибридизации.

Ключевые слова: *Solidago*, инвазионные виды, гибридизация, ITS1–2, *rpl32–trnL*.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-106-113

Введение

В некоторых случаях взаимодействие чужеродных видов с представителями аборигенной флоры приводит к образованию гибридов – так в Европе возникли *Spartina* × *anglica*, *Salvia officinalis* × *S. fruticosa*, *Prunus* × *eminens*, в Америке – *Helianthus debilis* × *H. annuus* [Rieseberg et al., 2007; Aïnouche et al., 2016; Macková et al., 2016; Radosavljević et al., 2016; Salmon et al., 2016]. Уже более пяти лет назад в европейской части России доля гибридов достигла 10% от общего числа инвазионных видов [Виноградова, Майоров, 2015]. Гибридизация увеличивает угрозу исчезновения многих видов в связи с интрогрессией [Levin и др., 1996; Rhymer, Simberloff, 1996; Johnson et al., 2016]. Одной из гипотез, объясняющих успешность растений на новой родине, служит предположение об усилении гибридизации во вторичном ареале [Elton, 1958; Ellstrand, Schierenbeck, 2000].

Североамериканский вид *Solidago canadensis* L. входит в сотню самых агрессивных

видов в России [Дгебуадзе и др., 2018], отмечен в 20 регионах [Vinogradova et al., 2018].

Старейшая находка сбежавшего из культуры *S. canadensis* в Средней России сделана Д.И. Литвиновым в 1880 г. в окрестностях г. Алексин Тульской обл. (хранится в гербарии МГУ, MW0532139), причём указано, что это растение «совершенно одичалое во многих местах». При этом активная инвазия этого вида пошла только в конце XX в. [Виноградова и др., 2010]. Конспект флоры Тульской обл. [Шереметьева и др., 2008] называет этот вид «нечастым по всей области». В настоящее время эти данные следует признать устаревшими – *S. canadensis* образует обширные монодоминантные сообщества на залежах.

В последнее десятилетие в Европе неоднократно отмечался его гибрид с аборигенным золотарником *S. virgaurea* L. – *Solidago* × *niederederi* Khek, 1905 [Karpavičienė, Radušienė, 2016; Skokanová et al., 2020]. Для *S.* × *niederederi* характерно метельчатое соцветие, опушённые побеги и мелкие корзинки, как для

S. canadensis, и крупные розеточные листья в основании побега, как для второго родительского вида – *S. virgaurea*.

В основном находки *S. × niedereideri* происходят из Северной и Восточной Европы (Швеция, Польша, Литва), однако неясно, насколько это говорит о реальном распространении, а не о различиях в степени изученности регионов прицельными поисками этого вида [Skokanová et al., 2020]. В России были найдены подтверждённые генетическим анализом популяции *S. × niedereideri* в Псковской и Калининградской областях [Галкина, Виноградова, 2019, 2020].

Летом 2020 г. несколько особей, сходных по морфологии с *S. × niedereideri*, были обнаружены в пойме р. Оки в г. Алексин Тульской обл. В настоящей работе проведён гене-

тический анализ этих образцов для проверки их гибридной природы.

Материалы и методы

Образцы растений были собраны на золотарниково-разнотравном лугу протяжённостью 550×140 м² в пойме р. Оки в черте города Алексин (54°31'37" с. ш., 37°3'40" в. д.) в августе 2020 г. В этом сообществе было найдено четыре удалённых друг от друга на несколько десятков метров растения, по морфологическим признакам определённые нами как *S. × niedereideri*. Впоследствии в августе-сентябре 2021 г. число обнаруженных особей достигло 20.

Побеги с двух особей, определённых как *S. × niedereideri*, были собраны в гербарий, как и особи родительских видов (*S. virgaurea* и *S.*

Таблица 1. Образцы различных таксонов *Solidago* (предполагаемых гибридов и родительских видов), использованные для молекулярно-генетического анализа.

Номер образца	Номера нуклеотидных последовательностей в ГенБанке		Таксон	Точка сбора и местообитание
	ITS1–2	<i>rpl32–trnL</i>		
Sc_Tu	MZ224518	MZ230669	<i>S. canadensis</i>	Россия, Тульская обл., г. Алексин, луг в пойме р. Оки 54.53° с. ш., 37.06° в. д.
Sc_W	MT376756	MT385320		Россия, Калининградская обл., пос. Шатрово, обочина шоссе 54.85° с. ш., 20.52° в. д.
Sc_P_20a	MK491854	MK474085		Россия, Псковская обл., залежь в окрестности г. Псков 57.80° с. ш., 28.25° в. д.
Sc_P_20b	MK491855	MK474086		
Sn1_Tu	MZ224519	MZ230670	<i>S. × niedereideri</i>	Россия, Тульская обл., г. Алексин, луг в пойме р. Оки 54.53° с. ш., 37.06° в. д.
Sn2_Tu	MZ224520	MZ230671		Россия, Калининградская обл., пос. Шатрово, обочина шоссе 54.85° с. ш., 20.52° в. д.
Sn_W	MT376759	MT385324		Россия, Псковская обл., залежь в окр. г. Псков 57.80° с. ш., 28.25° в. д.
Sn_P_21a	MK491852	MK474082		
Sn_P_21b	MK491853	MK474083		
Sn_P_21c	–	MK474084		
Sv1_Tu	MZ224521	–	<i>S. virgaurea</i>	Россия, Тульская обл., г. Алексин, луг в пойме р. Оки 54.53° с. ш., 37.06° в. д.
Sv2_Tu	MZ224522	MZ230672		Россия, Калининградская обл., пос. Шатрово, обочина шоссе 54.85° с. ш., 20.52° в. д.
Sv_W	MT376766	MT385329		Россия, Псковская обл., залежь в окрестности г. Псков 57.80° с. ш., 28.25° в. д.
Sv_P_19a	MK491849	MK474079		
Sv_P_19b	MK491850	MK474080		
Sv_P_19c	MK491851	MK474081		

canadensis) с того же луга. В настоящее время они хранятся в Гербарии Московского университета (MW 1066857, MW 1066858, MW 1066859, MW 1066856, соответственно). Выделение ДНК проводилось из гербарных образцов с помощью набора Экстран (производства ЗАО «Синтол») (табл. 1). Кроме образцов из г. Алексин, также мы анализировали данные по растениям из Псковской и Калининградской областей, собранные в 2018–2019 гг. [Галкина, Виноградова, 2019; 2020].

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier ThermalCycler (Biorad, США). Для ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1–2 (ITS1–2) использовались праймеры nnc18s10 (прямой) и c26A (обратный) при температуре отжига 50 °С. Для хлоропластного высоковариабельного некодирующего межгенного спейсера *rpl32–trnL* применялись праймеры *rpl32* F (прямой) и *trnL* UAG (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 65 °С по методу Дж. Шоу [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнялась в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводилось на автоматическом секвенаторе в ЗАО «Синтол». Дальнейшая обработка нуклеотидных последовательностей проводилась в программах BioEdit и DNA SP v6. Полученные данные были размещены в базе данных ГенБанк [NCBI, 2021], в которой эти нуклеотидные последовательности можно найти по присвоенным им дополнительным номерам (табл. 1). Дальнейшая обработка данных и построение филогенетических деревьев проводились в программе TCS 1.21.

Результаты и обсуждение

Для образцов *S. × niedereideri* несколько позиций в выравнивании имели нуклеотидные замены, что свидетельствует о гетерозиготности. Также важным моментом является то, что эти неоднозначные прочтения соответствовали нуклеотидным заменам, дифференцирующим родительские виды *S. virgaurea* и *S. canadensis*, что указывает на вероятное гибридогенное происхождение (рис. 1, табл. 2).

При статистической обработке данных все образцы были разделены на аллели (1 и 2). Затем было построено филогенетическое дерево методом UPGMA в программе SplitsTree (рис. 2).

Образцы *S. × niedereideri* разделились по двум крупным кладам. Каждая клада сформировалась по видовой принадлежности и объединила все образцы (представленные обоими аллелями каждый) одного из родительских видов, то есть в первую кладу вошли все образцы *S. canadensis* и половина аллелей *S. × niedereideri*, а во вторую – все образцы *S. virgaurea* и другая половина аллелей *S. × niedereideri*. Каждый образец *S. × niedereideri* оказался представлен в обоих «родительских» кладах – по одному из двух аллелей в каждой. Это подтверждает гибридогенное происхождение образцов *S. × niedereideri* из Алексина и из других популяций.

Что касается хлоропластного межгенного спейсера *rpl32–trnL*, для образца Sn1_Tu он идентичен таковому у *S. canadensis*, а для Sn2_Tu – у *S. virgaurea* (табл. 3). Известно, что хлоропластная ДНК наследуется от материнского растения, поэтому наши данные

Таблица 2. Полиморфизм участка ITS1–2 для образцов *Solidago* из популяции в г. Алексин. Обозначения образцов соответствуют табл. 1.

№ образца	Позиция в выравнивании									
	100	358	390	405	482	523	537	563	565	579-582
Sc_Tu	Y	C	C	C	T	G	T	C	G	G-TG
Sn1_Tu	C	Y	C	M	Y	R	T	C	G	TGCA
Sn2_Tu	C	Y	Y	M	Y	R	T	Y	G	TGYR
Sv1_Tu	C	T	C	A	C	A	T	C	G	T-CA
Sv2_Tu	C	T	C	A	C	A	Y	C	R	T-CA

Примечания: R – A или G, Y – T или C, «-» – делеция.

	360	370	380	390	400					
Sc Tu	CGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAC
Sc W	CGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAC
Sc P 20a	CGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAC
Sc P 20b	CGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAC
Sn1 Tu	YGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAM
Sn2 Tu	YGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAM
Sn W	YGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAM
Sn P 21b	YGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAM
Sn P 21c	YGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAM
Sv1 Tu	TGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAA
Sv2 Tu	TGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAA
Sv W	TGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAA
Sv P 19a	TGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAA
Sv P 19b	TGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAA
Sv P 19c	TGAGGG	CACGT	CTGCC	TGGGC	GTCA	CGCAT	TCGCG	TCGCT	CCCACCA	AAA

Рис. 1. Фрагмент выравнивания участка ITS1–2 для изученных таксонов рода *Solidago*. Условные обозначения: А – аденин, G – гуанин, С – цитозин, Т – тимин, Y – Т или С, М – А или С. Обозначения образцов соответствуют табл. 1.

10.001

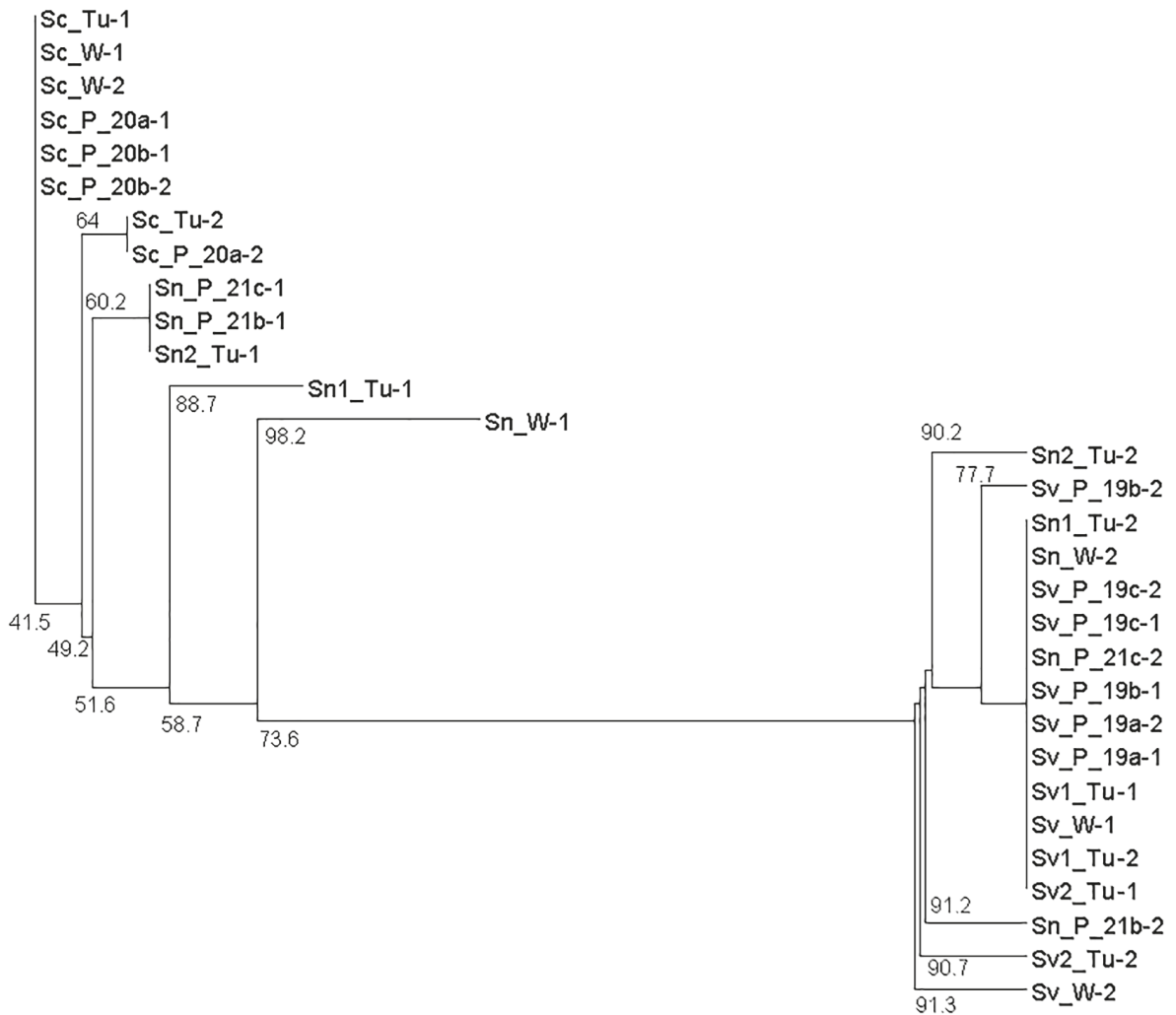


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное методом UPGMA для ядерного участка ДНК ITS1–2 для гибридов *Solidago* × *niederederi* и родительских видов. Обозначения образцов соответствуют табл. 1.

Таблица 3. Полиморфизм участка *rp132-trnL* для образцов *Solidago* из популяции в г. Алексин. Обозначения образцов соответствуют табл. 1

№ образца	Позиция в выравнивании			
	246-282	636 (673)	686-690 (723-724)	842 (876)
Sc_Tu	–	C	TTTTC	A
ScP_20b	–	A	TTTTC	A
Sn1_Tu	–	A	TTTTC	A
Sn2_Tu	TGTCTAAAAGAATAATTCTTGTATTTTCTGAATTCTA	A	T–C	C
Sv2_Tu	TGTCTAAAAGAATAATTCTTGTATTTTCTGAATTCTA	A	T–C	C

говорят о том, что в популяции из Алексина в качестве материнского могут выступать оба вида – *S. virgaurea* и *S. canadensis*. Ранее для польских популяций *S. × niedereideri* было установлено, что оба родительских вида могут выступать в качестве как материнского, так и отцовского [Pliszko, Zalewska-Gałosz, 2016]. В наших предыдущих исследованиях

высокая вариабельность этого хлоропластного участка внутри всех трёх таксонов не позволяла однозначно ответить на этот вопрос [Галкина и Виноградова, 2019; 2020].

Филогенетическое дерево, построенное методом UPGMA для данного участка, представлено на рисунке 3. Один из образцов *S. × niedereideri* из Алексина, а также образец

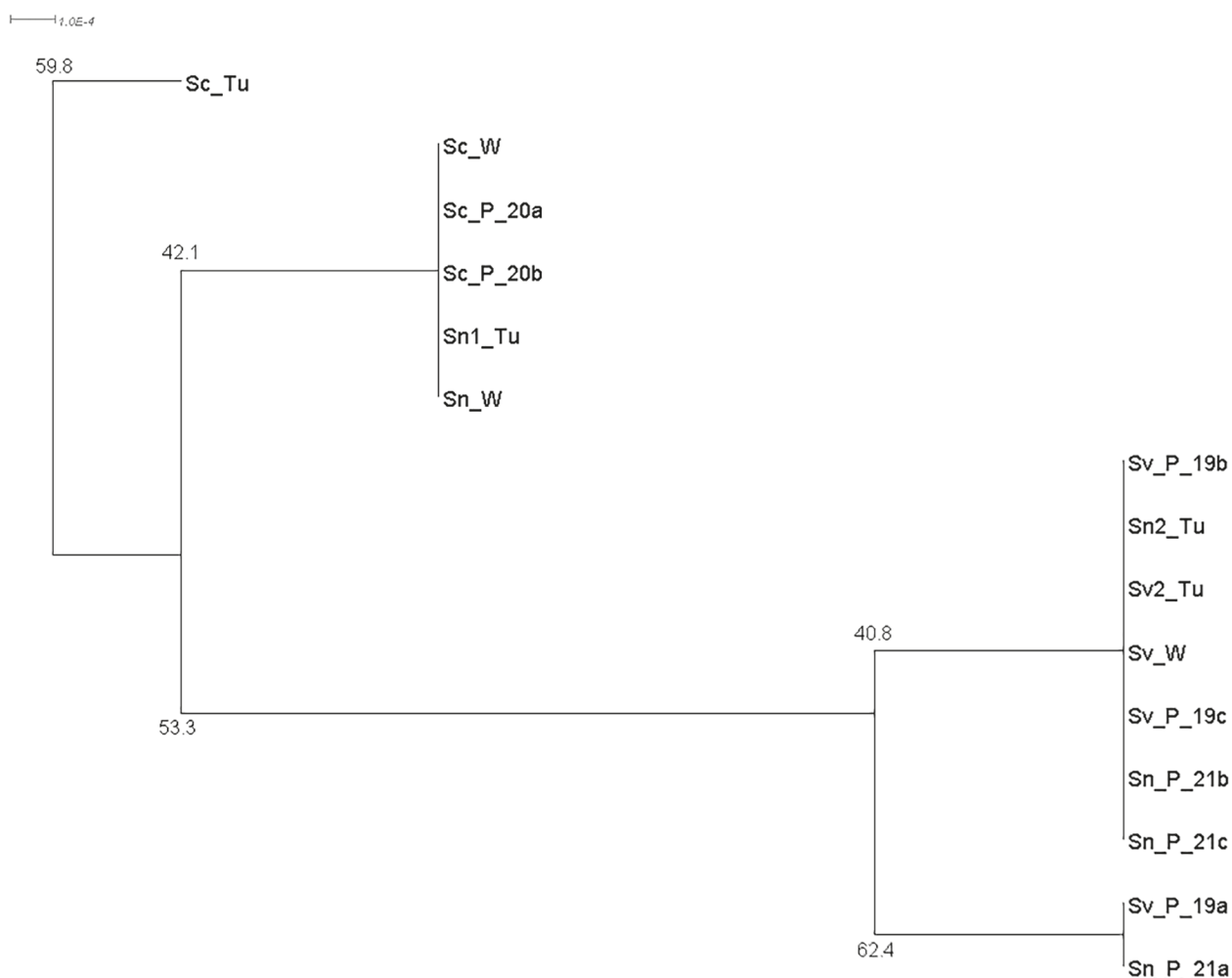


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное методом UPGMA для хлоропластного участка *rp132-trnL* для гибридов *Solidago × niedereideri* и родительских видов *S. canadensis* и *S. virgaurea*. Обозначения образцов соответствуют табл. 1.

из Шатрово (Калининградская обл.) были отнесены в кладу с образцами *S. canadensis* (то есть материнским видом для этих растений являлись особи *S. canadensis*). Образцы из Псковской обл. попали в кладу к образцам *S. virgaurea*, что указывает на то, что *S. virgaurea* является для них материнским видом, а *S. canadensis* – отцовским.

Таким образом, обе исследованные особи золотарников с промежуточной морфологией из Алексина действительно оказались *S. × niedereideri*, причём произошедших в результате разных актов гибридизации родительских видов. Представляется интересным вопрос, может ли *S. × niedereideri* образовывать самоподдерживающиеся популяции или же большинство особей образуются в результате новых актов гибридизации между родительскими видами. В пользу того, что исследуемая популяция из Алексина развивается вторым способом, свидетельствуют два факта: во-первых, две особи, использованные для генетического анализа, имеют разное происхождение, во-вторых, особи расположены в нескольких десятках метрах друг от друга. Впрочем, обнаружение летом 2021 г. большего числа особей снижает ценность второго замечания, но оставляют в силе первое: исследуемая популяция гибридного вида возникла минимум в результате двух актов гибридизации. При этом *S. × niedereideri* способен продуцировать семена, но сведения об их всхожести противоречивы: российские авторы [Галкина, Виноградова, 2019] сообщают, что из более чем 10 000 семян проросли лишь восемь, в то время как польские [Pliszko, Kostrakiewicz-Gierałt, 2017] пишут, что из 200 семян проросли 182. Объяснение этих различий может быть как в разных методиках исследований, так и в разном происхождении образцов: второй результат получен на растениях из Польши, где этот вид, по-видимому, распространён более широко, чем в других местах. Можно предположить, что там появились генотипы, способные к успешному расселению, но эта гипотеза, конечно же, требует дополнительной проверки.

В России подтверждённые генетически находки *S. × niedereideri* известны из Псковской и Калининградской областей, довольно

далеко расположенных от Тульской обл. Также известны находки особей, определяемых морфологически как этот вид, в Тверской [Нотов и др., 2006] и Калужской областях – собрано С.Р. Майоровым [Галкина, Виноградова, 2019], а также, возможно, в Брянской обл. [Панасенко, 2021]. Большинство находок этого вида со всего ареала также представляют собой лишь единичные особи [Skokanová et al., 2020], в отличие от родительских видов. Поэтому, вполне возможно, *S. × niedereideri* присутствует (или периодически возникает в результате гибридизации) и во многих других регионах, но остаётся незамеченным исследователями. В этой связи были бы интересны поиски этого вида в Азии, где также присутствуют оба родительских вида, но сведения о находках *S. × niedereideri* отсутствуют.

В связи с вышеизложенным, представляется интересным вопрос о стратегиях натурализации *S. × niedereideri* в разных регионах, а также об условиях, благоприятствующих гибридизации его родительских видов. Несмотря на то, что последние имеют широко перекрывающиеся сроки цветения и сходный состав посещающих их цветки насекомых [С.Н. Лысенков, Е.Н. Устинова, неопубликованные данные], гибриды всё же довольно редки.

Заключение

S. × niedereideri впервые обнаружен на территории Тульской обл. При этом число находок этого вида в России даже при учёте не до конца проверенных всё ещё не достигает и десятка. Эта находка довольно далека от северо-запада России, где этот гибридный вид, по-видимому, распространён шире.

Анализ ядерного участка ITS 1–2 подтвердил гибридогенное происхождение найденных особей *S. × niedereideri*. Данные по хлоропластному участку *rpl32–trnL* указывают на то, что в популяции из Алексина в качестве материнского вида могут выступать оба родителя – как аборигенный *S. virgaurea*, так и инвазионный *S. canadensis*.

По-видимому, исследуемая популяция *S. × niedereideri* не является самовоспроизводящейся, а входящие в неё особи возникают в

результате новых актов гибридизации родительских видов, широко представленных в фитоценозе.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН (№19–119012390082–6) и ГЗ кафедры биологической эволюции МГУ (№121031600198–2). Благодарим Минобрнауки за поддержку ЦКП «Гербарий ГБС РАН», грант 075-15-2021-678.

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. Длительность lag-фазы как отражение микроэволюции растений во вторичном ареале // Материалы XIII Московского совещания по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера». М.: Макс Пресс, 2015. С. 70–74.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010.

Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные таксоны рода *Solidago* L. в окрестностях города Пскова // Трансформация экосистем. 2019. Т. 2. № 2. С. 62–68.

Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Гибридогенная активность *Solidago* L. в Северо-Восточной Европе // Трансформация экосистем. 2020. Т. 3. № 3. С. 134–147.

Дгебугадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП–100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018.

Нотов А.А., Волкова О.М., Нотов В.А. Находки новых для Тверской области адвентивных растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2006. Т. 111. № 3. С. 51–53.

Панасенко Н.Н. Фотонаблюдения (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/62775775>; <https://www.inaturalist.org/observations/34556181>). Проверено 24.04.2019.

Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербачев А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. Тула, 2008.

Ainouche M., Chelaifa H., Rousseau-Guetin M. et al. Genome merger as evolutionary springboard: Insights from recurrent hybridization and polyploidy in *Spartina* // International Conference on Polyploidy, Hybridization and

Biodiversity. Rovinj: Croatian Biol. Society, 2016. P. 13.

Ellstrand N.C., Shierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proceedings of the American Society of Naturalists. 2000. Vol. 97. No. 13. P. 7043–7050.

Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958.

Johnson M.G., Lang K., Manos P., Golet G.H., Schierenbeck K.A. Evidence for genetic erosion of a California native tree, *Platanus racemosa*, ongoing introgressive hybridization with an introduced ornamental species // Conservation Genetics. 2016. Vol. 17. P. 593–602.

Karpavičienė B., Radušienė J. Morphological and anatomical characterization of *Solidago* × *niederederi* and other sympatric *Solidago* species. Weed Science. 2016. Vol. 64. No. 1. P. 61–70.

Levin D.A., Francisco-Ortega J., Jansen R.K. Hybridization and the extinction of rare plant species // Conservation Biology. 1996 Vol. 10. P. 10–16.

Macková L., Vit P., Ďurišová L., Eliáš P. et al. Hybridization success is largely limited to homoploid *Prunus* hybrids – multidisciplinary approach // International Conference on Polyploidy, Hybridization and Biodiversity. Rovinj: Croatian Biol. Society, 2016. P. 113.

NCBI. Nucleotide. The Nucleotide database is a collection of sequences from several sources, including GenBank, RefSeq, TPA and PDB. Genome, gene and transcript sequence data provide the foundation for biomedical research and discovery. (Интернет-ресурс) // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). Проверено 24.04.2021.

Pliszko A., Kostrakiewicz-Gieralt K. Resolving the naturalization strategy of *Solidago* × *niederederi* (Asteraceae) by the production of sexual ramets and seedlings // Plant Ecology. 2017. Vol. 218. P. 1243–1253.

Pliszko A., Zalewska-Gałosz J. Molecular evidence for hybridization between invasive *Solidago canadensis* and native *S. virgaurea* // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. P. 3103–3108.

Radosavljević I., Bogdanović S., Filipović M. et al. Contrasting patterns of phenotypic and genetic variation in hybrid offspring: causes and consequences // International Conference on Polyploidy, Hybridization and Biodiversity. Rovinj: Croatian Biol. Society. 2016. P. 97.

Rieseberg L.H., Kim S-C., Randell R.A. et al. Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers // Genetica. 2007. Vol. 129. P. 149–165.

Rhymer J.M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1996. Vol. 27. P. 83–109.

Skokanová K., Šingliarová B., Španiel S., Hodálová I., Mered'a P. Tracking the expanding distribution of *Solidago* × *niederederi* (Asteraceae) in Europe and first records from three countries within the Carpathian region // BioInvasions Records. 2020. Vol. 9. P. 670–684.

Salmon A., Boutte J., Rousseau H. et al. How to detect duplicated sequences within highly polyploid species without any reference? An introduction to the use of the Pyro- and Illu-haplotyper pipelines for *Spartina*

genomics // International Conference on Polyploidy, Hybridization and Biodiversity. Rovinj: Croatian Biol. Society. 2016. P. 29.

Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angio-

sperms: the tortoise and the hare III // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94. No. 3. P. 275–288.

Vinogradova Yu., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. P. 1931–1943.

FIRST FINDING OF *SOLIDAGO* × *NIEDEREDERI* IN TULA OBLAST (EUROPEAN PART OF RUSSIA)

© 2021 Lysenkov S. N.^{a, *}, Galkina M. A.^{b, **}

^a Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia;

^b N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 127276, Russia;

e-mail: *s_lysenkov@mail.ru; **mawa.galkina@gmail.com

Invasive plant species *Solidago canadensis*, widespread in Russia, occasionally forms hybrids *S.* × *niederederi* with the native species *S. virgaurea*. Previous findings of this hybrid were known mainly for the North-Western regions of Russia. Plants, morphologically similar to *S.* × *niederederi*, were found in August 2020 in the city of Aleksin in the Tula region. The hybrid origin of these plants was proved by the analysis of the nuclear ribosomal internal transcribed spacer 1–2 (ITS1–2). Analysis of the chloroplast non-coding intergenic spacer *rpl32–trnL* showed that both parent species could act as both maternal and paternal ones in the same population. The available data suggest that individuals of *S.* × *niederederi* arise every time as a result of new hybridization events.

Keywords: *Solidago*, invasive species, hybridization, ITS1–2, *rpl32–trnL*.

***HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) В Г. МОСКВЕ И Г. ЯЛТЕ: ЕЁ КОНКУРЕНЦИЯ С НАТИВНЫМИ ВИДАМИ КОКЦИНЕЛЛИД И ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОИДОВ НА ЕЁ ЧИСЛЕННОСТЬ**

© 2021 Романов Д.А.^а, *, Матвейкина Е.А.^б, **

^а Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119333, Россия

^б Всероссийский национальный научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия «Магарач»
РАН, Ялта 298600, Россия
e-mail: *dromanov_16@mail.ru; **holen-19@mail.ru

Поступила в редакцию 24.09.2020. После доработки 12.11.2021. Принята к публикации 19.11.2021

Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* – инвазионный вид, стремительно распространяющийся по всему миру. Занимая новые территории, *H. axyridis* нередко вызывает снижение биоразнообразия местных видов кокцинелл, конкурируя с ними за пищевые ресурсы. Проведено сравнение *H. axyridis* с шестью видами божьих коровок по соотношению численности особей и степени заражённости паразитоидами. В г. Москве наиболее распространённым видом божьих коровок оказалась *Adalia bipunctata* (67.1%), *H. axyridis* занимает второе место (16.5%). Общая заражённость паразитоидами куколок *H. axyridis* составляет 1.8% в г. Москве и 12.2% в г. Ялте. Заражённость паразитоидами других видов божьих коровок в г. Москве значительно выше: от 11.0% до 36.4%. Таким образом, паразитоиды эффективно регулируют численность местных видов божьих коровок, но оказывают незначительное влияние на численность инвазионного вида *H. axyridis*.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, Tetrastichinae, кокцинеллы, инвазионный вид, паразитизм.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-114-133

Введение

Естественный ареал *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) охватывает Россию (юг Сибири, Дальний Восток), Японию, Корею, Китай, Северный Вьетнам, Монголию, Восточный Казахстан [Андрианов и др., 2018]. Вид обитает преимущественно на лиственных деревьях и кустарниках, реже на хвойных деревьях и травянистой растительности [Савойская, 1983а; Кузнецов, 1991; Странишевская и др., 2018]. Будучи известен как прожорливый хищник, питающийся различными видами тлей, и встречающийся на значительной части ареала в большом количестве, этот вид был неоднократно использован в качестве агента биологического контроля во многих странах мира. В Северной Америке первые выпуски жуков стали проводиться в США с 1916 г. [Iablokoff-Khnzorian, 1982], в Евразии интродукции *H. axyridis* начались в СССР с 1937 г. [Ижевский, 1990], в Западной Европе (во Франции) – с

1982 г. [Ipert, Bertand, 2001], в Южной Америке (в Аргентине) – с 1986 г. [Routtsma et al., 2008], в Северной Африке (в Тунисе) – с 1990 г. [El-Arnaouty et al., 2000]. Однако долгое время все попытки вселить *H. axyridis* оканчивались неудачей: первые годы жуки встречались в районах выпуска, потом мигрировали и более не обнаруживались. Лишь в 1988 г. в штатах Луизиана и Миссисипи (США) были отмечены укоренившиеся популяции *H. axyridis* [Charin, Broc, 1991]. С этого времени началось стремительное распространение вида по всему миру. К 2016 г. он заселил Северную и Южную Америку, Африку, Европу, Западную Азию и Новую Зеландию [Pugh, 2017; Андрианов и др., 2018].

В Европе инвазия *H. axyridis* началась в западной части, охватив северо-восток Франции, запад Германии и Бельгию [Brown et al., 2008]. В Восточную Европу (в Польшу) вид впервые проник в 2006 г. [Przevoźny et al.,

2007]. В 2007 г. он был обнаружен в Украине (г. Киев) [Верижникова, Шилова, 2013], в 2009 г. – в Латвии [Varševskis, 2009], в 2010 г. – в России (г. Калининград) [Zakharov et al., 2011] и в 2011 г. – в Белоруссии (Брест) [Roy et al., 2016]. В 2013 г. был найден в Крыму (Алушта) [Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]. В г. Ялте устойчивая популяция *H. axyridis* наблюдается с 2016 г. [Странишевская и др., 2016]. К настоящему времени вид заселил, предположительно, весь полуостров (западная часть не была обследована) и встречается в районах со степным (г. Керчь, г. Феодосия), предгорным (г. Симферополь) и субсредиземноморским климатом (г. Ялта) [Zakharov, Romanov, 2018]. В европейской части России отдельные экземпляры были обнаружены в 2012 г. в Белгородской и Липецкой областях [Орлова-Беньковская, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]. В 2015 г. в Москве впервые наблюдалось размножение *H. axyridis* [Захаров, 2015], а также отмечалось появление этого вида в Брянской [Круглова и др., 2015] и Воронежской областях [Емец, 2018]. В 2018 г. азиатская божья коровка была обнаружена в Волгоградской, Калужской, Орловской, и Пензенской областях, в 2019 г. – в Астраханской, Курской, Нижегородской, Оренбургской, Псковской, Самарской, Саратовской, Тамбовской, Ульяновской областях и республиках Мордовия, Татарстан, Удмуртия и Чувашия [Егоров и др., 2019; Ruchin et al., 2020; Sazhnev et al., 2020]. Наблюдалось скопление зимующих имаго жука в помещении в г. Ряжск Рязанской обл. [Горячева И.И., личное сообщение]. В 2020 г. имаго найдены в Рязанской, Тверской и Тульской областях [Sazhnev et al., 2020].

Инвазия вида сопровождается рядом негативных явлений. Личинки и имаго *H. axyridis* питаются разными видами тлей, а также яйцами, личинками и куколками других видов кокциnellид [Koch, 2003], что приводит к снижению биоразнообразия нативных видов божьих коровок [Roy et al., 2012, 2016; Grez et al., 2016]. В качестве факультативного источника пищи азиатская божья коровка может использовать сок плодов винограда, слив, приводя к порче продукции плодово-ягодных культур [Koch et al., 2004]. Например, имаго, находящиеся в гроздях технических сортов ви-

нограда во время уборки урожая, впоследствии приводят к резкому снижению качества вино-материалов, изготовленных из данного сырья [Матвейкина и др., 2018; Странишевская и др., 2019]. Имаго, проникающие в жилые дома на зимовку, иногда могут портить интерьеры и вызывать возникновение аллергических реакций у людей [Goetz, 2008; Koch, Galvan, 2008].

В местах обитания *H. axyridis* в г. Москве регулярно встречаются следующие виды кокциnellид-афидофагов: *Adalia bipunctata*, *A. decempunctata*, *Oenopia conglobata*, *Coccinella septempunctata*, *Calvia quatuordecimguttata* и *C. decemguttata* [Никитский, Украинский, 2016].

В личинках и куколках кокциnellид, обитающих в Европе, паразитируют мухи *Phalacrotophora fasciata* (Fallén, 1823) и *P. berolinensis* (Schmitz, 1920) (Diptera: Phoridae), осы *Homalotylus* spp. (Hymenoptera: Encyrtidae) и осы из подсемейства Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae) [Ceryngier et al., 2012].

При определении видов паразитоидов *Homalotylus* sp. неоднократно допускались неточности. На божьих коровках трибы Coccinellini описывалось паразитирование 3 видов *Homalotylus*: *H. flaminus* (Dalman, 1820), *H. eytelweinii* (Ratzeburg, 1844) и *H. hemipterinus* (De Stefani, 1898) [Ceryngier et al., 2012]. Однако исследования последних лет показали, что *H. flaminus* является солитарным паразитоидом личинок кокциnellид трибы Scymnini, населяющим палеарктическую область; *H. eytelweinii* – паразитоид куколок *A. ocellata*, известный только из Германии; *H. hemipterinus* – гregarный паразитоид личинок и куколок божьих коровок из триб Coccinellini, Chilacorini и Psylloborini, распространённый по всему миру [Noyes, 2010; Trjapitzin, 2013].

На европейских кокциnellидах отмечалось паразитирование 4 видов ос подсемейства Tetrastichinae: *Oomyzus scaposus* (Thomson, 1878), *O. sempronius* (Erdős, 1954), *Tetrastichus epilachnae* (Giard, 1896) и *Aprostocetus neglectus* (Domenichini, 1957) [Ceryngier, Hodek, 1996].

В настоящей работе проведено сравнение инвазионного вида *H. axyridis* с 6 нативными видами кокциnellид по численному соотношению и степени заражённости паразитоидами.

Материалы и методы

В г. Москве (район Жулебино) с 21 июня по 27 августа 2020 г. Д.А. Романовым было собрано 1044 личинки и куколки божьих коровок (701 – *Adalia bipunctata*, 118 – *A. decempunctata*, 31 – *Oenopia conglobata*, 172 – *Harmonia axyridis*, 11 – *Coccinella septempunctata*, 7 – *Calvia quatuordecimguttata*, 4 – *C. decemguttata*). Площадь обследованного участка города составила 1.1 км². В таблице 1 указаны координаты мест сбора и растения, на которых происходило развитие кокцинеллид.

В г. Ялте с 22 по 26 июня 2020 г. Е.А. Матвейкиной было собрано 90 куколок *H. axyridis*. Сборы кокцинеллид других видов в г. Ялте не производились. Характеристика мест сбора приводится в таблице 2.

Сбор личинок 4-го возраста и куколок кокцинеллид осуществлялся посредством визуального обследования древесной и кустарниковой растительности на высоте от 0.5 до 2.0 м, а также на стенах домов. Обследования производились как в солнечную, так и в пасмурную, но не дождливую, погоду в наиболее светлое время суток (от 10 до 18 часов по местному времени).

Идентификация видов личинок кокцинеллид проводилась в соответствии с определительной таблицей [Савойская, 1983б].

Личинки 4-го возраста и куколки кокцинеллид индивидуально помещались в чашки Пе-

три диаметром 40 мм до выхода из них имаго жуков или паразитоидов. Личинки подкармливались злаковой тлей *Schizaphis graminum*, выращиваемой в инсектарии Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, а также липовой тлей *Eucallipterus tiliae*, собираемой в природных условиях. Куколки, из которых не произошло выхода насекомых (божьих коровок или паразитоидов), были вскрыты, их содержимое было проанализировано под бинокулярным микроскопом МБС-10.

Фиксированные в 96%-м этаноле экземпляры вида-вселенца *H. axyridis* хранятся в лаборатории генетики насекомых ИОГен РАН.

Также в г. Москве был произведён сбор тлей, которые служили пищей для личинок божьих коровок, для определения их видов. В г. Ялте сбор тлей не проводился.

Идентификацию видов тлей и паразитоидов кокцинеллид проводили с использованием молекулярно-генетических методов, включающих выделение ДНК, проведение ПЦР, электрофорез, элюцию ДНК из геля и секвенирование очищенных фрагментов ДНК.

Выделение тотальной ДНК из имаго тлей и паразитоидов проводили методом фенол-хлороформной экстракции по стандартному протоколу [Sambrook et al., 1989].

Реакцию амплификации с каждым препаратом ДНК проводили в объёме 25 мкл с использованием универсального набора Encyclo Plus

Таблица 1. Сборы божьих коровок в г. Москве в 2020 г.

Название растения	Координаты месторасположения	Виды кокцинеллид	Собрано		Даты сбора
			лич.	кук.	
Вишня обыкновенная (<i>Prunus cerasus</i>)	55°41'18" с. ш., 37°51'27" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	13	6.07, 12.07
Жимолость обыкновенная (<i>Lonicera xylosteum</i>)	55°41'07" с. ш., 37°50'46" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	4	25–27.06
		<i>C. septempunctata</i>	2	3	
	55°41'07" с. ш., 37°50'47" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	4	25–27.06
<i>C. septempunctata</i>	2	2			
Жимолость татарская (<i>Lonicera tatarica</i>)	55°41'07" с. ш., 37°50'48" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	5	25–27.06
		<i>C. septempunctata</i>	0	2	
Жимолость татарская (<i>Lonicera tatarica</i>)	55°41'20" с. ш., 37°51'30" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	3	0	12.07
		<i>H. axyridis</i>	1	0	
Ива белая (<i>Salix alba</i>)	55°41'31" с. ш., 37°51'13" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	24.06
Кизильник блестящий (<i>Cotoneaster lucidus</i>)	55°41'32" с. ш., 37°51'44" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	5	24.06

Липа европейская или обыкновенная (<i>Tilia × europaea</i>)	55°41'27" с. ш., 37°51'33" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	2 0 1 1	20 3 3 0	18.07, 25.07, 20.08
	55°40'59" с. ш., 37°50'47" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>O. conglobata</i>	0 0 1	8 7 2	18.07
	55°40'58" с. ш., 37°50'50" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>O. conglobata</i>	0 0 0	1 1 3	18.07
	55°41'15" с. ш., 37°50'57" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i>	0 1	5 5	18.07, 25.07
	55°41'28" с. ш., 37°51'35" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decemguttata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	5 3 1 1 3 0	21 19 1 1 13 5	25.07, 20.08
	55°41'20" с. ш., 37°51'31" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	4 3 0 0	22 13 5 2	25.07 20.08
	55°41'18" с. ш., 37°51'30" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	1 0 0	28 5 4	25.07, 20.08
	55°41'14" с. ш., 37°51'27" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	8 2 0	31 8 6	21.08
	55°41'13" с. ш., 37°51'26" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	3 2 4	23 6 10	22.08
	55°41'13" с. ш., 37°51'25" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	1 0 1	14 3 7	22.08
	55°41'16" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decemguttata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 0 0	10 4 1 19	23.08
	55°41'20" с. ш., 37°51'16" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 0	5 2 16	23.08
	55°41'22" с. ш., 37°51'20" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 3	9 6 13	27.08
	55°41'23" с. ш., 37°51'24" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0 0	6 1 11	27.08
	Липа мелколистная или сердцевидная (<i>Tilia cordata</i>)	55°41'20" с. ш., 37°50'57" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>O. conglobata</i>	1 0 0	7 1 3
55°41'26" с. ш., 37°51'34" в. д.		<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	5 1 2 0	19 6 8 1	22.08

Липа широколистная (<i>Tilia platyphyllos</i>)	55°41'06" с. ш., 37°50'41" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	5 0 4 0 3	42 6 0 1 9	25–27.06, 12–14.07, 18.07
	55°41'00" с. ш., 37°50'45" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	7	18.07
	55°41'15" с. ш., 37°51'29" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>	4 0 0 1 0	24 3 1 14 1	21.08
	55°41'14" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>H. axyridis</i>	3 2 3	19 5 11	21.08
Мушмула германская (<i>Mespilus germanica</i>)	55°41'19" с. ш., 37°51'05" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i>	6 1	21 0	24–27.06, 30.06
Осина обыкновенная (<i>Populus tremula</i>)	55°41'17" с. ш., 37°51'20" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	14	24.06
Спирея японская (<i>Spiraea japonica</i>)	55°41'19" с. ш., 37°51'02" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	2	7	12–14.07
Черешня (<i>Prunus avium</i>)	55°41'22" с. ш., 37°51'03" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>	3 2	12 3	24–27.06
	55°41'04" с. ш., 37°51'04" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	7	27.06
Черёмуха обыкновенная (<i>Prunus padus</i>)	55°41'27" с. ш., 37°51'21" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	21	21–23.06
	55°41'27" с. ш., 37°51'23" в. д.	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>	0 0	37 7	21–23.06
	55°41'25" с. ш., 37°51'27" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	30	21–23.06
	55°41'30" с. ш., 37°51'19" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	9	23.06
	55°41'01" с. ш., 37°50'43" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	23.06
	55°41'30" с. ш., 37°51'12" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	8	24.06
	55°41'24" с. ш., 37°51'02" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	10	24.06
Чубушник венечный (<i>Philadelphus coronarius</i>)	55°41'30" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	12	22.06
	55°41'17" с. ш., 37°51'28" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	23.06
	55°41'28" с. ш., 37°51'12" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	15	24.06
	55°41'26" с. ш., 37°51'07" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	13	30.06
Шиповник (<i>Rosa</i>)	55°41'02" с. ш., 37°50'42" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	11	23.06
Яблоня домашняя (<i>Malus domestica</i>)	55°41'17" с. ш., 37°51'15" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	9	24.06
	55°41'17" с. ш., 37°51'19" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	14	24.06
	55°41'17" с. ш., 37°51'20" в. д.	<i>A. bipunctata</i>	0	10	24.06

Таблица 2. Сборы божьей коровки *H. axyridis* в г. Ялте в 2020 г.

Название объекта	Координаты	Количество куколок	Дата сбора
Алыча (<i>Prunus cerasifera</i>)	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	2	22.06
Багрянник (<i>Cercis</i>)	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	3	26.06
Кислица обыкновенная (<i>Oxalis acetosella</i>)	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	1	22.06
Лавровишня (<i>Prunus laurocerasus</i>)	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	1	26.06
Нивяник обыкновенный (<i>Leucanthemum vulgare</i>)	44°30'59" с. ш., 34°10'54" в. д.	2	23.06
Олеандр обыкновенный (<i>Nerium oleander</i>)	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	1	22.06
	44°29'21" с. ш., 34°09'44" в. д.	1	26.06
Плющ обыкновенный (<i>Hedera helix</i>)	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	2	26.06
Роза (<i>Rosa</i>)	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	3	22.06
Стены домов	44°29'41" с. ш., 34°09'19" в. д.	43	22.06
	44°29'40" с. ш., 34°09'17" в. д.	31	26.06

PCR kit (компания Евроген, г. Москва) в соответствии с протоколом фирмы-производителя. Для ПЦР применялись универсальные праймеры на митохондриальный ген *cox1*: LCO1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') и HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3') [Folmer et al., 1994]. Условия амплификации: начальная денатурация – 4 мин 30 сек при 94 °C; затем 5 циклов: денатурация – 30 сек при 94 °C, отжиг – 20 сек при 45 °C и полимеризация – 1 мин при 72 °C; затем 35 циклов: денатурация – 30 сек при 94 °C, отжиг – 20 сек при 55 °C и полимеризация – 1 мин при 72 °C. ПЦР завершалась заключительной полимеризацией в течение 5 мин при 72 °C. Реакции амплификации выполнялись на термоциклере MiniAmp Plus (компания Applied Biosystems, США).

Анализ результатов ПЦР осуществляли методом электрофореза в 1.5%-м агарозном геле. Элюцию фрагментов ДНК из геля проводили с использованием набора для выделения ДНК из агарозных гелей Cleanup Mini (компания Евроген, г. Москва) в соответствии с инструкциями фирмы-производителя. Очищенные фрагменты ДНК были отданы в компанию Евроген для секвенирования с двух праймеров (LCO1490 и HCO2198).

Хроматограммы нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена *cox1* анализировались с помощью

комплекта программ DNASTAR Lasergene 6 [Clewley, 1995; Burland, 2000]. Для идентификации видов насекомых посредством сравнения полученных нами последовательностей с уже известными использовалась международная база данных Barcode of Life Database (BOLD) [BOLD, 2020].

Для фотографирования использовался цифровой фотоаппарат Nikon (модель COOLPIX P90). Параметры фотосъёмки: величина диафрагмы – f3.5–f4.5, величина выдержки – 1/60–1/84 сек, фокусное расстояние – 12–23 мм.

Результаты

В настоящее время в г. Москве преобладает *A. bipunctata* (67.1% от всех собранных божьих коровок). Менее многочисленны виды – это *H. axyridis* (16.5%) и *A. decempunctata* (11.3%). Остальные виды встречаются значительно реже: *O. conglobata* (3.0%), *Coccinella septempunctata* (1.0%), *Calvia quatuordecimguttata* (0.7%), *Calvia decemguttata* (0.4%).

Внешний вид собираемых куколок божьих коровок представлен на рисунке.

Куколки *A. bipunctata* и *A. decempunctata* трудноразличимы, поскольку имеют одинаковые размеры (4 мм) и схожий рисунок из чёрных и жёлтых пятен на бежевом фоне. Однако жёлтые пятна на 1-м сегменте брюшка куколок *A. decempunctata* (рис. e, f, g) крупнее

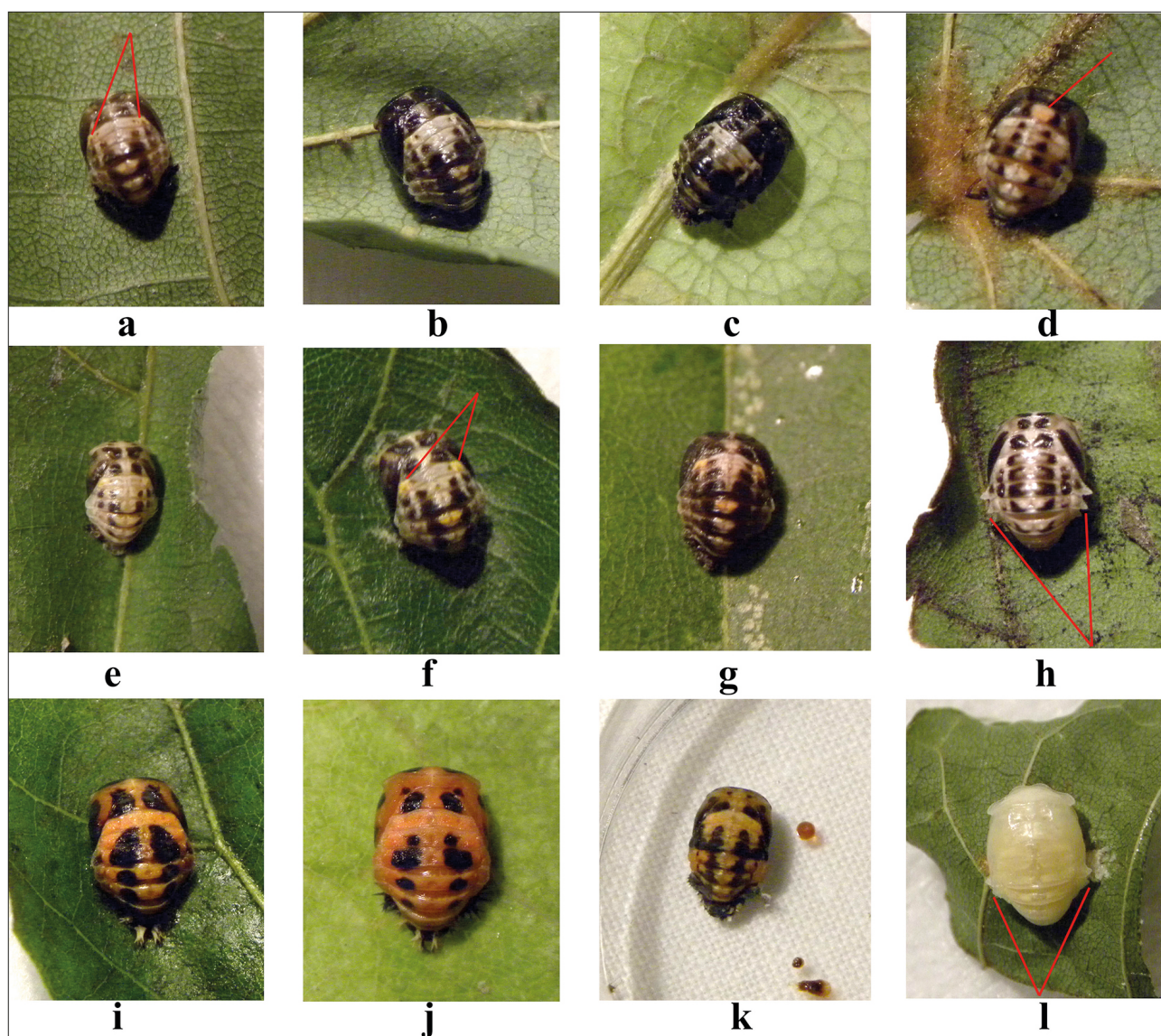


Рис. Внешний вид куколок 7 видов кокцинелл (фотографии Д.А. Романова). а–с – *Adalia bipunctata*; d – *Oenopia conglobata*; e–g – *Adalia decempunctata*; h – *Calvia quatuordecimguttata*; i–j – *Harmonia axyridis*, k – *Coccinella septempunctata*, l – *Calvia decemguttata*. Красные линии указывают на характерные признаки куколок (объяснение в тексте).

и ярче, чем на куколках *A. bipunctata* (рис. а, b). Кроме того, жёлтые пятна на куколках *A. decempunctata* присутствуют всегда, а на куколках *A. bipunctata* нередко отсутствуют (рис. с). Куколки *O. conglobata* также имеют 4 мм в длину и чёрно-бежевую окраску, но яркое оранжевое пятно служит чётким диагностическим признаком, позволяющим отличить куколки *O. conglobata* от куколок *Adalia* (рис. d). Куколки божьих коровок из рода *Calvia* несколько крупнее (5–5.5 мм); они отличаются от куколок остальных 5 видов кокцинелл по небольшим выступающим зубцам, расположенным на 3-м и 4-м сегментах брюшка (рис.

h, l). Куколки *C. quatuordecimguttata* чёрно-бежевого цвета, не имеют жёлтых и оранжевых пятен (рис. h). Куколки *C. decemguttata* имеют желтовато-белую окраску (рис. l). Куколки *H. axyridis* (рис. i, j) и *Coccinella septempunctata* (рис. k) имеют сходные размеры (6 мм и 7 мм, соответственно) и оранжево-чёрную окраску, однако рисунок из пятен у них различен.

У 3 видов кокцинелл (*A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *H. axyridis*) нами наблюдался полиморфизм куколок по степени выраженности меланистической окраски. Были отмечены светлоокрашенные (рис. e, j), тёмноокрашенные (рис. с, g, i) и куколки с промежуточной окра-

ской (рис. а, b, f). Хотя для *C. septempunctata* известен подобный полиморфизм [Majerus, 1994], в г. Москве были найдены лишь тёмно-окрашенные куколки (рис. k).

Как правило, куколки божьих коровок располагаются на листьях растений, реже – на лепестках цветов или ветках. Однако в г. Ялте было отмечено массовое окукливание личинок *H. axyridis* на стенах домов. Куколки кокцинеллид располагаются как индивидуально, так и группами. В г. Москве чаще всего наблюдалось индивидуальное расположение куколок; групповое окукливание отмечено у *A. bipunctata* (4–6 куколок на 1 листе) на мушмуле и липе и у *H. axyridis* (3–4 куколки на 1 листе) на липе. Иногда встречалось совместное окукливание *H. axyridis* и *A. bipunctata*. Группы куколок *H. axyridis* на стенах домов в г. Ялте насчитывали до 4–5 штук.

В г. Москве тля была собрана со всех растений, на которых происходило развитие личинок и имаго кокцинеллид, за исключением

мушмулы и черешни. Установлено, что на 14 видах растений обитает 10 видов тлей, служащих пищей для личинок и имаго божьих коровок (табл. 3).

Из данных, представленных в таблице 3, видно, что питание *A. bipunctata* отмечено на 10 видах тлей, *H. axyridis* – на 3, остальных видов коровок – на 1. Кроме того, в лабораторных условиях (в инсектарии) личинки *A. bipunctata*, *A. decempunctata*, *O. conglobata*, *H. axyridis* и *Coccinella septempunctata* успешно развиваются, питаясь злаковой тлёй *S. graminum*. Личинки *Calvia quatuordecimguttata*, как правило (5 из 6), отвергают этот вид тли, предпочитая питаться липовой тлёй *E. tiliae*. Одна личинка 4-го возраста *C. quatuordecimguttata* активно питалась злаковой тлёй, но это привело к замедлению развития личинки, и для наступления стадии куколки её пришлось докармливать липовой тлёй. В лабораторных условиях стадия 4-го возраста этой личинки продлилась 20 дней.

Таблица 3. Список тлей, поедаемых исследуемыми видами кокцинеллид.

Виды тлей (BIN* и сходство)	Кормовые растения	Кокцинеллиды
<i>Aphis fabae</i> AAA5565 (99.8%)	Жимолость обыкновенная Спирея японская Чубушник венечный	<i>A. bipunctata</i> <i>C. septempunctata</i>
<i>Aphis farinosa</i> ACE7914 (100%)	Ива белая	<i>A. bipunctata</i>
<i>Aphis pomi</i> AAA4390 (100%)	Кизильник блестящий Яблоня домашняя	<i>A. bipunctata</i>
<i>Chaitophorus tremulae</i> ACC0318 (99.8%)	Осина обыкновенная	<i>A. bipunctata</i>
<i>Dysaphis plantaginea</i> AAE0550 (99.8%)	Яблоня домашняя	<i>A. bipunctata</i>
<i>Eucallipterus tiliae</i> AAD0131 (100%)	Липа европейская Липа мелколистная Липа широколистная	<i>A. bipunctata</i> <i>A. decempunctata</i> <i>C. decemguttata</i> <i>C. quatuordecimguttata</i> <i>H. axyridis</i> <i>O. conglobata</i>
<i>Macrosiphum rosae</i> AAB4239 (100%)	Шиповник	<i>A. bipunctata</i>
<i>Myzus cerasi</i> AAB2802 (100%)	Вишня обыкновенная	<i>A. bipunctata</i>
<i>Rhopalosiphum lonicerae</i> AAC4637 (99.7%)	Жимолость татарская	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>
<i>Rhopalosiphum padi</i> AAA9899 (100%)	Черёмуха обыкновенная	<i>A. bipunctata</i> <i>H. axyridis</i>

*BIN – Barcode Index Number.

Таблица 4. Учёт заражённости божьих коровок паразитоидами.

Виды кокцинеллид	Всего собрано личинок и куколок	Виды паразитоидов	Заражено личинок и куколок		Общий процент заражённости
			экз.	%	
<i>A. bipunctata</i>	701	<i>P. berolinensis</i> <i>P. fasciata</i>	160	22.8	26.8
		<i>Tetrastichinae</i> sp.	28	4.0	
<i>A. decempunctata</i>	118	<i>P. fasciata</i>	10	8.5	11.0
		<i>Tetrastichinae</i> sp.	3	2.5	
<i>O. conglobata</i>	31	<i>P. fasciata</i>	5	16.1	16.1
<i>C. decemguttata</i>	4	не обнаружены	0	0	0
<i>C. quatuordecimguttata</i>	7	<i>P. fasciata</i>	1	14.3	28.6
		<i>H. hemipterinus</i>	1	14.3	
<i>H. axyridis</i> (г. Москва)	172	<i>P. berolinensis</i>	2	1.2	1.8
		<i>P. fasciata</i>	1	0.6	
<i>H. axyridis</i> (г. Ялта)	90	<i>Phalacrotophora</i> sp.	11	12.2	12.2
<i>C. septempunctata</i>	11	<i>P. fasciata</i>	1	9.1	36.4
		<i>O. scaposus</i>	1	9.1	
		<i>H. hemipterinus</i>	2	18.2	

Из 7 исследуемых видов божьих коровок 3 вида (*A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *H. axyridis*) характеризуются ярко выраженным полиморфизмом. Нами отмечались следующие морфы этих кокцинеллид среди имаго, выведенных из куколок: *A. bipunctata* (typica – 436, annulata – 13, lunigera – 1, quadrimaculata – 21, sexpustulata – 14); *A. decempunctata* (typica – 73, decempustulata – 24, bimaculata – 7); *H. axyridis* (г. Москва: succinea – 162, spectabilis – 6, conspicua – 1; г. Ялта: succinea – 66, spectabilis – 5, conspicua – 2). К меланистическим морфам относятся: lunigera, quadrimaculata и sexpustulata (*A. bipunctata*), bimaculata (*A. decempunctata*), spectabilis и conspicua (*H. axyridis*). Доля меланистов составляет у *A. bipunctata* 7.4%, у *A. decempunctata* – 6.7%, у *H. axyridis* – 4.1% (в г. Москве) и 9.6% (в г. Ялте). У *O. conglobata* имеется незначительный полиморфизм в характере рисунка надкрылий, но его не учитывали. Из 30 куколок *A. bipunctata* и 1 куколки *A. decempunctata* не вышли ни божьи коровки, ни паразитоиды. Эти куколки были вскрыты, в 2 куколках *A. bipunctata* были найдены погибшие имаго и куколки ос *Tetrastichinae* sp. (*T. epilachnae* или *A. neglectus*); причины гибели прочих куколок кокцинеллид остались неясны.

Нами были выявлены следующие виды паразитоидов кокцинеллид: *Phalacrotophora fasciata*, *P. berolinensis*, *Homalotylus hemipterinus*, *Oomyzus scaposus* и *Tetrastichinae* sp. (*Tetrastichus epilachnae* или *Aprostocetus neglectus*) (табл. 4).

Было обнаружено, что *P. fasciata* (BIN: ACE1464; сходство 99.5–100%) паразитирует в куколках 6 видов божьих коровок: *A. bipunctata*, *A. decempunctata*, *Calvia quatuordecimguttata*, *O. conglobata*, *H. axyridis* и *Coccinella septempunctata*. Паразитирование *P. fasciata* на *O. conglobata* отмечается впервые. *P. berolinensis* (BIN: ACG4196; сходство 96.0–96.5%) была получена из куколок *A. bipunctata* и *H. axyridis* в г. Москве. Видовую принадлежность мух *Phalacrotophora* sp., паразитировавших в куколках *H. axyridis* в г. Ялте, установить не удалось (табл. 4).

Из-за быстрого развития личинок *Phalacrotophora* spp. гниение куколки хозяина, как правило, не происходит; поэтому заражённая куколка божьей коровки не изменяет своего цвета и её нельзя визуально отличить от незаражённой куколки. Из 180 собранных в г. Москве куколок кокцинеллид, заражённых *Phalacrotophora* spp., потемнела только одна куколка *A. bipunctata*, в которой развива-

лась 1 личинка *P. fasciata*. Куколки божьих коровок, которых уже покинули личинки *Phalacrotophora* spp. для окукливания, также почти не меняют своей окраски, становясь лишь немного тусклее. В г. Москве из 160 заражённых куколок *A. bipunctata* только 45 содержали личинок *Phalacrotophora*, остальные 115 куколок были уже покинуты личинками мух. Это не позволило точно определить, сколько всего куколок *A. bipunctata* было заражено *P. fasciata* и сколько – *P. berolinensis*. В г. Ялте все 11 заражённых куколок *H. axyridis* также оказались оставленными личинками *Phalacrotophora* spp., что сделало невозможным определение их видовой принадлежности. Все пустые куколки кокцинеллид были обследованы под бинокулярным микроскопом и у всех были найдены отверстия, прогрызенные личинками *Phalacrotophora* spp. при выходе.

Число личинок *Phalacrotophora* spp., развивающихся в одной куколке божьей коровки, зависит от вида хозяина. Количество личинок *P. fasciata*, полученных из куколок кокцинеллид, следующее: *A. bipunctata* (1–5), *A. decempunctata* (1–4), *O. conglobata* (2–4), *Calvia quatuordecimguttata* (4), *H. axyridis* (3) и *Coccinella septempunctata* (9); количество личинок *P. berolinensis*, вышедших из куколок божьих коровок, таково: *A. bipunctata* (1–3), *H. axyridis* (3). Точное количество личинок *P. fasciata* и *P. berolinensis*, развивавшихся в куколках *A. bipunctata*, удалось определить только в 45 случаях. В 22 куколках *A. bipunctata* развивалось по 2 личинки *P. fasciata* (16 кук.) и *P. berolinensis* (6 кук.), в 9 куколках – по 1 личинке *P. fasciata* (6 кук.) и *P. berolinensis* (3 кук.), в 9 куколках – по 3 личинки *P. fasciata* (7 кук.) и *P. berolinensis* (2 кук.), в 2 куколках – по 4 личинки и в 3 куколках – по 5 личинок *P. fasciata*. Среди 10 куколок *A. decempunctata*, заражённых *P. fasciata*, в 6 куколках развивалось по 2 личинки, в 2 куколках – по 1 личинке и в остальных куколках – по 3 и 4 личинки паразитоида. Из 5 куколок *O. conglobata* в четырёх случаях наблюдался выход 2 личинок и в одном – 4 личинок *P. fasciata*. Семь случаев развития 4–5 личинок *P. fasciata* в куколках *A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *O. conglobata*, очевидно, представляют собой события суперпаразитизма, когда один хозяин подвергается

атакам двух и более паразитоидов одного вида [Smith, 1916]. События множественного паразитизма, когда один хозяин подвергается атакам паразитоидов разных видов [Smith, 1916], выявлены не были.

Личинки *Phalacrotophora* spp. покидают куколку хозяина, прогрызая отверстие с вентральной стороны. Обычно оно располагается в головном отделе куколки, реже, если куколка божьей коровки находится в вертикальном положении по отношению к плоскости листа, то оно находится в грудном отделе.

Личинки *Phalacrotophora* spp., покинув куколку хозяина, 6–8 часов ползали рядом с ней в чашке Петри, потом окукливались. Стадия куколки *P. fasciata* и *P. berolinensis* длилась 16–17 дней при температуре 22–23 °С независимо от вида хозяина и количества личинок паразитоида в одном хозяине.

В г. Москве 3 раза наблюдалось питание имаго *Phalacrotophora* spp. на предкуколках *A. bipunctata*. Одно имаго удалось поймать и определить: это оказалась *P. fasciata*. Предкуколки, на которых происходило питание мух, были собраны. Из 2 вышли имаго *A. bipunctata*, из одной – 4 личинки *P. fasciata*.

У имаго *Homalotylus* sp. не удалось амплифицировать фрагмент митохондриального гена *cox1*, использующийся для видовой идентификации. Вид был определён как *H. hemipterinus* в соответствии с характеристикой Нойеса и Тряпицына [Noyes, 2010; Trjapitzin, 2013].

Паразитирование *H. hemipterinus* отмечено на двух видах кокцинеллид: *Coccinella septempunctata* и *Calvia quatuordecimguttata* (табл. 4). У *Coccinella septempunctata* было заражено 2 личинки 4-го возраста, из которых вышли 3 и 4 имаго *H. hemipterinus*; у *Calvia quatuordecimguttata* была заражена одна личинка, из которой вышли 3 имаго этого паразитоида. Заражённые личинки божьих коровок прикреплялись к поверхностям чашек Петри и погибали. Через 11–12 дней из них вышли имаго *H. hemipterinus*, каждое из собственного отверстия.

Паразитирование ос подсемейства Tetrastichinae было отмечено на трёх видах кокцинеллид – *C. septempunctata*, *A. bipunctata* и *A. decempunctata* (табл. 4). Первый вид божьих коровок поражается осой *O. scaposus* (BIN:

ABX9553; сходство 98.6%), другие два – осой, которую нельзя однозначно определить по данным базы BOLD, поскольку максимально близкая последовательность митохондриального гена *cox1* (BIN: ADC2337; сходство 96.9–97.4%) принадлежит не идентифицированному виду ос из подсемейства Tetrastichinae. Согласно литературным данным, в куколках *A. bipunctata* помимо *O. scaposus* отмечалось паразитирование ос *Tetrastichus epilachnae* и *Aprostocetus neglectus* [Richerson, 1970]. Однако сходство с ближайшими представителями родов *Tetrastichus* и *Aprostocetus* составляет 91.1–91.3%, что также не позволяет сделать однозначный выбор. Величина нуклеотидной дивергенции между полученными нами последовательностями *cox1* *O. scaposus* и Tetrastichinae sp. (*T. epilachnae* или *A. neglectus*) составляет 12.5–12.8%.

Личинки ос подсемейства Tetrastichinae окукливаются внутри хозяина; наружу выходят имаго ос через одно отверстие, располагающееся, как правило, с дорсальной стороны куколки божьей коровки. В 1 случае из 31 имаго Tetrastichinae sp. вышли из отверстия, расположенного с вентральной стороны куколки *Adalia*.

Из одной куколки *C. septempunctata* вышло 9 имаго *O. scaposus*. В куколках *A. bipunctata* развивалось от 2 до 18 личинок Tetrastichinae sp. Всего было заражено 28 куколок (табл. 4); в каждой куколке развивалось по 2 (2 кук.),

4 (1 кук.), 5 (2 кук.), 6 (1 кук.), 7 (1 кук.), 8 (3 кук.), 9 (1 кук.), 10 (2 кук.), 11 (4 кук.), 12 (1 кук.), 13 (2 кук.), 15 (4 кук.), 16 (2 кук.), и 18 (2 кук.) личинок паразитоида. В двух случаях из заражённых куколок *A. bipunctata* никто не вышел. Эти куколки были вскрыты: в одной были найдены 11 мёртвых имаго, в другой – 4 погибших куколки Tetrastichinae sp. В 3 куколках *A. decempunctata* развивалось 5, 8 и 11 личинок Tetrastichinae sp.

Заражённость кокцинеллид комплексом паразитоидов может достигать высоких значений. В г. Москве общая заражённость паразитоидами *Coccinella septempunctata* достигает 36.4%, *Calvia quatuordecimguttata* – 28.6%, *Adalia bipunctata* – 26.8% (табл. 4). Заражённость двух других нативных видов божьих коровок ниже: *Oenopia conglobata* – 16.1%, *Adalia decempunctata* – 11.0%. У *Calvia decempunctata* паразитоиды не обнаружены, очевидно, из-за малого объёма выборки. Заражённость инвазивного вида божьих коровок *Harmonia axyridis* самая низкая – 1.8%; эта величина в 6–20 раз ниже заражённости комплексом паразитоидов, наблюдаемой у нативных видов кокцинеллид.

Активность паразитоидов (Diptera и Hymenoptera) в г. Москве в летние месяцы была неодинакова (табл. 5).

Максимальная заражённость божьих коровок паразитоидами *Phalacrotophora* spp. отмечалась в конце июня (35.1%); в июле заражённость снизилась в 3.4 раза, достигнув

Таблица 5. Активность паразитоидов (Diptera и Hymenoptera) в г. Москве.

Даты сборов	Вид паразитоида	Количество личинок и куколок кокцинеллид		Общая заражённость кокцинеллид
		заражено	всего собрано	
21–30 июня	<i>P. berolinensis</i>	124	353	35.1%
	<i>P. fasciata</i>			0.3%
	<i>O. scaposus</i>			2.8%
	<i>Tetrastichinae</i> sp.			0.8%
	<i>H. hemipterinus</i>			
6–18 июля	<i>P. fasciata</i>	14	137	10.2%
	<i>Tetrastichinae</i> sp.	1		0.7%
25 июля	<i>P. fasciata</i>	8	77	10.4%
	<i>Tetrastichinae</i> sp.	1		1.3%
20–27 августа	<i>P. fasciata</i>	34	477	7.1%
	<i>Tetrastichinae</i> sp.	19		4.0%

10.2–10.4%, а в августе снизилась ещё в 1.5 раза (табл. 5). У паразитоидов Tetrastichinae sp. наблюдалось 2 пика активности: первый – в конце июня, второй – в августе (табл. 5). Паразитирование *O. scaposus* и *H. hemipterinus* наблюдалось однократно в июне (табл. 5). По данным таблицы 5 видно, что максимальная заражённость божьих коровок паразитоидами наблюдается в июне, а в последующие месяцы она снижается в 3.5 раза и остаётся примерно одинаковой.

Обсуждение

Все 7 видов божьих коровок питаются различными видами тлей, обитающими преимущественно на древесно-кустарниковой растительности [Филатова, 1970; Nodok, 1973; Кузнецов, 1975б; Савойская, 1983а, 1983б]. Наибольшее видовое разнообразие кокцинеллид отмечено на липах (6 видов); на жимолости татарской и обыкновенной, мушмуле, черешне и черёмухе встречается по 2 вида кокцинеллид (табл. 1). Появление в г. Москве нового вида-вселенца, такого как *H. axyridis*, может привести к усилению конкуренции между кокцинеллидами. В литературе неоднократно описывалось сокращение численности нативных видов кокцинеллид, в особенности *A. bipunctata*, вызываемое *H. axyridis* [Roy et al., 2012, 2016; Grez et al., 2016]. Мы в последнее время наблюдаем 3 разных ситуации – на черноморском побережье Кавказа, в Крыму и в г. Москве. Значительное преобладание *H. axyridis* (236 куколок) над *A. bipunctata* (8 куколок) наблюдалось в г. Сочи (Краснодарский край) в 2019 г. [Романов, собственное наблюдение], где инвазия *H. axyridis* была отмечена в 2011 г. [Украинский, 2013]. В Крыму оба вида существуют в примерно равном численном соотношении: например, в г. Феодосии в 2017 г. было собрано 72 куколки *H. axyridis* и 92 куколки *A. bipunctata* [Zakharov, Romanov, 2018], в г. Симферополе в 2018 г. было собрано 42 имаго *H. axyridis* и 56 имаго *A. bipunctata* [Романов, собственное наблюдение]. Появление *H. axyridis* в Крыму было отмечено в 2013 г. [Ukrainky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]. В г. Москве, где развитие *H. axyridis* впервые было обнаружено в 2015 г. [Захаров, 2015],

она уступает по численности *A. bipunctata* в 4 раза и уже занимает 2 место по частоте встречаемости среди божьих коровок (табл. 4). В 2016–2019 гг. в Москве *H. axyridis* нами не наблюдалась, но обнаружение личинок и куколок в 2020 г. указывает на то, что этот вид божьих коровок прижился и успешно перезимовал в 2019–2020 гг. Высказано мнение, что *H. axyridis* не окажет слишком негативного влияния на биоразнообразие нативных видов кокцинеллид; в частности, *H. axyridis* конкурентно вытеснит *A. bipunctata* из городов, но последний вид сохранится в сельской местности, где численность *H. axyridis* ниже, чем в городах [Sloggett, 2017]. Однако маловероятно, что более крупный и прожорливый вид божьих коровок, *H. axyridis*, часто поедающий яйца и личинок других видов кокцинеллид [Koch, 2003], оказавшись доминирующим, как, например, в г. Сочи, не вызовет сокращения биоразнообразия.

В г. Москве и г. Ялте наблюдаются все 3 морфы *H. axyridis* (*succinea*, *spectabilis* и *conspicua*), характерные для популяций инвазионного вида в Западной и Центральной Европе [Brown et al., 2008]. Морфа *succinea* является преобладающей в г. Москве (95.9%) и в г. Ялте (90.4%), что согласуется с ранее полученными данными для популяций *H. axyridis* в Западной и Центральной Европе (72–89%) [Brown et al., 2008], Украине (73–80%) [Некрасова, Титар, 2014], Белоруссии (91–100%) [Круглова, Синчук, 2017], Брянской области (87%) [Круглова и др., 2015] и в Крыму (48–94%) [Странишевская и др., 2016; Zakharov, Romanov, 2018].

В г. Москве доля меланистических морф у *A. bipunctata* варьирует от 6.6% до 13.4% [Захаров, 1995]. Полученные нами данные (7.4%) находятся в пределах указанного соотношения светлоокрашенных и тёмноокрашенных форм *A. bipunctata*.

Из куколок *A. decempunctata*, собранных в г. Москве, были выведены 3 морфы: *typica* (70.2%), *decempustulata* (23.1%) и *bimaculata* (6.7%). Полученное нами соотношение встречаемости цветочных форм *A. decempunctata* отличается от соотношения, наблюдавшегося в Чехии, где доля морфы *typica* составляет 21.3–60.0%, *decempustulata* – 20.0–63.8%,

bimaculata – 10.0–29.9% [Honěk et al., 2005; Шайкевич и др., 2019].

Из 5 видов обнаруженных нами паразитоидов кокцинеллид (*P. fasciata*, *P. berolinensis*, *O. scaposus*, *Tetrastichinae* sp., *H. hemipterinus*) *H. axyridis* была заражена только *P. berolinensis* и *P. fasciata* в г. Москве и *Phalacrotophora* sp. в г. Ялте. В последнем случае это могла быть *P. fasciata*, обнаруживаемая в куколках *H. axyridis* в г. Ялте в 2017 г. [Romanov, 2018]. Важно отметить, что в одной куколке *H. axyridis* происходило развитие всего 3 личинок как *P. berolinensis*, так и *P. fasciata*. В 2017 г. в 2 куколках *H. axyridis* также развивалось по 3 личинки, а в одной куколке – 2 личинки *P. fasciata* [Romanov, 2018]. Эти наблюдения позволяют предположить, что в куколках *H. axyridis* развивается примерно в 3 раза меньшее количество личинок *Phalacrotophora* sp., чем в куколках *C. septempunctata*, имеющих сходные размеры. Возможно, что *H. axyridis* обладает более сильным иммунитетом, препятствующим полноценному развитию яиц или личинок паразитоидов.

В куколках *A. bipunctata* паразитируют *P. fasciata* и *P. berolinensis*. Дисней [Disney, 1979] обнаружил, что в 1977 г. в Уилтшире (Англия) 30% куколок *A. bipunctata* было заражено *P. berolinensis*, а 13% куколок *A. bipunctata* и 20% куколок *C. septempunctata* заражено *P. fasciata*, и предположил, что *P. berolinensis* паразитирует преимущественно на *A. bipunctata*, а *P. fasciata* – на *C. septempunctata*. Однако сборы кокцинеллид в г. Кембридже 1991 г. не подтвердили это предположение: в среднем 5.5% куколок *A. bipunctata* оказалось заражено *P. berolinensis* и в среднем 11.5% куколок – *P. fasciata* [Disney et al., 1994]. По нашим данным, из 45 куколок *A. bipunctata*, заражённых *Phalacrotophora* spp., *P. fasciata* была обнаружена в 34, а *P. berolinensis* – в 11 куколках. Следовательно, в г. Москве *P. fasciata* в 3.1 раза чаще заражает куколки *A. bipunctata*, чем *P. berolinensis*.

Заражённость личинками *Phalacrotophora* spp. куколок 5 нативных видов кокцинеллид варьирует от 8.5% до 22.8% (табл. 4). Заражённость *H. axyridis* в г. Москве и в г. Ялте

Таблица 6. Список работ по 4 видам ос Tetrastichinae, встречающимся в Европе.

Вид паразитоида	Вид хозяина	Ссылки
<i>Oomyzus scaposus</i> (Thomson, 1878) Синонимы: <i>Tetrastichus scaposus</i> (Thomson, 1878) <i>Tetrastichus coccinellae</i> (Kurdjumov, 1912) <i>Tetrastichus melanis</i> (Burks, 1943) <i>Tetrastichus sexmaculatus</i> (Chandy Kurian, 1953) <i>Syntomosphyrum</i> <i>taprobanes</i> (Waterston, 1915)	Триба Coccinellini:	
	<i>Adalia bipunctata</i>	29, 32, 34, 36, 45, 48
	<i>Anatis ocellata</i>	36
	<i>Calvia quatuordecimguttata</i>	34, 48
	<i>Cheilomenes sexmaculata</i>	15, 48
	<i>Coccinella quinquepunctata</i>	34, 35, 36, 48
	<i>Coccinella septempunctata</i>	6, 7, 14, 20, 28, 29, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 43, 44, 45, 47, 48, 50, 51
	<i>Coccinella transversalis</i>	48
	<i>Coccinella transversoguttata</i>	48
	<i>Coccinella undecimpunctata</i>	18, 23, 33, 48
	<i>Harmonia axyridis</i>	36, 41, 42, 43, 45, 46, 49
	<i>Hippodamia tredecimpunctata</i>	36
	<i>Oenopia conglobata</i>	33, 48
	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	29, 48
	Триба Chilacorini:	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	12, 17, 21, 33, 48
	<i>Chilocorus renipustulatus</i>	11, 17, 21, 33, 48
<i>Exochomus quadripustulatus</i>	48	

<i>Oomyzus sempronius</i> (Erdős, 1954) Синонимы: <i>Tetrastichus sempronius</i> (Erdős, 1954)	Триба Chilocorini:	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	31, 33, 48
<i>Tetrastichus epilachnae</i> (Giard, 1896) Синонимы: <i>Tetrastichus jablonowskii</i> (Szelényi, 1941) <i>Lygellus epilachnae</i> (Giard, 1896)	Триба Coccinellini:	
	<i>Adalia bipunctata</i>	9, 14, 48
	<i>Coccinella septempunctata</i>	4, 16, 39, 48
	<i>Oenopia conglobata</i>	48
	Триба Chilocorini:	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	1, 2, 8, 10, 14, 16, 48
	<i>Chilocorus renipustulatus</i>	48
	<i>Exochomus flavipes</i>	16, 26, 48
	<i>Exochomus quadripustulatus</i>	4, 16, 26, 48
	Триба Epilachnini:	
	<i>Henosepilachna argus</i>	3, 4, 14, 19, 33, 48
	<i>Henosepilachna elaterii</i>	30, 33, 48
	<i>Subcoccinella vigintiquatuorpunctata</i>	3, 13, 24, 33, 48
	Триба Scymnini:	
	<i>Scymnus subvillosus</i>	48
<i>Aprostocetus neglectus</i> (Domenichini, 1957) Синонимы: <i>Tetrastichus neglectus</i> (Domenichini, 1957)	Триба Coccinellini:	
	<i>Adalia bipunctata</i>	35, 48
	<i>Coccinella septempunctata</i>	31, 33, 48
	<i>Harmonia axyridis</i>	45, 49
	Триба Chilocorini:	
	<i>Chilocorus bipustulatus</i>	5, 25, 27, 33, 48
	<i>Chilocorus bijugus</i>	31, 33, 48
	<i>Chilocorus kuwanae</i>	48
	<i>Exochomus quadripustulatus</i>	5, 33, 48
	Триба Scymnini:	
<i>Scymnus subvillosus</i>	22, 33, 48	
<i>Tetrastichus</i> sp. (возможно, <i>O. scaposus</i>)	Триба Coccinellini:	
	<i>Coccinella septempunctata</i>	37
	<i>Harmonia axyridis</i>	37
	<i>Hippodamia tredecimpunctata</i>	37
	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	37

Примечание: 1 – Westwood, 1840*; 2 – Smith, 1895*; 3 – Giard, 1896*; 4 – Marchal, 1907*; 5 – Masi, 1908*; 6 – Курдюмов, 1912; 7 – Оглоблин, 1913; 8 – Malenotti, 1917*; 9 – Falcoz, 1924*; 10 – Bouhelier, 1932*; 11 – Никольская, 1934*; 12 – Богунова, Теленга, 1938; 13 – Szelényi, 1940*; 14 – Thompson, 1943*; 15 – Ranaweera, 1947*; 16 – Kiriukhin, 1948*; 17 – Теленга, 1948; 18 – Kamal, 1951*; 19 – Никольская, 1952; 20 – Дядечко, 1954; 21 – Рубцов, 1954; 22 – Erdős, 1954*; 23 – Ibrahim, 1955*; 24 – Domenichini, 1956*; 25 – Domenichini, 1957*; 26 – Vasseur, Schvester, 1957*; 27 – Sweetman, 1958*; 28 – Borg, 1959*; 29 – Iperti, 1964; 30 – Liota, 1964*; 31 – Domenichini, 1965*; 32 – Hodek, 1965*; 33 – Domenichini, 1966*; 34 – Липа, Семьянов, 1967; 35 – Klausnitzer, 1969; 36 – Филатова, 1974; 37 – Кузнецов, 1975а; 38 – Семьянов, 1981; 39 – Schaefer, Semyanov, 1992; 40 – Shahadi et al., 2002; 41 – Riddick et al., 2009; 42 – Ware et al., 2010; 43 – Comont et al., 2014; 44 – Song et al., 2017; 45 – Ceryngier et al., 2018; 46 – Romanov, 2018; 47 – Honěk et al., 2019; 48 – Noyes, 2019; 49 – Romanov – 2019; 50 – Irfan Ullah et al., 2020; 51 – Song et al., 2020. Работы, отмеченные знаком (*), цитируются по Richerson, 1970.

составляет 1.8% и 12.2%, соответственно. Полученные нами данные указывают, что в Крыму *H. axyridis* подвергается более сильному воздействию *Phalacrotophora* spp., чем в г. Москве или в Европе, где заражённость варьирует от 1.7% до 5.3% [Comont et al., 2014; Durska, Ceryngier, 2014]. Возможно, что данные по заражённости *H. axyridis* в г. Ялте несколько завышены, поскольку сбор куколок осуществлялся только в июне, когда активность *Phalacrotophora* spp. максимальна. Это подтверждается сопоставлением данных о заражённости *H. axyridis* в г. Москве: в июне – первой половине июля она составляла 14.3%, поскольку к тому времени было собрано всего 14 куколок *H. axyridis*, из которых 2 были заражены *P. berolinensis*. Анализ сборов куколок божьих коровок, проведённых в августе, показал, что, хотя *P. fasciata* продолжают заражать предкуколок *A. bipunctata*, *A. decempunctata* и *O. conglobata*, предкуколки *H. axyridis* почти не подвергаются их атакам.

В Европе отмечено паразитирование на божьих коровках 4 видов ос из подсемейства Tetrastichinae: *O. scaposus*, *O. sempronius*, *T. epilachnae* и *A. neglectus* (табл. 6).

Из этих паразитоидов нами обнаруживались 2 вида: *O. scaposus*, полученный из куколок *H. axyridis* [Romanov, 2018] и *C. septempunctata* (данная работа), и не идентифицированный вид Tetrastichinae sp. из куколок *A. bipunctata*, собранных в 2018 г. в г. Ялте [Романов, собственное наблюдение], а также куколок *A. bipunctata* и *A. decempunctata*, собранных в г. Москве (данная работа).

Согласно литературным данным, в куколках *A. bipunctata* отмечалось паразитирование 3 видов Tetrastichinae: *O. scaposus*, *T. epilachnae* и *A. neglectus* (табл. 6). *O. sempronius* обычно паразитирует на личинках златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae) [Klausnitzer, 1969], поэтому отмеченное паразитирование на *C. bipustulatus* являлось, по-видимому, случайным, либо было результатом ошибочной идентификации вида паразитоида. В любом случае, *O. sempronius* не может рассматриваться в качестве паразитоида куколок *Adalia* spp.

Поскольку определение видов Tetrastichinae spp. по морфологическим признакам сильно

затруднено, в литературе описаны противоречивые данные. Эти противоречия не устранены до настоящего времени. В ряде случаев паразитоиды Tetrastichinae spp. описаны как *O. scaposus* [Теленга, 1948; Рубцов, 1954; Филатова, 1974], хотя признаки, отличающие этот вид от других видов Tetrastichinae spp., паразитирующих на кокцинеллидах, не указаны, что снижает ценность приводимых авторами данных. *A. neglectus*, по мнению Клаузницера, паразитирует на божьих коровках из триб Coccinellini, Chilocorini и Scymnini, а *T. epilachnae* – исключительно на представителях трибы Epilachnini [Klausnitzer, 1969]. В списке работ, посвящённых паразитам кокцинеллид, Ричерсон приводит публикации, согласно которым *T. epilachnae* паразитирует на божьих коровках из триб Epilachnini, Coccinellini и Chilocorini [Richerson, 1970]. Позднее Семьянов отметил, что все указания на *A. neglectus* как паразитоида *C. septempunctata* ошибочны, поскольку этот вид ос специализирован на видах кокцинеллид из рода *Chilocorus* [Семьянов, 1981; Schaefer, Semyanov, 1992], и подтвердил, что *T. epilachnae* паразитирует на *C. septempunctata* [Schaefer, Semyanov, 1992]. Два упоминания о паразитировании *A. neglectus* на *H. axyridis*, сделанные в обзорных работах [Ceryngier et al., 2018; Romanov, 2019], ошибочны, так как в публикации [Riddick et al., 2009], на которую они ссылаются, *A. neglectus* упоминается как паразитоид других божьих коровок (их виды не указаны), собранных помимо *H. axyridis*. Таким образом, единственным видом кокцинеллид из трибы Coccinellini, на котором паразитирование *A. neglectus* не было опровергнуто, остался *A. bipunctata*. Но является ли это указание ошибочным, неизвестно. К сожалению, использование универсальной базы данных по хальцидам [Noyes, 2019] также не позволяет прояснить этот вопрос, так как в ней собраны все известные данные без критического подхода, продублированы существующие противоречия, описанные выше. Кроме того, в базе данных практически отсутствуют ссылки на первоисточники, что не даёт возможности проверить предлагаемую информацию. Очевидно, что противоречия будут сняты последующими исследованиями, опирающи-

мися на данные как морфологического, так и молекулярно-генетического анализа.

Паразитоиды (Diptera и Hymenoptera) оказывают значительное влияние на численность видов-хозяев. В г. Москве заражённость нативных видов божьих коровок комплексом паразитоидов, откладывающих яйца в личинок и предкуколок кокцинеллид, может достигать 36.4% (табл. 4). Наиболее высокий уровень заражённости наблюдается у 3 видов божьих коровок: *Coccinella septempunctata* (36.4%), *A. bipunctata* (26.8%) и *Calvia quatuordecimguttata* (28.6%). В то же время общая заражённость паразитоидами инвазионного вида *H. axyridis* составляет всего 1.8% (табл. 4). В г. Москве наблюдалось паразитирование на *H. axyridis* только *P. berolinensis* и *P. fasciata*. Паразитирование на азиатской божьей коровке осы *O. scaposus*, отмечавшееся в 2017 г. в г. Феодосии [Romanov, 2018], в 2020 г. ни в г. Ялте, ни в г. Москве не наблюдалось, хотя сам паразитоид в г. Москве присутствует и паразитирует на *Coccinella septempunctata*. Tetrastichinae sp. (*T. epilachnae* или *A. neglectus*) активно паразитирует на божьих коровках рода *Adalia*, игнорируя личинок *H. axyridis*, в изобилии встречающихся на тех же самых деревьях. Возможно, это связано с тем, что крупные божьи коровки трибы Coccinellini, такие как *H. axyridis* и *C. septempunctata*, не являются подходящими хозяевами для этого вида ос-тетрастихин. *H. hemipterinus* паразитирует на личинках *Coccinella septempunctata* и *Calvia quatuordecimguttata* в г. Москве, паразитирования на личинках *H. axyridis* нами не наблюдалось. Эти данные подтверждают высказанную ранее гипотезу, согласно которой инвазионные виды не подвергаются интенсивному воздействию местных хищников, паразитов и патогенных организмов [Elton, 1958]. *H. axyridis* неоднократно использовалась в качестве модельного объекта для проверки этой гипотезы, получившей название «гипотеза освобождения от врагов» («enemy release hypothesis») [Comont et al., 2014; Ceryngier et al., 2018; Paula et al., 2021]. *H. axyridis* в Европе реже подвергается атакам паразитоидов, чем нативные виды божьих коровок, что подтверждает гипотезу [Comont et al., 2014;

Ceryngier et al., 2018]. Подобное подтверждение выглядит парадоксальным, поскольку паразитоиды кокцинеллид (*P. fasciata*, *O. scaposus*, *H. hemipterinus*) распространены по всей палеарктической области (*P. fasciata*) или по всему миру (*O. scaposus*, *H. hemipterinus*) и являются широкими олигофагами, паразитирующими на многих видах божьих коровок из разных триб, в том числе и на *H. axyridis* в её нативном ареале. Недавно проведённое исследование в Бразилии показало, что в этой стране заражённость паразитоидами *H. axyridis* на стадии имаго и куколки почти не отличается от заражённости нативных видов кокцинеллид; только на личиночной стадии *H. axyridis* в 2–3 раза реже заражается паразитоидами, чем нативные виды божьих коровок [Paula et al., 2021]. Это позволяет предположить, что гипотеза «освобождения от врагов» не является универсальной. Возможно, что низкая заражённость паразитоидами, наблюдающаяся у *H. axyridis* в Европе, обусловлена другими факторами, например, более сильным иммунитетом *H. axyridis*, чем у нативных видов кокцинеллид. Тем не менее, в европейской части России и в Крыму заражённость *H. axyridis* паразитоидами остаётся на невысоком уровне и не может служить важным фактором для ограничения численности вида и препятствовать его дальнейшему распространению.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Илье Артемьевичу Захарову-Гезехусу за советы по подготовке публикации.

Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-16-00079-П.

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

- Андрианов Б.В., Блехман А.В., Горячева И.И., Захаров-Гезехус И.А., Романов Д.А. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis*: глобальная инвазия. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 143 с.
- Богунова М.В., Теленга Н.А. Применение хилокорусов для борьбы с калифорнийской щитовкой на Кавказе. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. 1938. С. 52–54.
- Верижникова И.В., Шилова Е.А. Последствия интродукции энтомофага *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera Coccinellidae) и прогнозируемый ареал его акклиматизации на Украине // В сб.: Актуальные проблемы экологии и природопользования / Ред. Н.А. Черных. М.: РУДН, 2013. № 15. С. 65–68.
- Дядечко Н.П. Кокцинеллиды Украинской ССР. Киев: АН СССР, 1954. 157 с.
- Егоров Л.В., Подшивалина В.Н., Борисова Н.В., Ручин А.Б. *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) – новый чужеродный вид в фауне Поволжья // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. 2019. № 59–60. С. 73.
- Емец В.М. Находки коровки *Harmonia axyridis* (Coleoptera Coccinellidae) в Воронежском заповеднике (Воронежская обл. РФ) // Росс. журн. биол. инваз. 2018. № 1. С. 33–37.
- Захаров И.А. Двучечная божья коровка (*Adalia bipunctata* L.) как генетический объект // Генетика. 1995. Т. 31. № 2. С. 149–161.
- Захаров И.А. Гармония в Москве // Природа. 2015. № 11. С. 92–93.
- Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. М.: Агропромиздат, 1990. 123 с.
- Круглова О.Ю., Рогинский А.С., Синчук О.В. Регистрация инвазивного вида кокцинелл *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera Coccinellidae) в Брянской области. Труды БГУ. 2015. Т. 10. № 1. С. 389–392.
- Круглова О.Ю., Синчук О.В. Изменчивость инвазивного вида кокцинелл *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera Coccinellidae) по комплексу полиморфных признаков в условиях Беларуси // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе: Сборник статей II Международной научно-практической конференции (Минск 6–8 сентября 2017 г.). Минск: А.Н. Варахсин, 2017. С. 249–264.
- Кузнецов В.Н. Влияние некоторых биотических факторов на численность кокцинелл (Coleoptera Coccinellidae) в Приморском крае // В сб.: Энтомофаги советского Дальнего Востока / Ред. Л.А. Ивлиев, Л.С. Куликова, Т.П. Симакова. Труды Биол.-почв. ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975а. Т. 27. № 130. С. 143–152.
- Кузнецов В.Н. Фауна и экология кокцинелл (Coleoptera Coccinellidae) Приморского края // В сб.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Труды Биол.-почв. ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975б. Т. 28. № 131. С. 3–24.
- Кузнецов В.Н. Сем. Coccinellidae – Божьи коровки // В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые или жуки. Ч. 2. / Ред. П.А. Лер. Л.: Наука, 1991. С. 333–376.
- Курдюмов Н.В. Новые или малоизвестные паразитические перепончатокрылые // Русск. энтомол. обозр. 1912. Т. 12. С. 223–240.
- Липа Е.Ю., Семьянов В.П. Паразиты кокцинелл (Coleoptera Coccinellidae) Ленинградской области // Энтомол. обозр. 1967. Т. 46. № 1. С. 75–79.
- Матвейкина Е.А., Шадура Н.И., Володин В.А., Горячева И.И. Методические рекомендации по оценке рисков контаминации продуктов виноградарства в связи с распространением в России нового инвазивного организма – многоцветной азиатской коровки (*Harmonia axyridis* Pallas). М.: ООО «ВАШ ФОРМАТ», 2018. 32 с.
- Некрасова О.Д., Титар В.М. Многолетняя и сезонная динамика численности инвазивного вида *Harmonia axyridis* (Coleoptera Coccinellidae) на территории Украины // Вісник Харківського націон-го ун-ту ім. В.Н. Каразіна. Серія: біологія. 2014. Т. 20. № 1100. С. 159–162.
- Никитский Н.Б., Украинский А.С. Божьи коровки (Coleoptera Coccinellidae) Московской области // Энтомол. обозр. 2016. Т. 45. № 3. С. 555–582.
- Никольская М.Н. Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea). М.; Л.: АН СССР, 1952. 575 с.
- Оглоблин А.А. К биологии божьих коровок (Coleoptera Coccinellidae) // Русск. энтомол. обозр. 1913. Т. 13. С. 27–43.
- Орлова-Беньковская М.Я. Опасный инвазивный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera Coccinellidae) в Европейской России // Росс. журн. биол. инваз. 2013. № 1. С. 75–82.
- Рубцов И.А. Цитрусовые вредители и их природные враги. М.; Л.: АН СССР, 1954. 260 с.
- Савойская Г.И. Кокцинеллиды (систематика, применение в борьбе с вредителями сельского хозяйства). Алма-Ата: Наука, 1983а. 248 с.
- Савойская Г.И. Личинки кокцинелл (Coleoptera Coccinellidae) фауны СССР. Л.: Наука, 1983б. 244 с.
- Семьянов В.П. Новые данные о паразитах и хищниках *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera Coccinellidae) // В сб.: Вопросы общей энтомологии / Ред. В.И. Тобиас. Труды ВЭО. Л.: Наука, 1981. Т. 63. С. 11–14.
- Странишевская Е.П., Матвейкина Е.А., Остроухова Е.В., Луткова Н.Ю., Шадура Н.И., Володин В.А., Романов Д.А. Влияние многоцветной азиатской коровки (*Harmonia axyridis* Pallas) на качество белых и красных столовых виноматериалов // «Магарач». Виноградарство и виноделие. 2019. Т. 21. № 4. С. 357–362.
- Странишевская Е.П., Шадура Н.И., Матвейкина Е.А., Володин В.А. Создание экспериментальных участков для модельных экспериментов с *Harmonia axyridis* // Виноградарство и виноделие. 2016. Т. 46. С. 73–74.
- Странишевская Е.П., Шадура Н.И., Матвейкина Е.А., Володин В.А., Романов Д.А. Распространение азиатской божьей коровки в биоценозах Крыма // «Магарач». Виноградарство и виноделие. 2018. Т. 20. № 1. С. 26–27.

- Теленга Н.А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми (хищные кокцинеллиды и использование их в СССР). Киев: АН УССР, 1948. 120 с.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евразият. энтомол. журн. 2013. Т. 12. № 1. С. 35–38.
- Филатова И.Т. Коровки (Coleoptera Coccinellidae) Обь-Енисейского междуречья // В кн.: Фауна Сибири / Ред. А.И. Черепанов. Новосибирск: СО Наука, 1970. С. 83–100.
- Филатова И.Т. Паразиты Coccinellidae (Coleoptera) Западной Сибири // В кн.: Фауна и экология насекомых Сибири / Ред. Н.Г. Коломиец. Новосибирск: СО Наука, 1974. С. 173–185.
- Шайкевич Е.В., Захаров И.А., Хонек А. Экологическая генетика жуков рода *Adalia*: изменчивость и симбиотические бактерии в европейских популяциях десятиточечной божьей коровки *Adalia decempunctata* // Экологическая генетика. 2019. Т. 17. № 14. С. 37–45.
- Barševskis A. Multicoloured Asian lady beetle (*Harmonia axyridis* (Pallas 1773)) (Coleoptera: Coccinellidae) for the first time in the fauna of Latvia // Balt. J. Coleopterol. 2009. Vol. 9. No. 2. P. 135–138.
- BOLD (Barcode of Life Database) (database) // (<http://www.barcodinglife.com/>). Accessed 15.08.2020.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedvěd O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // BioControl. 2008. Vol. 53. No. 1. P. 5–21.
- Burland T.G. DNASTAR's Lasergene sequence analysis software // Methods Mol. Biol. 2000. Vol. 132. P. 71–91.
- Ceryngier P., Hodek I. Enemies of Coccinellidae // In: Ecology of Coccinellidae / Eds. Hodek I. and Honěk A. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 319–350.
- Ceryngier P., Nedvěd O., Grez A.A., Riddick E.W., Roy H.E., Martin G.S., Steenberg T., Veselý P., Zaviezo T., Zúniga-Reinoso Á., Haelewaters D. Predators and parasitoids of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* in its native range and invaded areas // Biol. Inv. 2018. Vol. 20. P. 1009–1031.
- Ceryngier P., Roy H.E., Poland R.L. Natural enemies of ladybird beetles // In: Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae) / Eds. Hodek I., van Emden H.F., Honěk A. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. P. 375–443.
- Chapin J.B., Brou V.A. *Harmonia axyridis* (Pallas) the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae) // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1991. Vol. 93. No. 3. P. 630–635.
- Clewley J.P. Macintosh sequence analysis software. DNASTAR's LaserGene // Mol. Biotechnol. 1995. Vol. 3. P. 221–224.
- Comont R.F., Purse B.V., Philips W., Kunin W.E., Hanson M., Lewis O.T., Harrington R., Shortall C.R., Rondoni G., Roy H.E. Escape from parasitism by the invasive alien ladybird *Harmonia axyridis* // Insect Conserv. Divers. 2014. Vol. 7. No. 4. P. 334–342.
- Disney R.H.L. Natural history notes on some British Phoridae (Diptera) with comments on a changing picture // Ent. Gaz. 1979. Vol. 30. P. 141–150.
- Disney R.H.L., Majerus M.E.N., Walpole M.J. Phoridae (Diptera) parasitizing Coccinellidae (Coleoptera) // Entomologist. 1994. Vol. 113. P. 28–42.
- Durska E., Ceryngier P. Parasitization of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* by native phorid parasitoids in Poland // In: 8th international congress of dipterology / Eds. Dorchin N., Kotrba M., Mengual X., Menzel F. Potsdam, 2014.
- El-Arnaouty S.A., Beyssat-Arnaouty V., Ferran A., Galal H. Introduction and release of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas for controlling *Aphis coccivora* Koch on faba beans in Egypt // Egypt. J. Biol. Pest Control. 2000. Vol. 10. No. 1–2. P. 129–136.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. 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.
- Goetz D.W. *Harmonia axyridis* ladybug invasion and allergy // Allergy Asthma Proc. 2008. Vol. 29. P. 123–129.
- Grež A.A., Zaviezo T., Roy H.E., Brown P.M.J., Bizama G. Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity // Diversity Distrib. 2016. Vol. 22. P. 982–994.
- Hodek I. Biology of Coccinellidae. Prague: Academia, 1973. 260 p.
- Honěk A., Martinková Z., Ceryngier P. Different parasitization parameters of pupae of native (*Coccinella septempunctata*) and invasive (*Harmonia axyridis*) coccinellid species // Bull. Insect. 2019. Vol. 72. No. 1. P. 77–83.
- Honěk A., Martinková Z., Pekár S. Temporal stability of morph frequency in central European populations of *Adalia bipunctata* and *A. decempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. 2005. Vol. 102. P. 437–442.
- Iablokoff-Khnzorian S.M. Les coccinelles. Coléoptères-Coccinellidae. Paris: Société nouvelle des Editions Boubée, 1982. 568 p.
- Iperti G. Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Alpes-Maritimes et les Basses-Alpes // Entomophaga. 1964. Vol. 9. No. 2. P. 153–180.
- Iperti G., Bertand E. Hibernation of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in south-eastern France // Acta Soc. Zool. Bohem. 2001. Vol. 65. P. 207–210.
- Irfan Ullah M., Ali Zahid S.M., Afzal M., Arshad M., Abdullah A., Altaf N., Riaz M. First record of *Oomyzus scaposus* (Hymenoptera: Eulophidae), as a parasitoid of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Pakistan // EPPA Bull. 2020. Vol. 50. No. 2. P. 288–291.
- Klausnitzer B. Zur kenntnis der entomoparasiten mitteleuropäischen Coccinellidae // Abhandlungen und Berichte

- des Naturkundemuseums Görlitz. 1969. Vol. 44. No. 9. P. 1–15.
- Koch R.L. The multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*: a review of its biology uses in biological control and non-target impacts // J. Insect Science. 2003. Vol. 3. No. 32. P. 1–16.
- Koch R.L., Burkness E.C., Burkness S.J., Hutchison W.D. Phytophagous preferences of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) for autumn ripening fruit // J. Ecol. Entomol. 2004. Vol. 97. P. 539–544.
- Koch R.L., Galvan T.L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 23–35.
- Majerus M.E.N. Ladybirds. London: HarperCollins, 1994. 367 p.
- Noyes J.S. Encyrtidae of Costa Rica. 3. Subfamily Encyrtinae: Encirtini, Echthroplexiellini, Discodini, Oobini and Ixodiphagini parasitoids associated with bugs (Hemiptera), insect eggs (Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera) and ticks (Acari) // Mem. Am. Entomol. Inst. 2010. Vol. 84. P. 1–848.
- Noyes J.S. Universal Chalcidoidea Database (database) // (<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/>). Accessed 15.03.2019.
- Paula D.P., Togni P.H.B., Costa V.A., Souza L.M., Sousa A.A.T.C., Tostes G.M., Pires C.S.S., Andow D.A. Scrutinizing the enemy release hypothesis: population effects of parasitoids on *Harmonia axyridis* and local host coccinellids in Brazil // BioControl. 2021. Vol. 66. P. 71–82.
- Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // BioControl. 2008. Vol. 53. No. 1. P. 103–125.
- Przeżożny M., Barłózek T., Bunalski M. *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) new species of ladybird beetle for Polish fauna // Pol. J. Entomol. 2007. Vol. 76. No. 3. P. 177–182.
- Pugh A. Bugs on the move – the harlequin ladybird. 2017 (web page) // (<https://www.nzffa.org.nz/farm-forestry-model/the-essentials/forest-health-pests-and-diseases/Beneficial-organisms/Predators-parasitoids/harmonia-axyridis-the-harlequin-ladybird/bugs-on-the-move-the-harlequin-ladybird/>). Accessed 15.08.2020.
- Richerson J.V. A world list of parasites of Coccinellidae // J. Entomol. Soc. Brit. Columbia. 1970. Vol. 67. P. 33–48.
- Riddick E.W., Cottrell T.E., Kidd K.A. Natural enemies of the Coccinellidae: parasites, pathogens and parasitoids // Biol. Control. 2009. Vol. 51. No. 2. P. 306–312.
- Romanov D.A. Finding of parasitoids *Phalacrotophora fasciata* (Diptera: Phoridae) and *Oomyzus scaposus* (Hymenoptera: Eulophidae) in pupas of *Harmonia axyridis* of the Crimea // Rus. J. Biol. Inv. 2018. Vol. 9. No. 1. P. 83–85.
- Romanov D.A. Parasitoids of the harlequin ladybeetle *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) // Rus. J. Biol. Inv. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 52–67.
- 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., van Vlaenderen J., Nedvĕd O., Ravn H.P., Grégoire J.C., de Biseau J.C., Maes D. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds // Diversity Distrib. 2012. Vol. 18. P. 717–725.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R.F., De Clerq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A.A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honĕk A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kilfan J., Lawson Handley L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinková Z., Minnaar I.A., Nedvĕd O., Orlova-Bienkowskaja M.Ja., Osawa N., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.G., Sloggett J.J., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vıglášová S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviero T., Zhao Z. The harlequin ladybird *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // Biol. Invas. 2016. Vol. 18. No. 4. P. 997–1044.
- Ruchin A.B., Egorov L.V., Lobachev E.A., Lukiyarov S.V., Sazhnev A.S., Semishin G.B. Expansion of *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) to European part of Russia in 2018–2020 // Baltic J. Coleopterol. 2020. Vol. 20. No. 1. P. 51–59.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory manual. New York Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. 1626 p.
- Sazhnev A.S., Anikin V.V., Zolotukhin V.V. Overwintering and new records of invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) after mass expansion to European part of Russia in 2018–2019 // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2020. Vol. 5. No. 4. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-4>
- Schaefer P.W., Semyanov V.P. Arthropod parasites of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): world parasite list and bibliography // Ent. News. 1992. Vol. 103. No. 4. P. 125–134.
- Shahadi F., El-Bouhssini M., Babi A. First record of parasitoids on the predator seven spotted coccinellid *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) in Syria // Arab Journal of Plant Protection. 2002. Vol. 20. No. 1. P. 49–51.
- Sloggett J.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): smelling the rat in native ladybird declines // Eur. J. Entomol. 2017. Vol. 114. P. 455–461.
- Smith H.S. An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects // J. Econ. Entomol. 1916. Vol. 9. P. 477–486.
- Song H.T., Fei M.H., Li B.P., Zhu C.D., Cao H.X. A new species of *Oomyzus* Rondani (Hymenoptera Eulophidae) reared from the pupa of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera Coccinellidae) in China // ZooKeys. 2020. Vol. 953. P. 49–60.
- Song H., Meng L., Li B. Fitness consequences of body-size-dependent parasitism in a gregarious parasitoid attacking the 7-spot ladybird *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Biol. Control. 2017. Vol. 113. P. 73–79.

- Trjapitzin V.A. *Homalotylus hemipterinus* (De Stefani 1898) (Hymenoptera: Encyrtidae) in the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. 2013. Vol. 268. P. 9–12.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biol. Inv. 2014. Vol. 16. No. 5. P. 1003–1008.
- Ware R., Michie L.J., Otani T., Rhule E., Hall R. Adaptation of native parasitoids to a novel host: the invasive coccinellid *Harmonia axyridis* // IOBC/WPRS Bull. 2010. Vol. 58. P. 175–182.
- Zakharov I.A., Goryacheva I.I., Suvorov A.P. Mitochondrial DNA polymorphism in invasive and native populations of *Harmonia axyridis* // Eur. J. Environ. Scien. 2011. Vol. 1. No. 1. P. 15–18.
- Zakharov I.A., Romanov D.A. Distribution and some biological features of invasive species *Harmonia axyridis* in the Crimea // Rus. J. Biol. Inv. 2018. Vol. 9. No. 1. P. 44–45.

***HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) IN MOSCOW CITY AND YALTA CITY: ITS COMPETITION WITH NATIVE SPECIES OF COCCINELLIDS AND THE INFLUENCE OF PARASITIDS ON ITS NUMBER**

© 2021 Romanov D.A.^{a,*}, Matveikina E.A.^{b,**}

^aVavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow 119333, Russia

^bAll-Russian National Research Institute for Viticulture and Winemaking “Magarach” of the RAS, Yalta 298600, Russia

e-mail: *dromanov_16@mail.ru; **holen-19@mail.ru

The Asian ladybird *Harmonia axyridis* is an invasive species that is rapidly spreading around the world. Occupying new territories, *H. axyridis* often causes a decrease in the biodiversity of native species of coccinellids, competing with them for food resources. A comparison of *H. axyridis* with six species of ladybirds was made in terms of the ratio of the number of individuals and the degree of infestation with parasitoids. In Moscow city, the most widespread species of ladybirds was *Adalia bipunctata* (67.1%), *H. axyridis* ranks second (16.5%). The total infestation of *H. axyridis* pupae with parasitoids is 1.8% in Moscow city and 12.2% in Yalta city. Infestation with parasitoids of other ladybird species in Moscow city is much higher: from 11.0% to 36.4%. Thus, parasitoids effectively regulate the number of native ladybird species, but have an insignificant effect on the number of the invasive species *H. axyridis*.

Key words: *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, Tetrastichinae, coccinellids, invasive species, parasitism.

ИНТРОДУКЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЯКУТИИ: АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТИВНОСТИ, ПЕРСПЕКТИВ И НЕГАТИВНЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ

© 2021 Шадрина Е.Г.^{а,*}, Вольперт Я.Л.^{б,**}, Охлопков И.М.^{а,***}

^аИнститут биологических проблем криолитозоны ФИЦ «Якутский научный центр СО РАН», Якутск 677980, Россия

^бНаучно-исследовательский институт прикладной экологии Севера Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова, Якутск 677000, Россия
e-mail: *e-shadrina@yandex.ru; **ylv52@mail.ru; ***imo-ibpc@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.02.2021. После доработки 12.11.2021. Принята к публикации 23.11.2021

Анализируется опыт преднамеренной интродукции млекопитающих на территории Якутии. В период 1930–2020 гг. было осуществлено вселение 8 чужеродных видов млекопитающих и одного аборигенного. Успешно натурализовались два чужеродных вида – ондатра и американская норка, – а также реинтродуцированный соболь. Интродукция овцебыка, начатая в 1996 г., протекает успешно, и при надлежащих мерах охраны можно прогнозировать дальнейшее увеличение численности и расширение ареала на всю тундровую зону Якутии. Попытки вселения речного бобра, енотовидной собаки, степного хоря и домашнего яка потерпели неудачу. Мероприятия по интродукции лесного бизона продолжаются, но темпы репродукции, особенности зимнего поведения и питания свидетельствуют о трудностях его адаптации к новым климатическим условиям. Преднамеренная интродукция чужеродных видов представляет потенциальную опасность для экосистем Севера, особенно попытки реконструкции палеофауны за счёт видов, характерных для палеоландшафтов, а не современной фауны региона. Мероприятия по «повышению биоразнообразия» без всестороннего биологического анализа могут привести к нарушению равновесия северных экосистем.

Ключевые слова: чужеродные виды, преднамеренная интродукция, млекопитающие, биоразнообразие, адаптация, Якутия, северные экосистемы.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-134-156

Введение

Изменения, связанные с проникновением в природные ценозы чужеродных видов, начали происходить ещё в конце эпохи Великих географических открытий как следствие освоения новых регионов, но объектом пристального внимания специалистов они стали лишь с середины XX в., когда, с одной стороны, накопился достаточно большой массив данных, свидетельствующих о негативных последствиях этого процесса, с другой стороны, – интенсивность биологических инвазий во многих странах мира усилилась, чему способствовали глобальные изменения климата и антропогенное воздействие [Дгебуадзе, 2014]. Список чужеродных видов постоянно расширяется, причём многие из них агрессивны и представляют опасность для колонизируемых ими экосистем. Нентвиг с соавторами

предложили для Европы список чужеродных видов, вызывающих наибольшую озабоченность, в который вошло 149 видов, в том числе 4 вида млекопитающих (*Rattus norvegicus*, *Ondatra zibethicus*, *Cervus nippon*, *Muntiacus reevesi*) [Nentwig et al., 2018]. Для территории России было выделено 35 чужеродных видов, которые могут являться приоритетными мишенями для исследований и контроля, из них 4 вида млекопитающих – ондатра, речной бобр, американская норка и енотовидная собака [Дгебуадзе, 2014].

Как известно, наиболее активная деятельность по преднамеренной интродукции на территории Российской Федерации пришлась на тридцатые годы XX в. [Павлов и др., 1973], когда вселили 20 видов млекопитающих и реинтродуцировали – 14 [Хляп и др., 2008]. При этом территория России «загрязнена» чуже-

родными видами неравномерно: максимальное количество (27 чужеродных видов) отмечено на юге европейской части России, а меньше всего видов-вселенцев в тундре [Хляп и др., 2011]. Уже в 1960-е гг. стало ясно, что последствия этой деятельности весьма неоднозначны [Гептнер, 1963; цит. по: Павлов и др., 1973], но надо отметить, что в обществе до сих пор бытует мнение, что всемерное повышение биологического разнообразия является положительным моментом, особенно в отношении хозяйственно ценных видов, в том числе исчезнувших в доисторический период. Например, на территории Республики Саха (Якутия) пытаются реализовать проект так называемого Плейстоценового парка в нижнем течении р. Колымы [Плейстоценовый парк, 2021]. К счастью, несмотря на неоднократные попытки, проект пока не получил государственной поддержки, но негативный эффект в случае его реализации может превзойти все ранее известные, не только в Якутии, но и в России и, возможно, в мире, так как в ходе осуществления планируется ликвидация огромной площади природных биоценозов тундры с замещением на антропогенные луговые биоценозы, что приведёт к инвазии большого числа чужеродных видов крупных млекопитающих [Плейстоценовый парк, 2021].

Ранее был опубликован ряд работ, посвящённых результатам мероприятий по вселению животных на территорию Якутии [Давыдов, Соломонов, 1967; Грязнухин, 1980; Мордосов и

др., 2017; Степанова, Охлопков, 2017; Аргунов, 2018] и их влиянию на современную териофауну [Вольперт, 2014], но проблема не потеряла своей актуальности. Работы в этом направлении продолжаются, и существуют разные точки зрения на допустимость преднамеренной интродукции чужеродных видов.

Целью настоящего исследования было рассмотрение эффективности интродукционных работ на территории Якутии и анализ потенциальной опасности вселения чужеродных млекопитающих в северные экосистемы.

Результаты

К настоящему времени на территории Якутии осуществлены мероприятия по преднамеренной интродукции 8 представителей хозяйственно ценных млекопитающих, а также по восстановлению численности одного аборигенного вида (табл. 1). Это два вида грызунов, четыре вида хищных и три парнокопытных. Масштабы, результативность, экологические и хозяйственные последствия этих мероприятий весьма существенно различаются.

Преднамеренная интродукция чужеродных видов

Обсуждение результатов

Ондатра *Ondathra zibethica* L., 1766. Основание для мероприятий по интродукции вида – повышение производительности охот-

Таблица 1. Интродукция и реинтродукция хозяйственно ценных видов млекопитающих на территории Якутии

Вид	Интродукция	Исходный материал	Результат
Интродукция чужеродных видов			
<i>Ondathra zibethica</i> L., 1766	1930–1932 гг.	120 экз.	Успешно
<i>Castor fiber</i> L., 1758	2001–2002 гг.	65 экз.	Неудачно
<i>Neovison vison</i> Schreber, 1777	1961–1964 гг.	686 экз.	Успешно
<i>Mustela eversmanii</i> Lesson, 1827	1980–1981 гг.	532 экз.	Локальная популяция
<i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray, 1834	1930-е гг.	7 экз.	Неудачно
<i>Bos mutus</i> Przewalski, 1883	1971, 1973, 1974 гг.	167 экз.	Неудачно
<i>Ovibos moschatus</i> Zimmerman, 1780	1996–1997, 2000–2002, 2009, 2014 гг.	177 экз.	На стадии адаптации
<i>Bison bison athabasca</i> Rhoads, 1897	2006, 2011, 2013, 2020 гг.	120 экз.	Полувольное содержание
Реинтродукция аборигенного вида			
<i>Martes zibellina</i> L., 1758	1947–1955 гг.	5500 экз.	Успешно

ничьих угодий при наличии свободной экологической ниши полуводных травоядных млекопитающих. Работы проводились в рамках мероприятий в масштабах СССР [Колосов, Лавров, 1968]. Первые выпуски ондатры на территории Якутии осуществили в бассейне р. Олёкмы в 1930–1932 гг. Было выпущено 57 и 62 зверька из Канады и Финляндии, соответственно. Впоследствии оказалось, что выбор места был неудачным, так как долины горных рек не удовлетворяют экологическим требованиям вида, и начало внутриреспубликанскому расселению положили выпуски ондатры на территории Кобяйского района в 1934–1938 гг. [Давыдов, Соломонов, 1967]. Успешность освоения территории Якутии ондатрой во многом определяется хорошо развитой речной сетью и обилием озёр, что соответствует экологическим потребностям вида. Искусственное расселение ондатры повсеместно сопровождалось активными миграциями и быстрым саморасселением, причём особенно быстро происходило по течению рек [Чашухин, 2007]. При этом надо отметить, что в пределах Якутии данные о расширении ареала на север за пределы таёжной зоны отсутствуют.

В настоящее время ондатрой заселена вся пригодная для её обитания территория таёжной зоны Якутии. На территории Западной и северо-восточной Якутии она заселяет озёра, связанные с речными системами, в которых кормность биотопов и, как следствие, успешность размножения вида зависят от уровня паводковых вод. В условиях Центральной Якутии заселяет преимущественно замкнутые водоёмы термокарстового происхождения [Млекопитающие Якутии, 1971; Чибыев и др., 2013].

Добыча ондатры в республике началась с 1940-х гг., с этого времени промысел расширялся как в территориальном, так и объёмном отношении, достигнув максимума добычи в 1963 г. – 922 тыс. штук, или 23% от общесоюзной добычи [Давыдов, Соломонов, 1967]. Всплеск численности после натурализации сменился снижением численности: в 1970–1980-х гг. до 600 тыс. ежегодно, а в конце 1980-х гг. вся республиканская добыча снизилась до 100–200 тыс. шкурок в год. Пред-

полагается, что большой вклад в снижение численности вида в тот период внесли естественные процессы регуляции численности популяций. Анализу изменений численности ондатры в Якутии посвящено несколько исследований [Млекопитающие Якутии, 1971; Ондатра северо-восточной..., 1976; Чибыев и др., 2013; Мордосов и др., 2017], но, к сожалению, они основаны на анализе показателей по заготовкам пушнины, поэтому лишь косвенно отражают реальные изменения численности. Авторы единодушны в том, что с начала 1990-х гг. в связи с прекращением централизованного планового приёма пушнины государством, данные о заготовках шкурок ондатры перестали реально отражать объёмы добычи, так как появилось много каналов сбыта, не предоставляющих данные для отражения государственной статистики.

Учётов ондатры на сколько-нибудь значительных территориях в Якутии не проводилось, поэтому все предположения о современных уровнях численности вида до некоторой степени умозрительны. В 1981–1983 гг. проведены авиаучёты на территории северо-восточной Якутии, а в начале 2000-х гг. – на территории Лено-Алданского междуречья (правобережье р. Лены, Центральная Якутия) [Чибыев и др., 2013]. В.Ю. Чибыев с соавторами полагают, что численность ондатры в 2000-х гг. снизилась по сравнению с 1980-ми гг. примерно в 2–3 раза.

Поскольку промысел ондатры в Якутии упал, можно полагать, что в настоящее время численность вида во многом определяется природными факторами. Естественно, что для полуводных видов к числу наиболее значимых относятся гидрологический режим – общий уровень воды, наличие и выраженность паводков, промерзание, протяжённость береговой линии водоёмов. В Центральной Якутии широкое распространение имеют аласные ландшафты с системой изолированных озёр, для них характерны сезонные и годовые колебания уровня воды и наблюдается корреляция численности ондатры с обводнёностью водоёмов [Немчинов, 1958; Чибыев, Атласов, 2009; Чибыев и др., 2013]. В речных системах бассейна рек Колымы, Индигирки и Вилюя, где озёра образуют единую гидро-

систему с реками, важную роль играют весенние паводки, причём негативное влияние ярко выражено только для высоких и устойчивых подъёмов воды, при которых норы и хатки ондатры затапливаются на длительное время [Млекопитающие Якутии, 1971; Ондатра северо-восточной..., 1976]; умеренные подъёмы могут способствовать расселению вида [Млекопитающие Якутии, 1971].

В настоящее время для ондатры на территории Якутии характерна высокая плодовитость при высокой интенсивности размножения [Млекопитающие Якутии, 1971; Ондатра северо-восточной..., 1976] и крайне низкой доле особей старше 1–2 лет [Сыроватская, Шадрина, 2006]. Сочетание этих двух факторов свидетельствует о высоких темпах обновления состава и характерно для периферических популяций видов, когда высокая смертность компенсируется интенсификацией воспроизводства [Шадрина, Вольперт, 2004]. Отмечены также существенные изменения размерных характеристик ондатры на территории Якутии: по сравнению с 1960-ми гг. произошло снижение средних размеров особей [Шадрина, Сыроватская, 2002, 2007; Шадрина и др., 2009]. Особенно это заметно в долине р. Колымы, где в период вспышки численности после натурализации средние размеры ондатры были существенно больше, чем в других частях ареала [Млекопитающие Якутии, 1971]. Кроме того, произошло сглаживание полового диморфизма и изменение темпов развития сеголетков – ярко выражена зимняя остановка роста в первую зиму жизни, которая компенсируется следующей весной; обе особенности также свидетельствуют о напряжённости взаимоотношений организма со средой обитания [Шадрина и др., 2009].

Возможность проявления негативных экологических и хозяйственных последствий вселения ондатры обсуждалась ещё до начала интродукционных работ на территории СССР. Им предшествовала дискуссия о потенциальной опасности осложнения эпидемиологической обстановки и возможной конкуренции с аборигенными видами [Чашухин, 2007]. Кроме того, к тому времени уже стало известно на примере европейских стран, что роющая деятельность ондатры приводит к по-

вреждению берегов, что особенно опасно для водоёмов с искусственно регулируемым режимом уровня воды [Чашухин, 2007]. На территории Якутии негативное проявление роющей деятельности ондатры наиболее заметно в озёрных экосистемах Центральной Якутии [Чибыев, Мордосов, 2007]. При повышении плотности населения ондатры повышается нагрузка на береговую линию озёр из-за увеличения числа нор, в результате происходит обрушение берегов, в сельскохозяйственных районах оно усугубляется воздействием скота, приходящего на водопой и обрушивающего подземные сооружения ондатры. Как следствие, площадь водяного зеркала увеличивается и происходит обмеление. Следствием этих процессов является также деградация сенокосных угодий и пастбищ Центральной Якутии. Кроме того, при нехватке пригодных для создания нор участков ондатры начинают создавать норы в плотинах и дамбах, что способствует их разрушению [Чибыев, Мордосов, 2007].

К числу возможных экологических последствий инвазии ондатры в местные экосистемы можно отнести также снижение численности водяной полёвки *Arvicola amphibius* L., 1758, которая селится в сходных биотопах, но существенно уступает ондатре по размерам. Надо отметить, что почти повсеместное снижение численности водяной полёвки на территории России отмечается многими авторами [Транквилевский и др., 2014], но насколько оно связано с вторжением ондатры, до конца не выяснено. Мы считаем, что наличие конкурентных отношений весьма вероятно: по нашим наблюдениям и результатам отлова, численность водяной полёвки в окрестностях г. Якутска была фактически нулевой с начала 1990-х по 2010-е гг., что подтверждается результатами многолетних отловов Центра гигиены и эпидемиологии по РС (Я) (данные О.И. Никифорова). При этом ондатра охотно заселяет не только берега пригородных озёр, но и селится на всех пригодных к обитанию участках в черте города. На территории Юго-Западной Якутии местообитания водяной полёвки и ондатры, как правило, пространственно разобщены: ондатра чаще селится по берегам мелких речек, а

водяная полёвка – в пойме р. Лены с возможностью откочёвки на надпойменную террасу; поселений двух видов на соседних участках не отмечено.

Кроме того, по нашим наблюдениям, в настоящее время ондатра успешно осваивает все пригодные к обитанию водоёмы на территории г. Якутска и в пригородах. Внедрение вида в городскую среду представляет опасность для санитарно-эпидемиологической ситуации, так как связано с ещё одним возможным негативным эффектом – зверёк относится к группе животных, высоко восприимчивых к возбудителю туляремии [Рудаков и др., 2017; Тарасов и др., 2019], и в отсутствие водяной полёвки может успешно заменять её в природных и антропогенных очагах.

Таким образом, современные популяции ондатры на территории Якутии характеризуются целым рядом черт, свидетельствующих о приспособленности к субпессимальным условиям существования, адаптация чужеродного вида прошла успешно, а в ряде случаев имеются признаки негативного воздействия на экосистемы и их отдельные компоненты. При этом натурализация этого вида имела большой хозяйственный успех, в отдельных регионах произошло изменение структуры охотничьего промысла.

Речной бобр *Castor fiber* L., 1758. Основанием для мероприятий по интродукции вида послужили сведения о прошлом широком распространении бобра в Якутии, найденные в исторических актах и топонимике географических названий [Скалон, 1951], а также палеонтологические свидетельства [Боесков, Агаджанян, 1999; Скалон, 1951; Красная книга..., 2003].

Интродукция речных бобров на территорию Якутии была проведена в 2001 и 2002 гг. на островах р. Лены в пределах особо охраняемой природной территории Национальный природный парк «Усть-Виллюйский»: было завезено 19 и 46 бобров, соответственно [Красная книга..., 2003]. В 2003 г. ещё одна партия около 30 животных была выпущена в долины рек Мая, Кустах-Эльге и Нотара (юго-восточная Якутия) [В Якутии..., 2003].

Животные первой партии сформировали 5 поселений и пережили зиму, причём в трёх

семьях появилось потомство [Красная книга..., 2003]. В первый год было отмечено саморасселение на 53 км вниз по течению проток и 22 км – вверх, а учтённый отход бобров составил 2 особи [Красная книга..., 2003]. К сожалению, свидетельства о выживании бобров в данном регионе более одного сезона отсутствуют, считается, что все интродуценты погибли. Судьба бобров третьей партии также неизвестна, по-видимому, они погибли в год выпуска или следующей зимой.

Анализируя причины неудачи, можно отметить две группы факторов – субъективные и экологические. К первой следует отнести ошибки, связанные с некритическим анализом исторических источников. При разработке плана интродукционных мероприятий в качестве основного источника доказательств относительно недавнего обитания бобра на территории Якутии использовались сводка В.Н. Скалона [1951] и монография А.Л. Дьяконова [1990], в которых как свидетельства рассматриваются, прежде всего, записи ясачных сборов и ярмарочной торговли по Якутскому уезду. При этом отмечены существенные различия в объёмах добычи – от сотен шкур в год в XVII–XVIII вв. до 12–16 в начале XX в., что расценивается как свидетельство истребления бобра на данной территории [Скалон, 1951]. Следует учесть, что границы Якутии как административного образования в этот период претерпели весьма существенные изменения: с 1638 г. существовал Якутский уезд, территория которого начиналась на водоразделе рек Енисея и Лены, а на севере, востоке и юге проходила по побережью Ледовитого и Тихого океанов и Становому хребту, позже в его состав был включён также Камчатский полуостров [Петухова, 2002]. В XVIII в. статус и подчинение территории несколько раз менялись, но даже к началу XX в. площадь тогдашней Якутской области составляла 3.97 млн км² [Якутская область, 2021], тогда как современная Якутия имеет площадь 3.08 млн км², причём почти 30%-я разница площади приходилась на соседние юго-восточные территории, а южная граница доходила почти до р. Амур. Вид может существовать в бассейне р. Амур, хотя и не образует там типичных плотин и хаток

[Наземные млекопитающие..., 1984; Литвинова, Литвинов, 2012]. Таким образом, данные о больших объёмах продаж шкур бобра приходится на периоды, когда административная территория Якутии простиралась далеко на юг и восток.

Вторым источником возможных ошибок интерпретации архивных источников является терминология: в записях XVII–XIX вв. бобры учитываются как «бобры и кошлоки» [Скалон, 1951, с. 26], последний термин чаще относился к молоди калана. В записях того времени каланы часто фигурировали как «морские бобры» или просто «бобры», то есть большое число так называемых «бобровых» шкур может объясняться отнесением к ним шкур калана. В пользу этого предположения говорит факт, что наибольшее число «бобровых» шкур на якутских ярмарках продавалось в период, когда Якутский уезд включал побережье Тихого океана. Показательно, что в архивных записях Камчатки за 1740-е гг. цифры добычи бобра на Камчатке и продажи в Якутской области весьма сходны. Например, в 1741 и 1744 гг. на Камчатке добыто, соответственно, 700 и 1200 бобровых шкур [Вахрин, 2021], а в якутских архивах в 1746 г. фигурируют данные о продаже 700 бобровых шкур [Скалон, 1951]; сходный порядок чисел позволяет предположить, что записи относятся к одному и тому же виду.

И, наконец, третий источник ошибок – указание в качестве мест бывшего обитания бобра в Якутии пунктов, расположенных на более южных сопредельных территориях, как это произошло с реками Нелькан, Киренга и Витим (за исключением устья) и частью озёр, упомянутых В.Н. Скалоном в качестве топонимических доказательств. Справедливости ради надо отметить, что сам В.Н. Скалон, наряду с оптимистичными вариантами возможного бывшего заселения бобром южной и центральной Якутии, приводит многочисленные мнения других исследователей об отсутствии здесь вида, по крайней мере, в историческое время.

Второй группой факторов, приведших к неудаче интродукции, следует считать крайне неудачный выбор мест выпуска животных. Район устья р. Вилюй в широтном

отношении является самой северо-восточной точкой выпуска бобра на территории РФ. Даже в сравнении с оптимистичной картой бывшего распространения бобра, предложенной В.Н. Скалоном [1951], данный пункт находится за пределами ареала вида. Регион характеризуется резко континентальным климатом: средняя многолетняя температура воздуха в январе составляет -37.6 °С, продолжительность периода со среднесуточной температурой ниже 0 °С около 200–209 дней [Природные условия..., 1989], тогда как для районов успешной натурализации вида на севере европейской части России, например, в Кировской области, те же показатели составляют соответственно $-13...-15$ °С и 160 дней [Переведенцев и др., 2010]. Установлено, что плотность населения сибирских популяций бобра находится в прямой зависимости от продолжительности периода положительных температур, а смертность молодняка – в обратной зависимости [Смирнов, Пономаренко, 2006]. Кроме того, от глубины снежного покрова и наружной температуры зависит температурный режим в хатках бобра, что важно для выживания вида в зимний период [Соловьев и др., 2016]. Помимо этого, расселение полуводного вида на Севере сопряжено с трудностями из-за большой глубины промерзания водоёмов: толщина льда на р. Лене в районе выпуска бобров достигает 150–160 см [Водохозяйственная..., 2018], а многие малые реки и протоки перемерзают. Выпуск бобров осуществили на островах р. Лены ниже устья р. Вилюй, общая ширина русла реки с островами составляет здесь около 28 км, а при слиянии рукавов – водное пространство до 3 км [Зайцев, Чалов, 2021], при этом годовая амплитуда уровней воды р. Лены в период открытого русла доходит до 8.5 м [Коротчаев, 2021]. Толщина льда на реке доходит до 204 см [Зайцев, Чалов, 2021], продолжительность зимней межени 230–240 суток, а величина подпора уровня в случае образования ледяных заторов доходит до 5–10 м и более [Зайцев, Чалов, 2021; Коротчаев, 2021]. При этом обычные местообитания речного бобра – мелкие и средние реки с незначительными колебаниями уровня воды [Киреев, Емельянов, 2012; Речной бобр..., 2012],

это связано с тем, что благополучие плотин и поселений зависит от интенсивности колебаний уровня воды. Поэтому выпуски речного бобра обычно приурочены к аналогичным рекам или озёрно-болотным системам [Павлов и др., 1973]. Кроме того, при выборе мест интродукции немалое значение имеет кормовой фактор – обилие и разнообразие гидрофильной и предпочитаемой древесной растительности – осины и ивовых [Киреев, Емельянов, 2012; Савельев и др., 2014], тогда как господствующим типом леса в районе устья р. Вилюй является лиственничная тайга с невысокой долей участия лиственных пород [Щербаков, 1975].

Американская норка *Neovison vison* Schreber, 1777. Основанием для предложения вселения американской норки явилось то, что она более крупная и плодовитая и товарные качества её шкурки выше, чем у европейской норки [Колосов, Лавров, 1968]. В южную и юго-западную Якутию американская норка впервые была завезена в 1961 г. из Хабаровского края и Горного Алтая, и в течение последующих 4 лет на 14 участках было выпущено 686 зверьков, практически все выпуски производились в сентябре. Зверьки были выпущены в мелкие и средние реки Патомского, Олёкмо-Чарского и Алданского нагорий, имеющие горный характер и потенциально соответствующие кормовым и защитным требованиям вида [Млекопитающие Якутии, 1971].

Спустя три года после начала работ плотность населения вида по р. Токко (правый приток р. Чара, южная Якутия) оставалась еще низкой – 0.4 особи на 1 км реки, но началось расселение по руслу р. Олёкмы до 100 км севернее пункта выпуска [Млекопитающие Якутии, 1971]. По результатам учётных работ в 1975 г. для большей части долины р. Токко был характерен показатель 0.7–0.8 особей на 1 км берега, или 1.0–1.5 особи на 1 км поймы, соответственно численность норки в данной части ареала составляла около 700–900 особей [Ревин, 1975]. В настоящее время, по данным научного отдела заповедника «Олёкминский», плотность населения норки по р. Олёкма варьирует в интервале от 0.20 до 0.29 особи на 1 км поймы [Олёкминский заповедник, 2021]. В юго-западной

Якутии американская норка также удачно расселилась и прижилась в долине притоков р. Лены – р. Пилка (правый приток), Хамра, Ньюя и Пеледуй (левые притоки). Учёты здесь не проводились, поэтому численность популяции оценить трудно, но надо отметить слабую антропофобность вида, который охотно селится даже недалеко от жилья [Шадрин и др., 2006].

Ареал вида после мероприятий по интродукции ограничивался территорией Патомского, Олёкмо-Чарского и Алданского нагорий, в последующем происходило саморасселение вида в северном и восточном направлениях. К востоку расселение норки происходило по двум большим притокам р. Лена – Амга и Алдан. В 1986–1990 гг. расчёт численности вида проводился Госохотучётком, и по республике численность американской норки была оценена в 3–5 тыс. особей, то есть в течение 25 лет после натурализации произошло увеличение численности с 686 особей до 3–5 тыс. Последующие 15 лет численность вида стабилизировалась и держится на этом уровне с некоторыми колебаниями по годам. Следы пребывания американской норки зарегистрированы в 9 административных улусах Якутии: Алданском, Нерюнгринском, Усть-Майском, Олёкминском, Ленском, Амгинском, Таттинском, Томпонском и Хангаласском. Площадь первых пяти улусов составляет основной очаг обитания вида, а в четырёх последних зарегистрированы мелкие разрозненные очаги обитания и единичные встречи [Степанова, Охлопков, 2017]. Самые северные единичные заходы наблюдались в бассейне р. Вилюй (р. Улахан-Ботуобуя) и в восточных предгорьях Верхоянского хребта. В настоящее время естественное расселение американской норки наблюдается по долинам средних рек Амга, Алдан и Буотама.

В экономическом отношении американская норка имеет статус второстепенного промыслового вида, так как рынок пушнины насыщен мехом клеточной норки, более качественным и ценным. Исходя из этого, промысел данного вида не рентабелен и возможен лишь попутно при добыче соболя.

На настоящий момент численность вида невысока, но известно, что американская нор-

ка способна наносить существенный ущерб птицеводству и рыбоводству, а также природным популяциям птиц, мелких млекопитающих, амфибий и водных беспозвоночных [Данилов, Туманов, 1976; Чашухин, 2009]. Лёгкость формирования новых трофических связей в местах интродукции дала основания В.А. Чашухину [2009] для утверждения, что американскую норку надо отнести к категории процветающих биологических видов на современном этапе эволюции. В связи с этим необходимо с особым вниманием отнестись к анализу возможных негативных последствий данной инвазии.

Биоценотические связи американской норки на территории Якутии почти не изучены. Имеются отдельные устные сообщения охотников, что в местах появления норки снизилась численность водоплавающей дичи, на данный момент они не подкреплены реальными доказательствами, но необходимо учитывать такую возможность. Успешная интродукция этого агрессивного вида на европейской территории РФ стала причиной сокращения численности, а местами и полного исчезновения европейской норки *Mustela lutreola* L. [Норка американская..., 2015], но на большей части азиатской территории РФ европейская норка отсутствует, и самым близким среди полуводных видов является речная выдра *Lutra lutra* L., 1758. Исход конкурентных отношений между этими видами неоднозначен. Часть исследователей отмечают, что благодаря более крупным размерам выдра не только преследует, но и успешно охотится на своего конкурента и физически его уничтожает [Данилов, Туманов, 1976; Братчиков, 2010; Олейников, 2013]. Заметные совпадения в пищевых пристрастиях с выдрами послужили поводом для рассмотрения конкурентных отношений [Clode, Macdonald, 1995; Bueno, 1996; Дубинин, 2000]. Высказаны предположения о возрастании конкуренции между ними за кормовые ресурсы в зимний период [Bueno, 1996; Чашухин, 2009], а также о преимуществах интродуцента из-за меньшей зависимости от факторов антропогенного беспокойства. Обитающая в некоторых речных системах южной и юго-западной Якутии речная выдра внесена в Красную кни-

гу Якутии [2003, 2019]. Прямых свидетельств конкурентных отношений с американской норкой в настоящее время нет, но поскольку для рек Якутии характерно ограниченное число участков, пригодных для создания нор и выхода к воде, это вполне возможно.

Таким образом, американская норка за полвека после интродукции успела освоить все пригодные для её обитания водотоки на территории Южной и Юго-Западной Якутии и продолжает расширять ареал. Широкая экологическая валентность позволяет виду заселять разнообразные, в том числе трансформированные человеком, местообитания. Численность вида в настоящее время стабилизировалась и составляет в среднем около 4 тыс. особей. Резкого увеличения численности, как это произошло у ондатры, не наблюдалось. Главными лимитирующими факторами для увеличения численности американской норки являются недостаточное количество благоприятных мест для устройства убежищ и высокие летние паводки.

Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834. Широкая натурализация енотовидной собаки считалась одним из ведущих мероприятий «Плана реконструкции промысловой фауны европейской части СССР». Это обосновывалось следующими обстоятельствами: зверёк очень плодовит, всеяден и поэтому в новых районах будет иметь обширный набор кормов, а также обладает исключительно тёплым мехом [Колосов, Лавров, 1968]. Большинство выпусков енотовидной собаки во многих регионах РФ дало положительный результат, и в настоящее время в Европейской части страны вид образовал обширный сплошной ареал, по площади значительно превышающий её естественный ареал в пределах России [Павлов и др., 1974]. На территории Якутии было выпущено на волю 7 животных в районе устья р. Вилюй. Место выпуска енотовидной собаки в Якутии не является самым северным по России, но характеризуется наиболее жёсткими климатическими условиями. По версии И.И. Мордосова с соавторами [Мордосов и др., 2017], в 1930-е гг. были выпущены звери, содержащиеся на Китчанской звероферме; причиной выпуска они называют низкое качество меха

и нерентабельность содержания животных. В любом случае, никаких следов пребывания вида в том районе не было обнаружено [Ревин и др., 1988]. Кроме того, по устному сообщению сотрудника Института биологии ЯФ СО РАН СССР Н.И. Ча (ранее работавшего охотоведом Якутского отделения ВНИИОЗ), 6 зверей этого вида были привезены и выпущены им лично в рамках программы обогащения охотничьей фауны. Вполне возможно, что речь идёт о разных попытках, но в обоих случаях надо отметить малое число интродуцированных особей.

И.И. Мордосов с соавторами [2017] в качестве причины гибели енотовидной собаки указывают высокий весенний паводок, уничтоживший всех выпущенных зверьков. Несомненно, что выпуск на островах повысил риск гибели, но помимо этого следует упомянуть также, что выживаемость вида в целом была весьма сомнительной из-за суровых климатических условий, отсутствия или нехватки мест, подходящих для зимних убежищ на период спячки, а также доступность кормовых ресурсов. Даже для северных регионов европейской территории России разница в климатических параметрах с районом выпуска весьма существенна. При высокой экологической пластичности енотовидная собака в лесных районах придерживается широколиственных лесов, нередко встречается на лугах, на берегах рек и озёр. Важную роль в биотопических предпочтениях играет богатство растительных кормов (буковые орешки, жёлуди, плоды диких деревьев и кустарников) и наличие незамерзающих речек и ручьёв [Колосов, Лавров, 1968]. При этом вид избегает характерных для района выпуска однообразных таёжных пространств, а также участков с относительно мощным снеговым покровом и задержкой его таяния весной. Надо отметить, что Якутия в отношении неудачи интродукции данного вида не является уникальным регионом: выпуск енотовидных собак не оправдал себя также в северо-таёжных районах Европейской части России и в Сибири: в большинстве районов они исчезли, а если где и сохранились до наших дней, то в незначительном количестве [Павлов и др., 1974]. Из соседних регионов енотовидная

собака выпускалась в Иркутской области, Бурятской АССР и Хакасской автономной области, и там также результаты были отрицательные [Колосов, Лавров, 1968].

Степной хорь *Mustela eversmanii* Lesson, 1827. Предложение по интродукции хоря связано с развитием биологических методов борьбы с грызунами – вредителями сельского хозяйства и некоторым сходством ксерофитных лугов Центральной Якутии со степными биотопами, характерными для вида [Строганов, 1962; Колосов, Лавров, 1968]. Предполагалось, что выпуск хоря позволит сдерживать численность длиннохвостого суслика, которая в 1970-х гг. была на подъёме. В 1980–1983 гг. было завезено три партии зверьков из Калмыкии (в общей сложности 580) и выпущено в 50 км к западу от г. Якутска (Кенкеминское приписное охотничье хозяйство), а также в Намском и Хангаласком (заказник «Джероно») улусах.

Хорь, будучи экологически связанным с открытыми пространствами, в первую очередь расселился по пойменным лугостепным биотопам в долине Лены и в междуречье рек Лена и Кенкеме. За 30 лет зверьки саморасселились от места выпуска в радиусе не более чем на 100 км, причём мозаично и с очень низкой численностью, менее 0.1 следа на 10 км маршрута [Седалищев, Ануфриев, 2015]. Нами в ходе маршрутных учётов 2017–2019 гг. в тех же местах следов хоря не обнаружено. Ранее степной хорь был занесён в Красную книгу РС (Я) [2003], как новый вид, проявивший низкий уровень толерантности к местным условиям, но в настоящее время выведен из Красной книги [2019] как чужеродный для фауны региона. Попытку интродукции степного хоря в Якутии следует признать неудачной из-за суровых климатических условий и явно недостаточной кормовой базы. Надо отметить, что, хотя вид и проявляет склонность к саморасселению в пределах России, но предполагают, что продвижение его шло главным образом на запад по югу ареала, и уже в качестве вторичного – с юга на север [Хорь степной..., 2015].

Овцебык *Ovibos moschatus* Zimmerman, 1780. Основанием для интродукции послужили палеонтологические данные, свиде-

тельствующие о широком распространении вида в арктической зоне Евразии и Северной Америки [Лазарев, 2008]. Последние в Евразии популяции овцебыка обитали на полуострове Таймыр и в устье р. Лены, их вымирание датируется, соответственно, около 2700 лет и 3180 лет назад [Sher et al., 2005; Лазарев, 2008]. Полагают, что сокращение ареала и численности овцебыка на Евразийском континенте связано с периодическими изменениями климата в позднем плейстоцене [Томирдиаро, 1977; Lorenzen et al., 2011], а полное вымирание – с охотничьей деятельностью человека [Шереметьев и др., 2014]. На основании изучения бывшего распространения овцебыка в тундровой зоне Субарктики П.А. Мантейфель [1934] и позже О.В. Егоров [1963] обосновали возможность интродукции этого вида в тундровой зоне СССР. Интродукцию вида начали в 1974–1975 гг., и уже спустя 10 лет овцебыков перевели от загонного содержания к свободному выпасу [Якушкин, 1998], а с середины 1990-х гг. был начат отлов животных для вселения в другие регионы РФ, в частности в Якутию. Первая партия овцебыков в Якутии была выпущена на северной оконечности Приморского кряжа в 1996 г., в последующие годы было произведено ещё 10 выпусков общей численностью 190 особей, на территории Аллаиховского, Анабарско-

го, Нижнеколымского районов [Кириллин, 2016].

В настоящее время в пределах тундровой зоны Якутии образовалось 4 популяции овцебыков, их общая численность к 2016 г. составляла около 1500 голов [Кириллин, 2016], а в 2020 г. она оценивалась около 4000 особей [Ареал овцебыков..., 2020]. В первые годы в размножении принимали участие только интродуцированные животные, а с 2005 г. начали размножаться особи, родившиеся в местах интродукции, и за последующие 8 лет численность вида увеличилась в 3.7 раза (рис. 1) [Кириллин, 2016]. Сходный характер роста численности отмечен на Таймыре и о. Врангеля [Сипко и др., 2007]. В целом темпы прироста свидетельствуют об успешной натурализации вида, что даёт возможность изъятия части особей для их вселения на территорию Магаданской области [Якутские овцебыки..., 2019, 2020].

По предварительным расчётам, овцебык освоил 5.7% площади, пригодной для обитания вида в Якутии. Натурализация протекает успешно: самки стали достигать половой зрелости на 2-м году жизни, сроки гона, беременности и отёла приурочены к наиболее благоприятным условиям для роста и развития сеголетков [Кириллин, 2016]. Отмечены некоторые физиологические и поведенческие

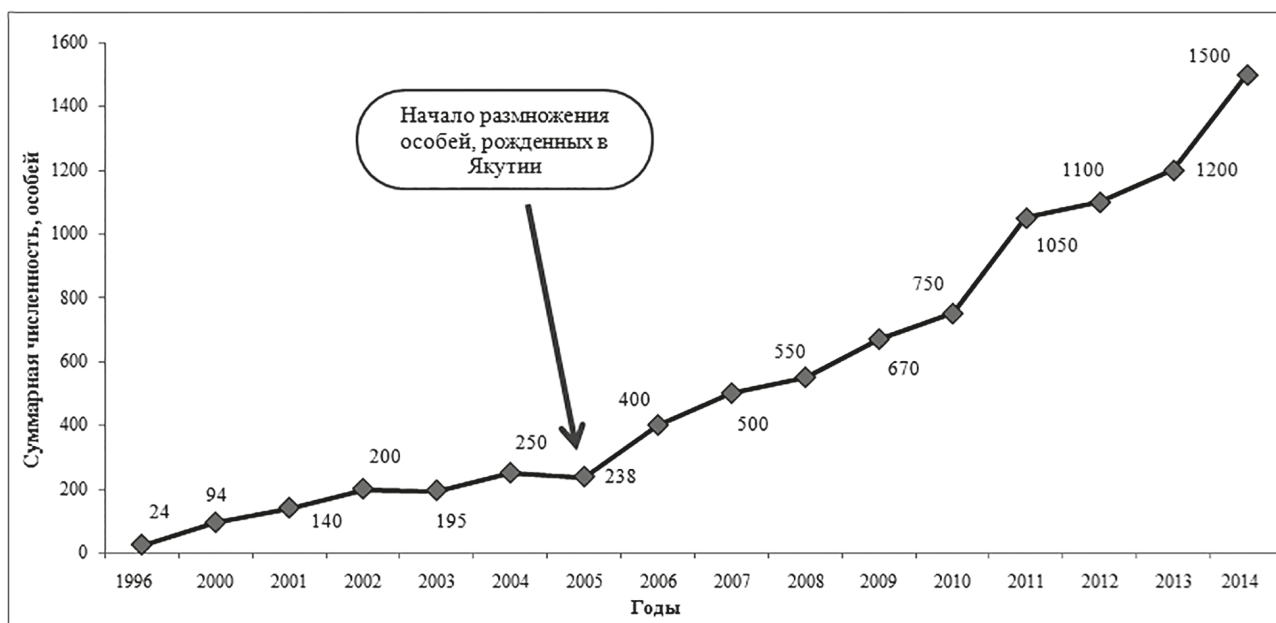


Рис. 1. Изменения численности овцебыка в тундровой зоне Якутии [по: Кириллин, 2016].

адаптации вселенца [Кириллин, 2016]. Следует отметить, что овцебык в тундре фактически не встречает пищевой конкуренции благодаря разделению трофических ниш с диким и домашним северным оленем [Кириллин, 2016]. Отсутствие конкурентов и наличие огромной площади пастбищ, пригодных для обитания вида, создают условия для дальнейшего расселения. Наибольшая опасность грозит овцебыку со стороны человека в случае охоты на него.

Лесной бизон *Bison bison athabascae* Rhoads, 1897. Основанием для мероприятий по интродукции вида послужили некоторые палеонтологические находки. Разработчики проекта интродукции лесного бизона в Якутии исходили из того, что современный американский лесной бизон (*Bison bison athabascae*) произошёл от азиатского короткорогого бизона (*B. priscus athabascae*), вымершего в раннем голоцене. Предполагалось, что исторически недавнее исчезновение короткорогого бизона в Восточной Сибири позволит рассчитывать на успешную интродукцию родственного вида на территории Якутии [Красная книга..., 2019]. Реализация проекта начата в 2006 г. с завоза 30 молодых бизонов из Канады (Elk Island National Park) в Центральную Якутию. Впоследствии было завезено еще 3 партии по 30 животных в 2011, 2013 и 2020 гг. [Успехи проекта..., 2020]. В течение 10 лет все животные содержались в вольерах, а в 2017–2018 гг. в бассейне среднего течения р. Синяя впервые выпущено на волю две группы бизонов по 30 голов. В настоящее время интродуценты и их потомство содержатся на огороженных пастбищах в питомнике «Усть-Буотама» в долине р. Лены и питомнике «Тымпынай» в среднем течении р. Синяя. Кроме того, создан питомник на территории Сунтарского улуса (Лено-Виллюйское междуречье). Общая численность лесных бизонов канадского и местного происхождения в Якутии достигла 255 особей [Успехи проекта..., 2020].

В Центральной Якутии лесной бизон предпочитает среднеувлажнённые луговые станции с участками леса и мелководные луга, процент участия самок в размножении в среднем выше, чем на севере Канады (72 и

50%, соответственно) [Сафронов и др., 2011]. Рацион сходен с таковым в пределах нативного ареала [Сафронов и др., 2011], но в зимний период в Центральной Якутии бизоны практически полностью существуют за счёт питания искусственными кормами – сеном, сенажом и комбикормом, при этом отмечено снижение двигательной активности: животные почти не уходят от мест прикормки [Сафронов и др., 2011]. Круглогодичное содержание бизонов на ограниченной площади приводит к выбиванию травянистого покрова, уплотнению почвы, а постоянные перемещения уплотняют снежный покров, ведут к промерзанию почвы и вымерзанию растений, отмечено объедание верхушечных побегов подростов древесных растений, повреждение и высыхание молодых деревьев [Сафронов и др., 2011]. По устным сообщениям сотрудников природного парка «Синяя», эти особенности зимнего поведения сохраняются при полувольном содержании. Размножение интродуцентов началось через два года после вселения, пополнение в первые годы составляло 23.0–30.8% [Сафронов и др., 2011]. Темпы воспроизводства в настоящий момент невысоки (рис. 2).

Ископаемые находки бизона свидетельствуют о широком распространении в прошлом на территории Евразии, но останки *B. athabascae* встречаются в плейстоценовых слоях реже останков ранних форм рода *Bison*, по мнению ряда исследователей это указывает на сокращение численности вида в верхнем плейстоцене в связи с резкими ландшафтно-климатическими изменениями [Русанов, 1975; Верещагин, 1977], то есть нельзя с уверенностью утверждать, что климатические параметры современных ландшафтов севера Евразии соответствуют экологическим требованиям вида в настоящее время. Надо также отметить значительные различия в климате Центральной Якутии и района современного распространения лесного бизона в Канаде (Wood Buffalo National Park и Elk Island National Park). Например, среднемесячные температуры самого холодного месяца года января на территории провинции Альберта составляют $-18.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Fort McMurray – ближайший к Wood Buffalo пункт метеороло-

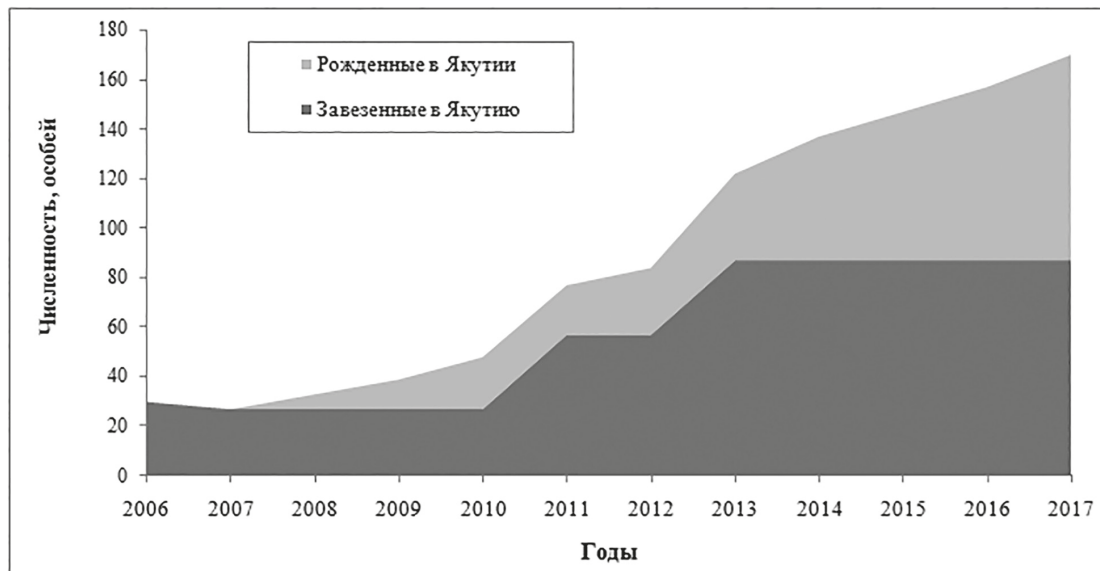


Рис. 2. Темпы воспроизводства лесного бизона в Центральной Якутии [данные ГБУ РС (Я) «Дирекция биологических ресурсов, особо охраняемых природных территорий и природных парков»].

гических наблюдений) и -11.7°C (Edmonton – 50 км от Elk Island National Park), тогда как для Центральной Якутии этот показатель составляет -36.7°C ; глубина снежного покрова большую часть зимы на рассматриваемых территориях Канады не превышает 20–30 см [Alberta, Canada..., 2021], что существенно меньше, чем в Центральной Якутии – до 60 см [Природные условия..., 1989; Метеостанция Покровск..., 2021]; то же самое можно отметить по всем основным климатическим параметрам.

О трудностях интродукции вида свидетельствуют низкие темпы воспроизводства (рис. 2), особенно ярко это прослеживается в сравнении с темпами воспроизводства овцебыка. Эти виды характеризуются сходными репродуктивными параметрами, такими как сроки наступления половой зрелости, плодовитость, сроки беременности и выкармливания потомства [Соколов, 1979]. Особи обоих видов были завезены неполовозрелыми, и для сравнения мы рассматриваем один и тот же временной отрезок – 14 лет спустя после первого завоза. При высоком сходстве по числу завезённых животных, у овцебыка коэффициент прироста составил 4.0, а у бизона – всего 1.1, в результате на 14-й год от начала интродукционных мероприятий (что соответствует 2020 г. для интродукции бизона) численность овцебыка составляла около 750 экз. [Кирил-

лин, 2016], а лесного бизона – 255 особей (рис. 3). С учётом того, что ранее отмечалось раннее половое созревание самок бизона в условиях Центральной Якутии [Сафронов и др., 2011], можно предположить, что низкие темпы воспроизводства отражают высокий процент яловости, а это свидетельствует о неблагоприятии группировки. У копытных процент яловости возрастает при средовом стрессе, особенно температурном и трофическом [Никитченко и др., 1988; Недзельский, 2007]. Известно, что нарушение репродукции является одним из признаков стресса, когда гормональная перестройка направлена на выживание индивида в ущерб воспроизводству популяции [Селье, 1960]. На настоящий момент можно говорить о том, что лесной бизон остается для Якутии видом, существование которого всецело зависит от человека.

Введение лесного бизона в биоценозы Центральной Якутии, сформировавшиеся без участия этого вида, в будущем может внести изменения в их структуру и функционирование. Выше мы уже указали, что бизоны склонны держаться рядом с местами подкормки, что может создать проблемы с сохранением растительного покрова в этих местах из-за вытаптывания и избирательного выедания растительности при концентрации крупных копытных на ограниченной территории. В частности, в результате вытаптывания травы

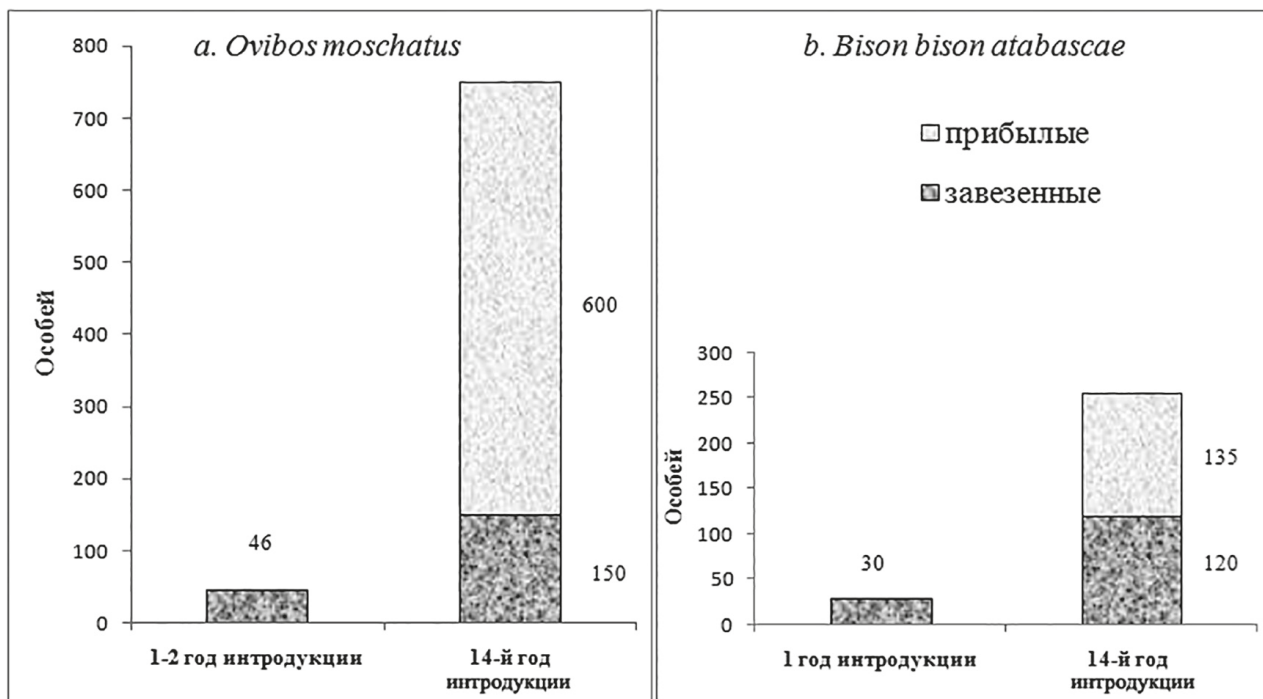


Рис. 3. Сравнение темпов прироста численности двух видов интродуцированных копытных [Кириллин, 2016; данные ГБУ РС (Я) «Дирекция биологических ресурсов, особо охраняемых природных территорий и природных парков»].

на местах выпаса бизона в вольерах наблюдалось появление и преимущественное разрастание пырея ползучего, который относится к сорным растениям, при этом бизоны поедают его крайне неохотно [Сафронов и др., 2011]. Следовательно, на участках интенсивного выпаса бизонов возможно замещение природных травянистых сообществ рудеральными.

Для Якутии, где развито табунное коневодство с вольным выпасом лошадей, имеют значение межвидовые взаимодействия бизона и домашней лошади. В Йеллоустонском национальном парке (США) за 23 года известен один случай нападения бизонов на лошадь со смертельным исходом, но есть много сообщений о гибели лошадей от нападения бизонов в других местах [McHugh, 1958]. В Центральной Якутии даже при вольерном содержании бизонов был зарегистрирован инцидент, когда с территории питомника «Усть-Буотама» сбежало несколько бизонов, и за несколько месяцев ими было убито три кобылицы [Васильев, 2017]. Основное традиционное занятие коренного населения – животноводство, при этом стога сена часто оставляют на местах покоса, а загородки вокруг них носят скорее

символический характер и не способны сдерживать бизонов. Поедание этими животными сельскохозяйственных заготовок сена, как и нападение на лошадей, может быть причиной конфликта с местным населением.

Кроме того, при организации экологического туризма и посещения природных парков, в которых содержатся бизоны, надо принимать во внимание, что крупные взрослые самцы фактически не имеют врагов в природе, и могут проявлять агрессивность по отношению к человеку. На территории Йеллоустонского национального парка такие случаи не редкость, например, только в 2020–2021 гг. зарегистрировано несколько случаев нападения на туристов, в том числе с тяжёлыми травмами [Romero, 2020; Beware of the bison..., 2021]. Случаи агрессивности самцов бизона чаще приходится на осенний период, каждый год регистрируется по несколько случаев нападений с травматическими последствиями, а иногда даже нападения на легковые автомобили, что тоже может представлять опасность, учитывая вес взрослого самца до 2000 фунтов [Beware of the bison..., 2021].

Домашний як *Bos mutus* Przewalski, 1883. Мы включили этот вид в наш обзор, поскольку

ку в ходе его интродукции планировалось полувольное содержание, при котором домашние животные являются частью биоценоза. В Якутии подобным образом традиционно содержится два вида – домашний северный олень и якутская лошадь.

Основанием для интродукционных мероприятий XX в. послужила приспособленность яка к переживанию низких зимних температур, а целью эксперимента была разработка научных основ полувольного содержания в условиях Севера, развития перспектив и повышения рентабельности мясного скотоводства [Соломонов и др., 1980]. В 1971 г. было завезено 27 и в 1973 г. – ещё 60 голов на территорию Орджоникидзевского района (ныне – Хангаласского улуса, Центральная Якутия). В 1974 г. – 80 голов – в совхоз Токкинский (Южная Якутия). Сначала существовало два стада – хангаласское и олёмкинское, в 1978 г. их объединили, в 1980-х гг. это стадо было передано на баланс совхоза, и в дальнейшем ликвидировано по причине нерентабельности.

В плейстоцене дикий як имел широкое распространение в Восточной Азии и на Аляске, температурные границы для благоприятного существования вида колеблются от -40 до $+13$ °C, со среднегодовой температурой -5 °C, но существенное значение имеют также количество осадков, скорость ветра, высота и динамика снежного покрова; лимитирующим фактором является жаркое лето [Weiner et al., 2003; Nan, 2014; Цыбикова, 2016]. В 1970-х гг. яков в Якутию завезли из Тувы, где средняя температура самого холодного месяца (января) составляет -28.6 °C, [Климат Кызыла, 2021], тогда как в Центральной Якутии -38.6 °C [Климат Якутска, 2021]. Высота снежного покрова в горных районах Бурятии и Алтая, где вид успешно натурализовался, составляет менее 20 см, а в Центральной Якутии более 60 см [Природные условия..., 1989]. Кроме того, в Центральной Якутии очень длительный период сохранения снежного покрова – 199–209 дней. Оказалось, что в таких условиях яки не способны к самостоятельному добыванию пищи в зимний период, нуждаются в подкормке, создании и регулярном обновлении мест водопоя, укры-

тиях от холода. В летний период яки страдали от непривычно высоких температур и обилия гнуса, в связи с чем их перевозили с острова (основного местообитания) на коренной берег, но, тем не менее, многие животные не успевали нагулять достаточное количество жира, в результате наблюдалась высокая смертность в зимний период, особенно среди молодняка. Важность комфортных летних температур для физиологического состояния яков показана Р.Н. Цыбиковой [2016], рекомендовавшей в летний период отгон яков на пастбища с благоприятной температурой и подвижностью воздуха, наличием горных источников и отсутствием кровососущих насекомых. Успешность интродукции яка в разных регионах РФ зависит от климатических условий: неудачные эксперименты связаны с вселениями в равнинные районы Якутии и Магаданской области, а эффективные – в регионы с горными отрогами – Горный Алтай, Чечню, Ингушетию, Карачаево-Черкессию, Кабардино-Балкарию [Цыбикова, 2016]. Попытки интродукции яков в Якутию предпринимались и ранее: в 1842 г. купец Огородников привёз в Якутск длинношерстного быка с коровой; она принесла одну тёлку от того быка, а все попытки скрестить его с туземными коровами оказались безуспешными, так как он был слишком дик [Миддендорф, 1869]. В 1920-х гг. был осуществлён завоз стада яков в Усть-Майский район Якутии, но как долго они просуществовали, неизвестно [Соломонов и др., 1980]. Таким образом, успех натурализации яка в Якутии обусловлен, прежде всего, тем, что природно-климатические условия Якутии резко отличаются от климатического оптимума вида.

Реинтродукция аборигенного вида

Соболь *Martes zibellina* L., 1758. Опыт по расселению соболя на территории Российской Федерации в середине XX в. до сих пор является примером удачных интродукционных работ хозяйственно ценного вида. На территории Якутии в этот период было выпущено в общей сложности 5500 особей, причём места выпуска были приурочены к южным, центральным и северо-восточным

районам, тогда как на территории северо-западной Якутии запасы и ареал вида восстанавливались за счёт размножения остатков аборигенных популяций и естественного расселения [Млекопитающие Якутии, 1971]. В настоящее время соболь является основным пушно-промысловым видом на территории всей таёжной зоны Якутии; динамике восстановления его численности и опромышлению посвящено большое число работ [Млекопитающие Якутии, 1971; Грязнухин, 1980; Сафронов и др., 1988; Чепрасов, Мордосов, 2012]. В ходе реинтродукции в районах исторически недавнего обитания произошли изменения популяционной структуры и темпов индивидуального развития вида. Для возрастной структуры популяций соболя в Якутии характерна высокая доля сеголетков и крайне низкая встречаемость зверьков старше 3–4 лет [Сафронов и др., 1988; 2020; Шадрина, 1996; Шадрина и др., 2004], при этом разница в размерах тела и черепа между сеголетками и животными в возрасте 1 года менее ярко выражена, чем в западных частях ареала, что может свидетельствовать о более быстрых темпах роста в условиях Севера [Шадрина и др., 2004], благодаря которому сеголетки входят в первую зиму жизни более подготовленными. Сочетание этих особенностей свидетельствует о наличии адаптаций к существованию в условиях Севера.

Обсуждение результатов

Мы предприняли попытку условно оценить положительные и отрицательные хозяйственные и экологические последствия интродукционных мероприятий с применением трёх показателей – широта саморасселения вида после интродукции, негативные

экологические последствия и экономический эффект (табл. 2). Способность к саморасселению, по сути, отражает, насколько вид способен существовать в данных условиях, мы оценили её по 4-балльной шкале от 0 до 3, где 0 соответствует полной неспособности к натурализации, 1 – образование локальной популяции на месте выпуска, 2 – саморасселение, ограниченное экологическими требованиями вида (для американской норки это наличие неперемежающихся рек и речек, для овцебыка – зона тундры), 3 – широкое расселение на большей части территории Якутии. Экономический эффект включает 6 градаций от отрицательных до положительных: максимальный положительный балл подразумевает активное хозяйственное использование вида (соболь, ондатра), 1 – наличие перспектив использования, исходя из способности к адаптации и темпов репродукции, отрицательные баллы – это разовые финансовые затраты на завоз животных, которые не смогли адаптироваться и погибли (–1 балл), или многолетние затраты, связанные с искусственным поддержанием группировки (–2 балла); это весьма условные градации лишь для обозначения тенденций; конкретные суммы недоступны и трудно сопоставимы из-за временного лага. Негативные экологические последствия оцениваются как нулевые или в две градации отрицательных баллов – наличие доказанного вреда или потенциальная возможность такового. Для речного бобра и енотовидной собаки негативные экологические последствия потенциально возможны, но из-за крайне непродолжительного времени существования не учитывались. В результате интродукцию каждого вида можно условно оценить суммарным баллом от 6 (соболь) до –2...–3

Таблица 2. Балльная шкала оценки последствий интродукционных мероприятий на территории Якутии

Саморасселение		Экономический эффект		Негативные экологические последствия	
3	широкое	3	высокий		
2	ограниченное	2	низкий		
1	локальное	1	есть перспективы		
0	вымирание	0	отсутствует	0	не обнаружены
		–1	затраты на завоз	–1	предположительно
		–2	многолетние затраты	–2	точно установлены

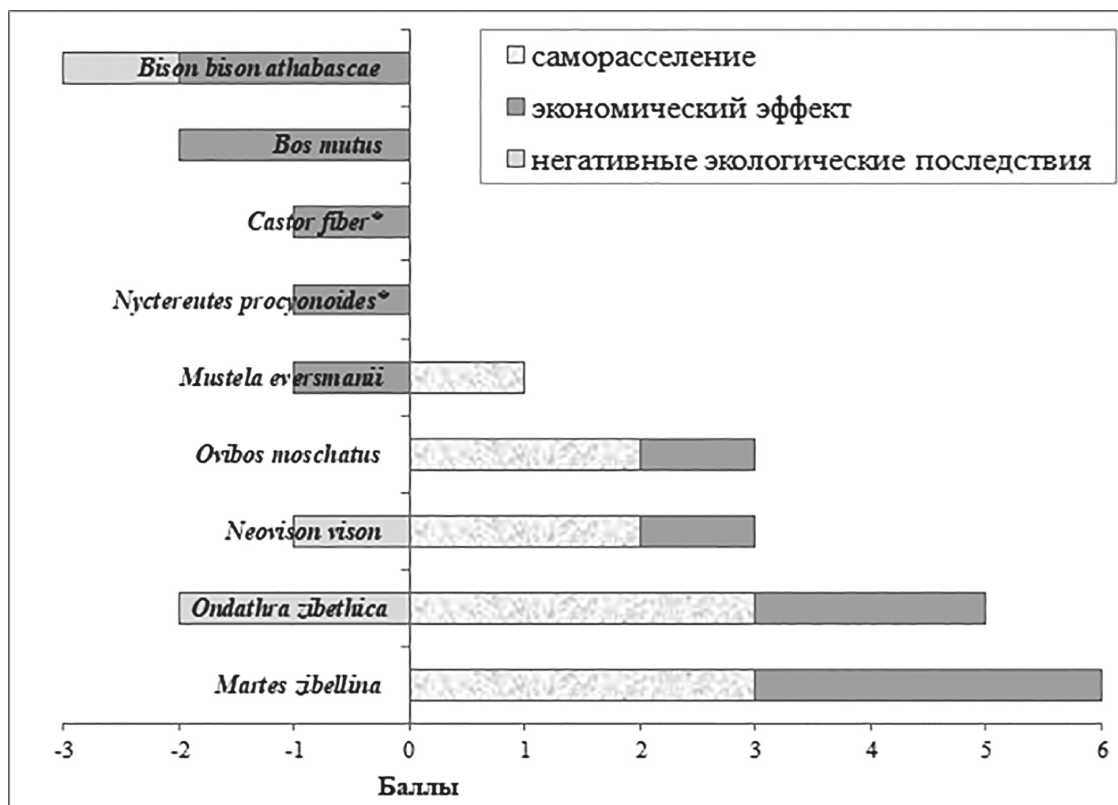


Рис. 4. Оценка эффективности интродукции и реинтродукции хозяйственно ценных видов млекопитающих на территории Якутии. * *Nyctereutes procyonoides* и *Castor fiber* – потенциально возможны негативные экологические последствия, но из-за непродолжительности существования поселений учтены только затраты на завоз.

(рис. 4), при этом вселённые виды делятся на две группы: для первой группы из четырёх видов, балл успешности составил 3.50, что статистически значимо выше, чем для второй (t-test 5.60, $p < 0.001$). Основная причина неудач – суровые климатические условия региона, и в этом отношении стоит отметить, что из трёх успешно натурализовавшихся чужеродных видов два являются полуводными (ондатра и американская норка).

Успех реинтродукции зависит от многих причин, в том числе от сроков существования ценозов без вновь появившегося вида, дальности переселения и подвидовой принадлежности ввозимых животных [Хляп и др., 2008]. В свете этого особого внимания заслуживают виды, вселение которых обосновывают былым обитанием на северной территории с историей более нескольких тысяч лет. Надо отметить, что из трёх видов, имевших в качестве обоснования вселения палеонтологические доказательства, только для овцебыка на настоящий момент интродукцию можно считать успешной.

Отдельно необходимо обратиться к проблеме Плейстоценового парка, который был основан в нижнем течении р. Колымы в 1996 г. Цель проекта – создание «...высокопродуктивной экосистемы, схожей по своим принципам с экосистемой Мамонтовых степей, доминировавшей в Евразии в позднем Плейстоцене...», а задача – «...заменить современные низкопродуктивные экосистемы на высокопродуктивные пастбища с высокой скоростью биокруговорота и большой плотностью и разнообразием животного мира...» [Плейстоценовый парк, 2021]. От государства был получен участок земли размером 144 км², и зарегистрирована официальная организация ТВ «Плейстоценовый Парк». В первый год был построен первый загон площадью 50 га и завезены якутские лошади, лоси, и северный олень. Начиная с 2010 г. были завезены овцебыки, зубр, яки, калмыцкие коровы, овцы с озера Байкал, степные бизоны [Плейстоценовый парк, 2021]. В ближайшие планы создателей Парка входит увеличение поголовья овцебыков, а в последующем – введение

хищников в экосистему [Плейстоценовый парк, 2021].

В качестве научного обоснования приводятся сведения о том, что на данной территории, как и на большой площади ландшафтов Евразии, во время последнего ледникового периода существовали степные экосистемы, которые и призван восстановить данный парк, а в качестве дополнительного преимущества от уничтожения природных ценозов приводятся рассуждения об охлаждающем эффекте и снижении выброса парниковых газов [Плейстоценовый парк, 2021]. Оставив в стороне вопросы, не имеющие прямого отношения к биологическим инвазиям, можно отметить несколько серьёзных просчётов. Это уверенность, что климатические показатели плейстоцена полностью аналогичны современным; представление о плейстоценовых степях как об аналоге саванновых экосистем типа Серенгети, и что в условиях Севера пастбищная система может прокормить миллионы копытных; слабое представление о темпах роста разных групп растительности, при этом совершенно упускается из виду, что продуктивность любой экосистемы зависит от получаемой солнечной энергии.

В действительности предлагаемая трансформация – по сути, давно известное «залужение» или «озлаковение» тундры, которое известно в природе и применяется при рекультивации нарушенных земель в целях более быстрого восстановления проективного покрытия [Арчегова, Лиханова, 2012; Сариев, Очиколова, 2017]. Образовавшиеся естественным или искусственным путём луговые биотопы в тундре характеризуются неустойчивостью и являются лишь звеном сукцессионного ряда [Прянишников, 1954; Арчегова, Лиханова, 2012; Сариев, Очиколова, 2017].

К сожалению, ни на сайте «Плейстоценовый парк», ни в научной литературе не приведено обоснования численности и видового состава завозимых животных, в том числе завоза овец «для уничтожения растительности, которую не едят другие виды» [Плейстоценовый парк, 2021], а также нет расчёта пастбищной ёмкости угодий. Выше мы уже упоминали, что для парнокопытных возможны агрессивные формы межвидовых

взаимодействий, в частности, с лошадьми [McHugh, 1958; Han, 2014], урегулирование этих взаимодействий также не предусмотрено. Отсутствуют сведения о ходе натурализации уже вселённых видов и характере изменения растительности на территории так называемого «Парка» в настоящее время. Судя по фотографиям, представленным на сайте, в четырёх случаях из девяти на месте выпаса животных образовались кочкарники с признаками гибели древесно-кустарниковой растительности и развития термокарстовых явлений [Плейстоценовый парк, 2021]. Следовательно, по крайней мере, на части участков, вместо остепнённых лугов наблюдается заболачивание территории с преобладанием осок, крайне неохотно поедаемых копытными. Результаты последнего масштабного метагеномного исследования биоты четвертичного периода показали, что вымирание мамонтовой фауны связано, прежде всего, с климатическими изменениями, приведшими к повышению влажности и, как следствие, исчезновению последних очагов тундрово-степной растительности [Wang et al., 2021]. Это свидетельствует о том, что залужение тундры без остепнения (последнее невозможно из-за климатических особенностей региона) не создаст благоприятных условий для видов, приспособленных к обитанию в условиях степных экосистем.

Подводя итог, надо отметить, что в качестве идеологии проекта «Плейстоценовый парк» провозглашается уничтожение природных биоценозов тундры с заменой антропогенными лугами и завозом чужеродных видов. Потенциальная экологическая опасность проекта состоит не только во внедрении инвазивных видов животных и опасности попутного проникновения инвазивных растений, но и в уничтожении природных биоценозов, а также возможной деградации ландшафтов из-за развития термокарстовых явлений. В условиях сокращения площади оленьих пастбищ [Липски, 2018] и снижения численности дикого северного оленя в Якутии [Сафронов, 2005] этот проект представляет серьёзную угрозу для аборигенных видов животных и традиционного уклада коренных малочисленных народов Севера.

Заключение

Таким образом, с середины 1930-х гг. по настоящее время на государственном уровне в Якутии предпринималось 9 попыток интродукции и реинтродукции хозяйственно ценных млекопитающих. Резко континентальный климат существенно ограничивает возможности интродукции новых видов, число чужеродных млекопитающих по районам варьирует от 1–2 до 4–5 видов, но надо учесть, что и список аборигенных видов здесь весьма ограничен, и, следовательно, каждый новый вид может сдвинуть экологическое равновесие.

Если в качестве успеха интродукции рассматривать не просто выживание, а образование самовоспроизводящейся популяции (натурализацию), проявляющей тенденцию к саморасселению, то успешно натурализовалось всего 2 чужеродных вида – ондатра и американская норка, – а также аборигенный вид – соболь, причём только для ондатры и соболя натурализация окупила затраты по интродукции. Американская норка успешно освоилась на юге и юго-западе Якутии, но экономический эффект от её вселения не выражен в силу особенностей охотничьего промысла в регионе, а наличие/отсутствие негативных воздействий на аборигенные виды пока не изучено. Со времени начала интродукции овцебыка прошло 25 лет, и вид продемонстрировал хорошие адаптивные возможности, что позволяет надеяться на успех мероприятия. Для четырёх видов (енотовидная собака, речной бобр, степной хорь и як) интродукцию можно охарактеризовать как неудачную и необоснованную с экологической точки зрения. Относительно адаптации лесного бизона на территории Якутии делать категорические выводы преждевременно из-за непродолжительного ряда наблюдений, но особенности воспроизводства и экологии вида в новых условиях внушают опасение, что вид не сможет вписаться в существующие экосистемы.

Необходимо признать, что преднамеренная интродукция видов является повсеместно потенциально опасным мероприятием. В связи с этим считаем, что Программы интродукции и реинтродукции должны в обязательном

порядке проходить Государственную экологическую экспертизу федерального уровня. Следует иметь в виду и то, что преднамеренная интродукция запрещена подписанной Россией Конвенцией о биологическом разнообразии и рядом законодательных актов РФ.

Особенно остро этот вопрос стоит для северных регионов, которые в силу объективных причин обладают низкой устойчивостью, и необдуманные «мероприятия по повышению биоразнообразия» за счёт чужеродных видов в лучшем случае приведут к финансовым затратам без реального практического выхода, в худшем – к нарушению экологического равновесия. Мы полагаем, что более эффективной мерой по сохранению биологического разнообразия послужит разработка и проведение биотехнических мероприятий, направленных на повышение продуктивности охотничьих угодий.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР № АААА-А21-1210121900ХХ-Х) и государственного задания Минобрнауки РФ FSRG-2020-0018 «Изучение особенностей функционирования арктических и субарктических экосистем Якутии в условиях усиления техногенного воздействия и глобального изменения климата».

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

- Аргунов А.В. Чужеродные виды териофауны Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 20–38.
- Ареал овцебыков в Якутии расширяется // СахаМедиа Yasia.ru (Электронный ресурс) // (<https://ysia.ru/areal-ovtsebykov-v-yakutii-rasshiryaetsya/>). Дата публикации 30.01.2020, 17.45. Проверено 08.01.2021.
- Арчегова И.Б., Лиханова И.А. Проблема биологической рекультивации и её решение на европейском северо-востоке на примере Республики Коми // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2012. Вып. 1(9). С. 29–34.
- Боскоров Г.Г., Агаджанян А.К. Речной бобр в позднем плейстоцене и голоцене Якутии // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: Россельхозиздат, 1999. С. 54–61.
- Братчиков Д.Н. Биология и экология европейской и американской норки // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2010. № 2. С. 6–10.
- В Якутии расселяют речных бобров из Тюменской области // Новости России, СНГ и мира. ИА REGNUM. 10.09.2003. (Электронный ресурс) // (<https://regnum.ru/article/154878.html>). Проверено 11.01.2021.
- Васильев Ю. Бизон – зверёк русский. Их считали вымершими, но они возвращаются: Репортаж из бизонария в Якутии // Lenta.Ru (Лента.Ру) 2017. 12 февраля (Электронный ресурс) // (<https://lenta.ru/articles/2017/02/26/buffalo/>). Проверено 09.12.2019.
- Вахрин С. Каланы – морские бобры // Вчерашний день океана. Северная Пацифика от А до Я. (Электронный ресурс) // (<http://npacific.kamchatka.ru/np/library/publikacii/solnce/04.htm>). Проверено 08.01.2021.
- Верещагин Н.К. Некоторые проблемы истории формирования териофауны // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1977. С. 617.
- Водохозяйственная обстановка в зоне деятельности Ленского БВУ по состоянию на 20 марта 2018 года // Ленское бассейновое водное управление Федерального агентства водных ресурсов (Электронный ресурс) // (<http://lbvu.ru/news/1581/>). Проверено 08.01.2021.
- Вольперт Я.Л. Роль антропогенных факторов в существовании млекопитающих Якутии // Проблемы региональной экологии. 2014. № 1. С. 98–103.
- Грязнухин А.Н. Результаты реакклиматизации соболя в Якутии // Фауна и экология наземных позвоночных таёжной Якутии. Якутск, 1980. С. 43–78.
- Давыдов М.М., Соломонов Н.Г. Ондатра и её промысел в Якутии. Якутск: Книжное изд-во, 1967. 68 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи северо-запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дубинин Е.А. Трофические связи речной выдры (*Lutra lutra* L.) и американской норки (*Mustela vison* Schreb.) на северо-востоке Сибири // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7. № 6. С. 761–769.
- Дьяконов А.Л. Пушной промысел в Якутии конца XVIII – середины XIX века. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1990. 144 с.
- Егоров О.В. Перспективы акклиматизации копытных в Якутии // Проблемы охраны природы Якутии. Материалы II Респ. совещ. Якутск: Книжное изд-во, 1963. С. 99–106.
- Зайцев А.А., Чалов Р.С. Лена // Вода России / Научно-популярная энциклопедия (Электронный ресурс) // (<https://water-rf.ru/>). Проверено 08.01.2021.
- Киреев А.А., Емельянов А.В. Экологические факторы, определяющие качество местообитаний обыкновенного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) // Вестник ТГУ. 2012. Т. 17, вып. 4. С. 1212–1214.
- Кириллин Е.В. Экология овцебыка (*Ovibos moschatus*, Zimmerman, 1780): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2016. 19 с.
- Климат Кызыла // Погода и климат (Электронный ресурс) // (<http://www.pogodaiklimat.ru/climate/36096.htm>). Проверено 11.01.2021.
- Климат Якутска // Погода и климат (Электронный ресурс) // (<http://www.pogodaiklimat.ru/climate/24959.htm>). Проверено 11.01.2021.
- Колосов А.М., Лавров Н.П. Обогащение промысловой фауны СССР. М.: Лесная промышленность, 1968. 256 с.
- Коротаев В.Н. Лена // Большая Российская Энциклопедия. 2005–2019 (Электронный ресурс) // (<https://bigenc.ru/geography/text/3937543>). Проверено 08.01.2021.
- Красная книга Республики Саха (Якутия): В 2 т. 2-е изд. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных (насекомые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) / Ред. В.Г. Алексеев, Н.Г. Соломонов, М.М. Тяпतिргянов и др. Якутск: ГУП НИПК «Сахаполиграфиздат», 2003. 208 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия): В 2 т. 3-е изд. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Ред. Н.Н. Винокуров. М.: Наука, 2019. 271 с.
- Лазарев П.А. Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука, 2008. 158 с.
- Липски С.А. Состояние оленьих пастбищ в Арктической зоне Российской Федерации, факторы их деградации и меры по улучшению ситуации // Известия высших учебных заведений. Геодезия и аэрофотосъёмка. 2018. Т. 62. № 6. С. 695–702.
- Литвинова Е.А., Литвинов М.Н. Наземные млекопитающие юга Дальнего Востока России. Уссурийск: ФГАОУ ВПО ДВФУ Школа педагогики, 2012. 94 с.
- Мантейфель П.А. Реконструкция фауны СССР и одомашнивание новых видов животных // Фронт науки и техники. 1934. № 9. С. 80–90.
- Метеостанция Покровск // Климатический справочник. Climate-Energy.ru (Электронный ресурс) / Ред. А.Н. Гавришев // (https://climate-energy.ru/weather/snow/stat_weather_24959_snow.php/). Проверено 09.01.2021.

- Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Сибирская фауна. Ч. 2, отд. 5. СПб., 1869. 310 с.
- Млекопитающие Якутии / В.А. Тавровский, О.В. Егоров, В.Г. Кривошеев, М.В. Попов, Ю.В. Лабутин. Под ред. В.А. Тавровского. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Мордосов И.И., Мордосова Н.И., Мордосова О.Н. Акклиматизация животных в Якутии // Вестник СВФУ. 2017. № 3 (59). С. 25–38.
- Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР / Ответ. ред. В.Г. Кривошеев. М.: Наука, 1984. 358 с.
- Недзельский Е.М. Влияние зимней подкормки копытных животных на плодовитость // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2007. № 2. С. 42–43.
- Немчинов А.Г. О периодических колебаниях уровня озёр Центральной Якутии // Научные сообщения ЯФ СО АН СССР. Якутск, 1958. Вып. 1. С. 30–37.
- Никитченко И.Н., Плященко С.И., Зеньков А.С. Адаптация, стрессы и продуктивность сельскохозяйственных животных. Минск: Ураджай, 1988. 199 с.
- Норка американская *Neovison vison* Schreber, 1777 // Чужеродные виды на территории России (Электронный ресурс) // (<http://www.sevin.ru/Invasive/invasion.html/>). Документ изменён: 21.12.2015. Проверено 08.01.2021.
- Олейников А.Ю. Полуводные млекопитающие Сихотэ-Алиня (сравнительная экология и хозяйственное значение аборигенных и интродуцированных видов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск, 2013. 24 с.
- Олёкминский заповедник (Электронный ресурс) // (<https://olekmazar.ru/o-zapovednike/opisanie/>). Проверено 18.01.2021.
- Ондатра северо-восточной Якутии. Экология и промысел / Ю.В. Лабутин, Ю.С. Луковцев, М.В. Попов, Ю.В. Ревин, Н.И. Ча. М.: Наука, 1976. 188 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 2. Киров: Волго-Вятское книжное изд-во. Кировское отд-ние, 1974. 460 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское книжное изд-во. Кировское отд-ние, 1973. 536 с.
- Переведенцев Ю.П., Френкель М.О., Шаймарданов М.З. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области. Казань: Казан. гос. ун-т, 2010. 242 с.
- Петухова З. Важнейшие события истории Якутии // Илин. 2002. № 2 (29) (Электронный ресурс) // (<http://ilin-yakutsk.narod.ru/2002-2/hronika1.htm/>). Проверено 08.01.2021.
- Плейстоценовый парк. Проект по восстановлению высокопродуктивных пастбищ в Арктике и борьбе с изменением климата // Available online: (<https://pleistocenepark.ru/ru/>). Проверено 08.01.2021.
- Природные условия // Атлас сельского хозяйства Якутской АССР / Главное управление геодезии и картографии при совете министров СССР. М., 1989. С. 18–26.
- Прянишников А.В. Залужение тундры // Ботанический журнал. 1954. Т. 39. № 1. С. 48–57.
- Ревин Ю.В. Результат учёта численности американской норки в Олёкминском районе ЯАССР в октябре – декабре 1975 г. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН, 1975. 21 с.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л. Экология и динамика численности млекопитающих Западного Верхоянья. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 150 с.
- Рудаков Н.В., Петровская О.В., Шахова Т.А., Пневский Ю.А., Берёзкина Г.В., Павлова Н.Н., Хорошавина Л.В., Нурпейсова А.Х., Савельев Д.А. Многолетняя динамика и современное состояние природных очагов туляремии в Омской области // Национальные приоритеты России. 2017. № 4 (26). С. 97–102.
- Русанов Б.С. Ископаемые бизоны Якутии. Якутск: Книжн. изд-во, 1975. 145 с.
- Савельев А.П., Шар С., Скопин А.Е., Отгонбаатар М., Соловьёв В.А., Путинцев Н.И., Лхамсурэн Н. Полуводные млекопитающие – вселенцы Убсунурской котловины (распространение и экологические векторы натурализации) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 55–75.
- Сариев А.Х., Очиколова Н.Н. Искусственные луговые фитоценозы в системе восстановления растительно-почвенного покрова тундровых земель Енисейского Севера // Вестник Крас ГАУ. 2017. № 12. С. 195–203.
- Сафронов В.М. Экология и использование дикого северного оленя в Якутии. Якутск: Изд-во СО РАН, 2005. 178 с.
- Сафронов В.М., Величенко В.В., Охлопков И.М. Популяционные особенности и промысел соболя в Якутии // Вестник охотоведения. 2020. Т. 17. № 2. С. 81–88.
- Сафронов В.М., Луковцев Ю.С., Шадрин Е.Г. Распространение и экология промысловых видов млекопитающих в Западном Предверхоянье // Зоогеографические и экологические исследования териофауны Якутии. Якутск: Якутский филиал СО АН СССР, 1988. С. 59–75.
- Сафронов В.М., Сметанин Р.Н., Степанова В.В. Интродукция лесного бизона (*Bison bison athabascae* Rhoads, 1897) в Центральной Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 50–71.
- Седалищев В.Т., Ануфриев А.И. К экологии степного хоря (*Mustella eversmani* Lesson, 1827) Центральной Якутии // Вестник охотоведения. 2015. Т. 12. № 1. С. 10–14.
- Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз, 1960. 254 с.
- Сипко Т.П., Груздев А.Р., Егоров С.С., Тихонов В.Г. Анализ процесса интродукции овцебыка на севере Азии // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 5. С. 620–627.

- Скалон В.Н. Речные бобры Северной Евразии. М.: МОИП, 1951. 208 с.
- Смирнов М.Н., Пономаренко С.Л. Бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в Красноярском крае (ресурсы и хозяйственное использование) // Вестник Красноярского государственного университета. Естественные науки. 2006. Т. 5. № 1. С. 29–35.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих (китообразные, хищные, ластоногие, трубкозубые, хоботные, даманы, сирены, парнокопытные, мозолоногие, непарнокопытные). М.: Высшая школа, 1979. 528 с.
- Соловьёв В.А., Скопин А.Е., Карташов Н.Д., Путинцев Н.И., Сюрюн-Оол О.В., Савельев А.П. Температурный режим в жилищах бобров Убсунурской и тоджинской котловин // Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование. Мат-лы XIII Убсунурского Междунар. симпозиума. Кызыл, 4–7 июля 2016 г. / Ред. С.С. Курбская. Кызыл, 2016. С. 328–331.
- Соломонов Н.Г., Киселёв Ю.А., Слепцов М.К. и др. Акклиматизация яка в Якутии. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1980. 103 с.
- Степанова В.В., Охлопков И.М. Динамика численности и добыча американской норки в Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 95-летию ВНИИОЗ (22–25 мая 2017 г.). Киров, 2017. С. 626–629.
- Строганов С.У. Звери Сибири: Хищные. М.: Наука. 1962. 458 с.
- Сыроватская Л.А., Шадрина Е.Г. Половозрастная структура и размерная характеристика вилюйской популяции ондатры // Популяционная экология животных. Матер. Междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных», посвящ. памяти акад. И.А. Шилова (19–22 сентября 2006 г., г. Томск). Томск, 2006. С. 184–186.
- Тарасов М.А., Поршаков А.М., Казакова Л.В., Кресова У.А., Романов Р.А., Слудский А.А. Современный кадастр видов носителей туляремийного микроба в очагах разных типов на территории России // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2019. Т. 19. № 1. С. 70–78.
- Томирдиаро С.В. Изменения физико-географической обстановки на равнинах северо-восточной Азии на границе плейстоцен – голоцен как основная причина вымирания териофауны мамонтового комплекса // Тр. Зоологического Института АН СССР. 1977. Т. 73. С. 64–72.
- Транквилевский Д.В., Борисов С.А., Киселёва Е.Ю., Матросов А.Н., Удовиков А.И., Захаров К.С., Сурков А.В., Кутузов А.В., Жуков В.И., Корсак М.Н., Бережная Т.В., Бережной А.В., Трегубов О.В., Шефтель Б.И. О результатах наблюдений за водяной полёвкой (*Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758) на территории Российской Федерации в 2011–2014 гг. по данным учреждений Роспотребнадзора // Пест-Менеджмент. 2014. № 4 (92). С. 14–26.
- Успехи проекта по реинтродукции лесного бизона в Якутии // Министерство экологии, природопользования и лесного хозяйства РС (Я) // (<https://minpriroda.sakha.gov.ru/news/front/view/id/3155011/>). Дата публикации 21 апреля 2020. Проверено 13.01.2021.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 78–96.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Хорь степной *Mustela eversmanni* Lesson, 1827 // Чужеродные виды на территории России (Электронный ресурс) // (<http://www.sevin.ru/Invasive/invasion.html/>). Документ изменён 21.12.2015. Проверено 08.01.2021.
- Цыбикова Р.Н. Физиологическое состояние яков Восточного Саяна при интродукции в лесостепную зону Бурятии // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2016. № 4 (251). С. 63–68.
- Чащухин В.А. Норка американская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 80 с.
- Чащухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 133 с.
- Чепрасов М.Ю., Мордосов И.И. Материалы по динамике численности соболя в бассейне среднего течения р. Колыма // Вестник СВФУ. 2012. Т. 9. № 1. С. 57–62.
- Чибьев В.Ю., Атласов Н.К. Влияние различных факторов на состояние численности ондатры Лено-Амгинского междуречья // Вестник ЯГУ. 2009. Т. 6. № 1. С. 26–28.
- Чибьев В.Ю., Мордосов И.И. Роль ондатры в биогеоценозах Лено-Амгинского междуречья // Наука и образование. 2007. № 4. С. 134–138.
- Чибьев В.Ю., Никифоров Н.И., Луковцев Ю.С., Охлопков И.М. Акклиматизированная ондатра (*Ondatra zibethica* L.) Якутии // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2013. № 4. С. 139–144.
- Шадрина Е.Г. Возрастная структура популяций и ритмы роста соболя в Южной Якутии // Наука – неустраиваемый потенциал. Тез. докл. межвузовской научно-практ. конф. (5–7 июня 1996 г., г. Якутск). Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 1996. Т. 2. С. 54–55.
- Шадрина Е.Г., Величенко В.В., Данилов В.А. Промысловые млекопитающие юго-западной Якутии // Почвы, растительный и животный мир Юго-Западной Якутии. Новосибирск: Наука, 2006. С. 188–201.
- Шадрина Е.Г., Величенко В.В., Шадрин Д.Я. Изменения морфологических показателей, произошедшие в якутских популяциях соболя со времени интродукции // Наука и образование. 2004. № 2. С. 30–38.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л. Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // Наука и образование. 2004. № 2. С. 38–46.

- Шадрин Е.Г., Сыроватская Л.А. Изменения размерных характеристик ондатры (*Ondatra zibethica* L., 1766) на территории Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию ВНИИОЗ (22–25 мая 2007 г., Киров). Киров, 2007. С. 502–504.
- Шадрин Е.Г., Сыроватская Л.А. Морфометрическая характеристика ондатры Центральной Якутии // Наука и образование. 2002. № 1. С. 25–29.
- Шадрин Е.Г., Сыроватская Л.А., Шадринова У.В. Размерная характеристика, фенетическая структура и оценка благополучия популяций ондатры (*Ondatra zibethica* L., 1766) на территории Якутии // Проблемы региональной экологии. 2009. № 4. С. 43–46.
- Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Сипко Т.П., Груздев А.Р. Вымирание крупных травоядных млекопитающих: нишевые параметры сосуществующих в изоляции овцебыка *Ovibos moschatus* и северного оленя *Rangifer tarandus* // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 1. С. 62–73.
- Щербаков И.П. Лесной покров северо-востока СССР. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1975. 344 с.
- Якутская область // Большая советская энциклопедия (Электронный ресурс) // (https://bigenc.ru/domestic_history/text/4925838/). Проверено 08.01.2021.
- Якутские овцебыки прижились в Магаданской области // Комсомольская правда (Электронный ресурс) // (<https://www.yakutia.kp.ru/online/news/3419878/>). Дата публикации 19 марта 2019 17:45. Проверено 09.01.2021.
- Якутские овцебыки улетели в Магадан // Новости Якутии. News Ykt. (Электронный ресурс) // (<https://news.ykt.ru/article/107595/>). Дата публикации 11 сентября 2020, 20:00. Проверено 08.01.2021.
- Якушкин Г.В. Овцебыки на Таймыре. Новосибирск: РАСХН. Сиб. Отделение НИИСХ Крайнего Севера, 1998. 236 с.
- Alberta, Canada Climate Stats. Available on-line // (<https://www.eldoradoweather.com/canada/climate2/alberta-climate2.html/>). Проверено 08.01.2021.
- Beware of the bison! Yellowstone National Park warns tourists after two are gored in a week // Dailymail News. Sunday, Jan 17th 2021. Available on-line // (<https://www.dailymail.co.uk/news/article-3109703/Yellowstone-urges-tourist-common-sense-amid-bison-attacks.html/>). Проверено 17.01.2021.
- Bueno F. Competition between American mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) during winter // Acta theriologica. 1996. 41. No. 2. P. 149–154.
- Clode D., Macdonald D.W. Evidence for food competition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish islands // J. Zool. 1995. Vol. 237. P. 434–444.
- Han J. Wild yak (*Bos mutus Przewalski, 1883*) Chapter 12. // Ecology, Evolution and Behaviour of Wild Cattle: Implications for Conservation / Ed. M. Melletti and J. Burton. Published by Cambridge University Press. 2014. P. 194–215.
- Lorenzen E.D., Nogues-Bravo D., Orlando L. Species specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans // Nature. 2011. Vol. 479. P. 359–365.
- McHugh T. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*) // Zoologica. 1958. Vol. 43(1). P. 1–40. Available online // (<https://archive.org/details/bios-tor-197369/page/n3/mode/2up/>). Проверено 28.01.2021.
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pysek P., Vila M. More than “100 worst” alien species in Europe // Biol. Invasions. 2018. 20. P. 1611–1621. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6/> Проверено 15.01.2021.
- Romero D. Woman attacked by bison at reopened Yellowstone National Park // NBC News NOW. Updated May 21, 2020, 11:38 PM JST. Available on-line // (<https://www.nbcnews.com/news/us-news/woman-attacked-bison-reopened-yellowstone-national-park-n1211721/>). Проверено 17.01.2021.
- Sher A.V., Kuzmina S.A., Kuznetsova T.V. et al. New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals // Quaternary Science Reviews. 2005. Vol. 24. No. 5–6. P. 533–569 // (https://www.semanticscholar.org/paper/New-insights-into-the-Weichselian-environment-and-Sher-Kuzmina/12a38ce-ae659e3256ea939314ac314aa34460c76_12/01/2021/). Проверено 08.01.2021.
- Wang Y., Pedersen M.W., Alsos I.G. et al. Late Quaternary dynamics of Arctic biota from ancient environmental genomics // Nature. 2021. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04016-x>. // (<https://www.nature.com/articles/s41586-021-04016-x#citeas>). Проверено 04.11.2021.
- Weiner G., Jianlin H., Ruijun R. The Yak In Relation To Its Environment // The yak. Second ed. FAO Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok, Thailand, RAP Publication, 2003. P. 62–65.

INTRODUCTION OF MAMMALS IN YAKUTIA: ANALYSIS OF EFFECTIVENESS, PROSPECTS AND NEGATIVE CONSEQUENCES

© 2021 Shadrina E.G.^{a,*}, Volpert Ya.L.^{b,**}, Okhlopov I.M.^{a,***}

^a Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Federal Research Center, Yakutsk Science Center, SB RAS, Yakutsk, 677980, Russia

^b Research Institute for Applied Ecology of the North, Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000, Russia

e-mail: *e-shadrina@yandex.ru, **ylv52@mail.ru, ***imo-ibpc@yandex.ru

Attempts of intentional introduction of mammals into the territory of Yakutia are analyzed. Within the period between 1930 and 2020 a total of 8 foreign and one native species were introduced. Two foreign species (the muskrat and American mink) naturalized successfully, as well as the sable, a reintroduced species. Naturalization of the musk-ox, which was introduced in 1996, is progressing successfully, and with proper protective measures its abundance can be expected to increase and range to cover the entire tundra zone of Yakutia. Attempts to introduce the Eurasian beaver, raccoon dog, steppe polecat, and domestic yak have failed. Efforts on the introduction of the wood bison continue, but its reproduction rate and specifics of its winter behavior and feeding habits point to certain problems in its adaptation to new climatic conditions. Intentional introduction of foreign species is a potential danger for the ecosystems of the North, especially attempts at reconstruction of paleofauna by introducing the species typical for paleolandscapes, and not the contemporary fauna of the region. Efforts aimed at “increasing the biodiversity” without a comprehensive biological analysis can lead to disturbance of the balance of the northern ecosystems.

Key words. Alien species, intentional introduction, mammals, biodiversity, adaptation, Yakutia, northern ecosystems.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА НА ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2021 Шаловенков Н.Н.

Центр экологических исследований, Севастополь 299001, Россия;
e-mail: shaloven@rambler.ru

Поступила в редакцию 27.11.2019. После доработки 15.11.2021. Принята к публикации 24.11.2021

Число чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря возросло до 65 видов. В зависимости от масштаба их распространения в Чёрном море, чужеродные виды зообентоса объединены в три группы: 1) 5 видов расселились на всех участках черноморского шельфа, 2) 35 видов обнаружены в нескольких районах и 3) 25 видов найдены только в одном из районов моря. В соответствии с сезонными и годовыми значениями термохалинных характеристик на черноморском шельфе выделено шесть районов: Варненский – Бургасский, Дунайский, Северо-западный, Крымский, Кавказский и Анатолийский.

Зообентос рассматриваемых шести районов шельфа имеет различия не только в количестве, но и в составе чужеродных видов. Результаты многомерного статистического анализа выявили низкий уровень сходства видов между этими районами черноморского шельфа. Наибольшее сходство по составу чужеродных видов зообентоса проявилось для Дунайского района с заливами Варненский и Бургасский, которые граничат друг с другом. Видовой состав чужеродных видов Кавказского шельфа имел большее сходство с Варненским – Бургасским и Дунайским районами, чем с соседними Крымским и Анатолийским. Локальные градиенты температуры и солёности определяют мезомасштабную изменчивость, что может служить экологическими барьерами и ограничивать естественный обмен чужеродными видами между районами шельфа.

Ключевые слова: зообентос, чужеродные виды, термохалинные характеристики, экологические барьеры, фронтальные зоны, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-157-177

Введение

Зообентос Чёрного моря представлен средиземноморскими, понто-каспийскими реликтовыми и чужеродными видами. Вселение средиземноморских видов в Чёрное море началось 5–7 тыс. лет назад после образования проливов Босфор и Дарданеллы [Архангельский, Баталина, 1929]. Процесс вселения новых средиземноморских видов, по И.И. Пузанову – «медитеранизация» [Пузанов, 1967], продолжается и сейчас. Как следствие, из-за повышения солёности понто-каспийские реликтовые виды были оттеснены в опреснённые районы моря. Проникновение чужеродных видов зообентоса датируется VII–V вв. до н. э. [Gomoiu, Skolka, 1996] и первым чужеродным видом зообентоса Чёрного моря считается моллюск *Teredo navalis* (Linne, 1758). Активное вселение чужеродных видов отмечается с начала XX в. [Gomoiu et al., 2002]. Основной вектор проникновения чужеродных ви-

дов – это балластные воды [Gomoiu, 2001; Alexandrov, Berlinsky, 2005; Alexandrov et al., 2007; Александров, 2015]. Более 40 неместных видов зообентоса уже насчитывалось к началу XXI в. [Gomoiu et al., 2002; Alexandrov et al., 2007]. Следует отметить, что тенденция увеличения числа чужеродных видов происходит на фоне глобальных климатических изменений [Shalovenkov, 2019]. Число чужеродных видов зообентоса продолжает возрастать и к 2020 г. уже составляло 63 вида [Шаловенков, 2020]. Наблюдается статистически значимая зависимость между числом обнаруженных чужеродных видов и отклонениями летней температуры воды от средней многолетней в течение последних 100 лет. При этом, отдельные неаборигенные виды были отмечены исследователями только в определённых районах Чёрного моря [Alexandrov, 2017].

Цель данной работы – используя опубликованные данные, выполнить анализ про-

странственного распределения чужеродных видов зообентоса на шельфе Чёрного моря.

Материалы и методы

Использованы опубликованные материалы по регистрации отдельных чужеродных видов на шельфе Чёрного моря [Băcescu et al., 1971; Шадрин, 1999; Alexandrov, Zaitsev, 2000; Zaitsev, Öztürk, 2001; Миронов и др., 2002; Шадрин и др., 2002; Gomoiu, Skolka, 2005; Alexandrov et al., 2007; Shiganova, Öztürk, 2010; Зайцев, 2011; Çinar et al., 2011; Шиганова и др., 2012; Bologna, Sava, 2012; Alexandrov, 2017; Shalovenkov, 2019; Болтачева и др., 2020; Шаловенков, 2020; и др.]. Кроме того, взята информация из баз данных: «AquaNIS» (Информационная система по водным неместным и криптогенным видам) [2019] и «WoRMS» (Всемирный реестр морских видов) [2019].

На черноморском шельфе выделено шесть районов: заливы Варненский – Бургасский, Дунайский, Северо-западный, Крымский, Кавказский и Анатолийский (рис. 1), которые отличались сезонными и годовыми значениями температуры и солёности вод [Иванов, Белокопытов, 2011].

Степень сходства (различий) видовых составов неместных видов зообентоса в шести районах черноморского шельфа оценивалась с помощью кластерного анализа (программный пакет STATISTICA – версия 8).

Результаты и обсуждение

Число чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря возросло с 63 [Шаловенков, 2020] до 65 (табл. 1). В зависимости от масштаба их распространения в Чёрном море, неместные виды зообентоса объединены в три группы:

- расселились на всех участках черноморского шельфа,
- обнаружены в нескольких районах,
- найдены только в одном из 6 районов моря.

Первая группа чужеродных видов зообентоса. Пять неместных видов зообентоса были обнаружены во всех районах черноморского шельфа. Это ракообразные: *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) и *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), а также моллюски: *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и

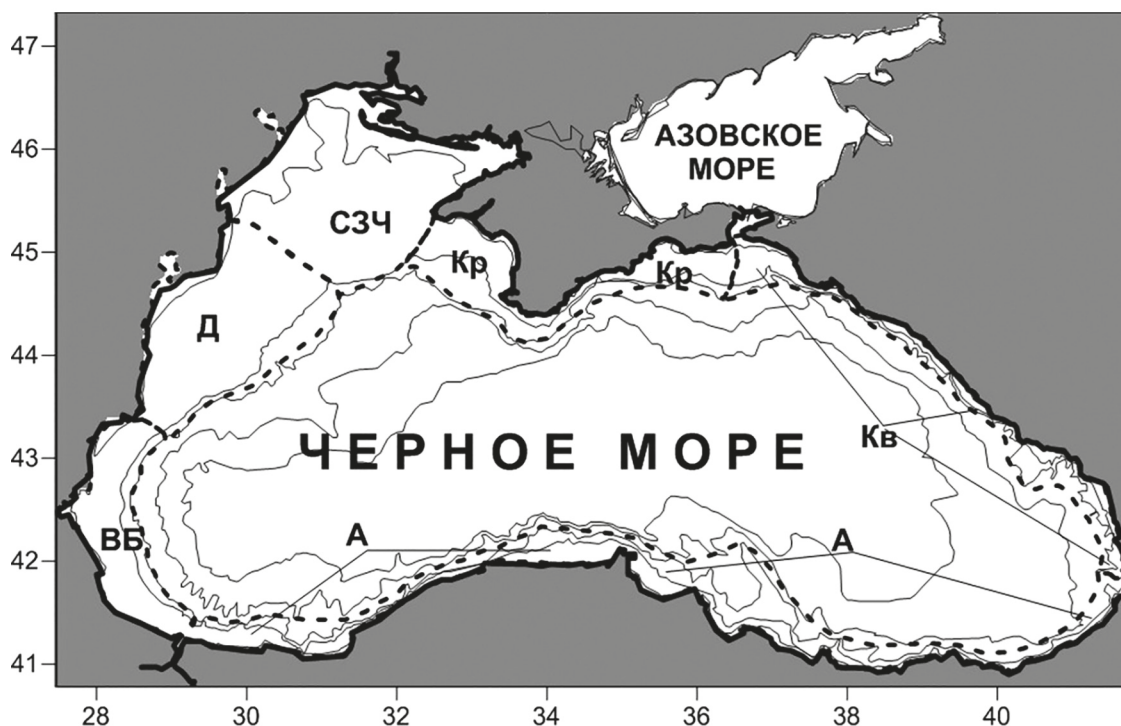


Рис. 1. Районы прибрежного шельфа Чёрного моря: «ВБ» – Варненский – Бургасский, «Д» – Дунайский, «СЗЧ» – Северо-западный, «Кр» – Крымский, «Кв» – Кавказский, «А» – Анатолийский; (районирование шельфа на основе сезонных карт распределения температуры и солёности [Иванов, Белокопытов, 2011]).

Таблица 1. Список чужеродных видов зообентоса, зарегистрированных в отдельных районах шельфа: «ВБ» – Варненский – Бургасский, «Д» – Дунайский, «СЗЧ» – Северо-западный, «Кр» – Крымский, «Кв» – Кавказский, «А» – Анатолийский, «Ч» – во всех районах черноморского шельфа*.

Таксономические группы, виды	Район шельфа	Год обнаружения	Авторы
Protozoa, Foraminifera			
<i>Sorites orbiculus</i> (Forskål in Niebuhr, 1775)	А	2010	Meriç et al., 2010
Coelenterata, Hydrozoa			
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer, 1910	ВБ, Д, СЗЧ	1925	Вълканов, 1935; Мордухай-Болтовской, 1968
<i>Bougainvillia muscus</i> (Allman, 1863)	ВБ, СЗЧ	1933	Симкина, 1963
<i>Calypsothrix cerulea</i> Clarke, 1882	ВБ, СЗЧ, Кв	1932	Распалев, 1933; Мордухай-Болтовской, 1968
<i>Campanulina pumila</i> (Clark, 1875)	Кр	1990	Гришичишева, Шадрин, 1999
<i>Eudendrium capillare</i> Alder, 1856	Кр	1990	Гришичишева, Шадрин, 1999
<i>Eudendrium vaginatum</i> Allman, 1863	Кр	1990	Гришичишева, Шадрин, 1999
<i>Pachycordyle michaeli</i> (Berrill, 1948)	СЗЧ	2002	Марфенин, 1983
Anthozoa, Actiniaria			
<i>Cylista elegans</i> (Dalyell, 1848)	СЗЧ, Кр	2008	Ковтун, 2010
<i>Diadumene lineata</i> (Verrill, 1869)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1960	Băcescu et al., 1971
Entoprocta, Kamptozoa			
<i>Urnatella gracilis</i> Leidy, 1851	Д, СЗЧ	1950	Gomoiu, Skolka, 1996
Annelida, Polychaeta			
<i>Capitellethus dispar</i> (Ehlers, 1907)	А	1959	Rullier, 1963
<i>Dipolydora quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	ВБ, Д, Кр	1990-е	Todorova, Panayotova, 2006
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр, Кв	1929	Анненкова, 1929
<i>Glycera capitata</i> Örsted, 1843	Кр, Кв	1970-е	Мордухай-Болтовской 1972
<i>Hesionides arenaria</i> Friedrich, 1937	ВБ, СЗЧ	1950-е	Вълканов, 1935
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)	Кр	2009	Болтачева и др., 2011
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston, 1865)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1970-е	Marinov, 1977
<i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004	Кр, Кв	2015	Syomin et al., 2017
<i>Nephtys ciliata</i> (Muller, 1788)	А	1960-е	Rullier, 1963
<i>Polydora cornuta</i> Bosk, 1802	ВБ, Д, СЗЧ, Кр, Кв	1962	Surugiu, 2005
<i>Polydora websteri</i> Hartman in Loosanoff & Engle, 1943	Д, Кр	1990	Surugiu, 2005
<i>Prionospio pulchra</i> Imajima, 1990	А, Кр	2000	Dagli, Çinar, 2011
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	Кр, Кв	1960-е	Киселёва, 1964
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998	Д, Кр, Кв	2001	Мурина и др., 2008
<i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan, 1890)	ВБ	1957	Marinov, 1957
<i>Streptosyllis varians</i> Webster & Benedict, 1887	ВБ	1964	Кынева-Абаджиева, Маринов, 1966
Annelida, Oligochaeta			
<i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	Д, СЗЧ	1916	Загорский, Рубинштейн, 1916
Crustacea, Cirripedia			
<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)	Д, СЗЧ	1844	Мавродиади, 1908

<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841)	А, Кр	1892	Остроумов, 1892
** <i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	Ч	1844	Бучинский, 1885
Crustacea, Isopoda			
<i>Saduria entomon</i> (Linnaeus, 1758)	СЗЧ, Кр	2009	Kvach, 2009.
<i>Sphaeroma walker</i> Stebbing, 1905	Д, Кр	2004	Skolka, Gomoiu, 2004
Crustacea, Decapoda			
<i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896	А, ВБ, Д, Кр, Кв	1967	Булгурков, 1968
<i>Dyspanopeus sayi</i> (Smith, 1869)	Д	2009	Micu at al., 2010b
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853	Д, СЗЧ, Кр	1934	Зайцев, 1998
<i>Hemigrapsus sanguineus</i> (De Haan, 1835 [in De Haan, 1833–1850])	Д	2008	Micu at al., 2010a
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun, 1902	ВБ, Д	2002	Micu, Niță, 2009
** <i>Pandalus latirostris</i> Rathbun, 1902	СЗЧ, Кв	1959	Сальский, 1963
<i>Penaeus japonicus</i> Spence Bate, 1888	СЗЧ	1970-е	Zaitsev, Ozturk, 2001
<i>Penaeus semisulcatus</i> De Haan, 1844 [in De Haan, 1833–1850]	Кв	2005	Хворов и др., 2006
** <i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	Ч	1934	Макаров, 1939
<i>Sirpus zariquieyi</i> Gordon, 1953	А	1982	Kocataş, 1982
Mollusca, Opisthobranchia			
<i>Trinchesia perca</i> (Er. Marcus, 1958)	Кр	2007	Martynov et al., 2007
Mollusca, Gastropoda			
<i>Corambe obscura</i> (A. E. Verrill, 1870)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1986	Синегуб, 1994
<i>Ercolania viridis</i> (A. Costa, 1866)	СЗЧ	2001	Зайцев и др., 2004
<i>Neptunea arthritica</i> (Valenciennes, 1858)	ВБ, Кр	2000	Шадрин и др., 2002
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843)	Д, СЗЧ, Кр	1951	Чухчин, 1984
** <i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	Ч	1946	Драпкин, 1953
Mollusca, Bivalvia			
** <i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	Ч	1968	Киселёва, 1992
<i>Arcuatula senhousia</i> (Benson, 1842)	ВБ, Д, СЗЧ, Кв	2002	Micu, Micu, 2004
<i>Corbicula fluminea</i> (O. F. Müller, 1774)	СЗЧ	1995	Сон, 2007
<i>Crassostrea virginica</i> (Gmelin, 1791)	Д	1973	Skolka, Gomoiu, 2004
<i>Magallana gigas</i> (Thunberg, 1793)	Д, СЗЧ, Кр, Кв	1900- 1910	Скарлато, Старобогатов, 1972
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	А, ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1966	Бешевли, Колягин, 1967
<i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831)	А, СЗЧ, Кв	2001	Therriault et al., 2004
<i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	А, СЗЧ	1990	Зайцев и др., 2004
<i>Mytilus trossulus</i> Gould, 1850	СЗЧ	2001	Зайцев и др., 2004
<i>Perna viridis</i> (Linnaeus, 1758)	Кр	2000	Миронов и др., 2002
<i>Pteria hirundo</i> (Linnaeus, 1758)	Д	2002	Alexandrov, 2017.
<i>Ruditapes philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)	Д, Кв	1985	Alexandrov, 2017
** <i>Teredo navalis</i> Linnaeus, 1758	Ч	750-500 д.н.э.	Grossu, 1962
Echinodermata, Asteroidea			
<i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	А	2003	Karhan et al., 2008

Chordata, Ascidiacea			
<i>Styela clava</i> Herdman, 1881	Д	2004	Micu, Micu, 2004
<i>Molgula manhattensis</i> (De Kay, 1843)	Д	1971	Băcescu et al., 1971

*Подготовлена на основе таблицы из [Шаловенков, 2020] с дополнением новых обнаруженных видов. ** Вид не включён в многомерный статистический анализ.

Teredo navalis (Linne, 1758). Моллюск-сверлильщик («корабельный червь») *T. navalis* проник в Чёрное море ещё в VII–V вв. до н. э. [Gomoiu, Skolka, 1996]. Усоногий рак *A. improvisus* был зарегистрирован в середине XIX в. в сообществе обрастаний [Alexandrov et al., 2007]. Остальные чужеродные виды проникли в Чёрное море уже в последние столетия (табл. 1).

Первые исследования древоточца *T. navalis* были выполнены ещё в середине XIX в. [Маркузен, 1867]. Они были связаны с необходимостью оценки негативного влияния этого моллюска на деревянные гидротехнические сооружения в Чёрном море [Ульянин, 1872; Остроумов, 1892; Зернов, 1913]. Было установлено, что на распространение этого вида в море влияют два основных фактора: температура и солёность [Никитин Галаджиев, 1934; Зенкевич, 1934; Булатов, 1941; Солдатова, 1961; Рябчиков, Николаева, 1963]. Массовое размножение тередо происходит, обычно, в летние месяцы, хотя в планктоне личинки присутствуют и в холодный период года [Брайко, 1958]. Высокая плодовитость и возможность длительного периода личиночной стадии позволяют моллюску выживать в условиях «поиска» древесного субстрата в море. Плотность оседания личинок корабельного червя может достигать от 500 тыс. до 1 млн особей на 1 м² древесины [Брайко, 1958]. В некоторых районах моря за трёхмесячный период деревянный брус может терять до 70% своего первоначального веса. Продолжительность жизни моллюска-древоточца, в среднем, около 2 лет.

Усоногий рак *A. improvisus* – типичный представитель сообществ обрастания [Турпаева, 1967; Зевина, 1972]. Биомасса вида колеблется от 3% до 29% от общей биомассы сообществ обрастаний на отдельных участках побережья Чёрного моря [Zaitsev, Öztürk, 2001]. Максимальные показатели были за-

регистрированы в Одесском морском порту на гидротехнических сооружениях, где его численность достигала 81 360 экз./м², а биомасса составляла 5884.0 г/м² [Виноградов и др., 2012]. Кроме сообществ обрастания на твёрдых субстратах усоногий рак встречается также и в донных сообществах на мягких грунтах, поселяясь, преимущественно, на раковинах живых и мёртвых моллюсков, на панцирях ракообразных. Ракообразные *A. improvisus* были обнаружены в донных сообществах мягких грунтов на глубине 50 м [Băcescu et al., 1965; Киселёва, 1981]. Как правило, доля этого вида в биомассе и численности зообентоса невелика, а встречаемость в донных сообществах может быть довольно высокой. Биологические показатели развития этого чужеродного вида имеют широкий диапазон пространственной изменчивости в донных сообществах мягких грунтов. Максимальная численность усоного рака *A. improvisus* была зарегистрирована на шельфе в районе трансформации речных Дунайских вод (Дунайский район шельфа), где она достигала 41 378 экз./м² [Gomoiu, 1986]. Наибольшая биомасса *A. improvisus* отмечена в районе заливов Варненский и Бургасский, там она достигала 7 кг/м² [Маринов, 1990]. 100% встречаемость этого чужеродного вида зарегистрирована в донном сообществе мидии на шельфе Дунайского района и во всех сообществах Керченского пролива [Teacă et al., 2006; Иванов, Синегуб, 2008]. Усоногий рак *A. improvisus* не был обнаружен на отдельных участках Кавказского и Анатолийского побережья [Зевина, 1972].

Краб Харриса (*R. harrisii*), также, как и усоногий рак *A. improvisus*, присутствует и в сообществах твёрдых субстратов (скалы, камни), и на рыхлых грунтах. Этот чужеродный вид не выделяется высокими значениями биомассы и численности на шельфе Чёрного моря. Так, у Крымского побережья средняя

биомасса краба не превышала 4 г/м² (максимум – 32.066 г/м²), а средняя численность – 5 экз/м² (максимум – 100 экз/м²). В Дунайском районе зарегистрированы более высокие показатели (по сравнению с другими районами), где максимальные значения биомассы достигали 37.348–64.009 г/м², а численность 311–533 экз/м² [Surugiu, Zamfirescu, 2004]. Также высокие показатели развития популяции краба Харриса зарегистрированы в солёных озёрах Варна и Белослав (район заливов Варненский и Бургасский), где максимальные значения биомассы локальной популяции *R. harrisii* достигали 640 г/м², а численность – 260 экз/м² [Todorova, Konsulova, 2008].

Чужеродный моллюск *R. venosa*, в отличие от рака *A. improvisus* и краба *R. harrisii*, характеризуется более низкой встречаемостью и численностью в локальных популяциях. При этом, этот инвазивный вид имеет довольно высокие значения биомассы. Обычно, в донных сообществах средняя численность рапаны не превышает 1 экз/м² при встречаемости 5%, а биомасса варьирует от 0.1 до 200 г/м² [Abaza et al., 2010; Болтачева и др., 2011; Троценко и др., 2012; Ревков и др., 2015]. Однако, на отдельных участках черноморского шельфа максимальная плотность расселения моллюска-вселенца может достигать 10–12 экз/м², а биомасса – 400 г/м² [Цветков, Маринов, 1986; Gomoiu, 2005; Todorova, Konsulova, 2008; Чикина, 2009; Алемов, Тихонова, 2012; Золотарёв, Терентьев, 2012; Снигирев, 2012]. В Керченском проливе *R. venosa* имеет довольно высокие значения встречаемости. При этом, отмечается высокая пространственная изменчивость этого показателя с повышением значений по проливу: с юга на север. Так, в южной части пролива этот показатель не превышает 12.5% от числа выполненных бентосных станций, а в северной части встречаемость моллюска составляет 100%. В среднем встречаемость моллюска в проливе составляет 25% [Алемов, Тихонова, 2012]. Также следует отметить, что в донном сообществе *Mytilus galloprovincialis* на одном из участков Крымского побережья были зафиксированы рекордные показатели для моллюска-хищника. Здесь численность и биомасса *R. venosa* достигали 100 экз/м² и 6032 г/м², соответ-

ственно [Shalovenkov, 2017]. Через несколько месяцев живые мидии на данной площади дна не были обнаружены. Как отмечают исследователи, негативное воздействие рапаны вызывает локальные изменения в донных сообществах, изменяя среду обитания в отдельных районах Чёрноморского шельфа [Чухчин, 1984; Todorova, Konsulova, 2008; Чикина, 2009].

Чужеродный моллюск *A. kagoshimensis*, после первого обнаружения в 1968 г. на побережье Кавказа [Киселёва, 1992], в течение сорока лет расселился почти по всему черноморскому шельфу. Максимальные значения биомассы анадары были зарегистрированы в 1980-е гг. в прибрежном шельфе Бургасского залива, где биомасса вида-вселенца превышала 4000 г/м², при максимальной численности в 400 экз/м² [Цветков, Маринов, 1986]. В последующие годы в этом районе биомасса моллюска снизилась и уже не превышала 1100 г/м² [Маринов, 1990]. В последние 10–15 лет высокие показатели биомассы и численности моллюска были также зарегистрированы на шельфе Кавказа – 1180 г/м² и 2590 экз/м² [Чикина, 2009] и в приустьевых участках шельфа рек Дунай и Днестр – 2700 г/м² и 1160 экз/м², соответственно [Стадниченко, Золотарёв, 2009]. В этих двух районах черноморского шельфа, а также в Керченском проливе, высокие показатели развития популяций чужеродного моллюска *A. kagoshimensis* обусловили его доминирование по биомассе и численности в зообентосе. Следствием вселения анадары стало формирование новых для Чёрного моря донных сообществ [Чикина и др., 2003; Chikina, Kucheruk, 2005; Синегуб, 2006; Иванов, Синегуб, 2008; Чикина, 2009]. Следует отметить, что данные районы характеризуются более низким уровнем солёности за счёт выноса трансформированных речных вод и водных масс с пониженной солёностью из Азовского моря (рис. 2).

В районе Анатолийского побережья анадара была отмечена только в начале 1990-х гг., то есть практически через 20 лет после первой регистрации на шельфе Кавказского побережья [Киселёва, 1992]. К сожалению, информация о численности и биомассе локальных популяций моллюска-вселенца в

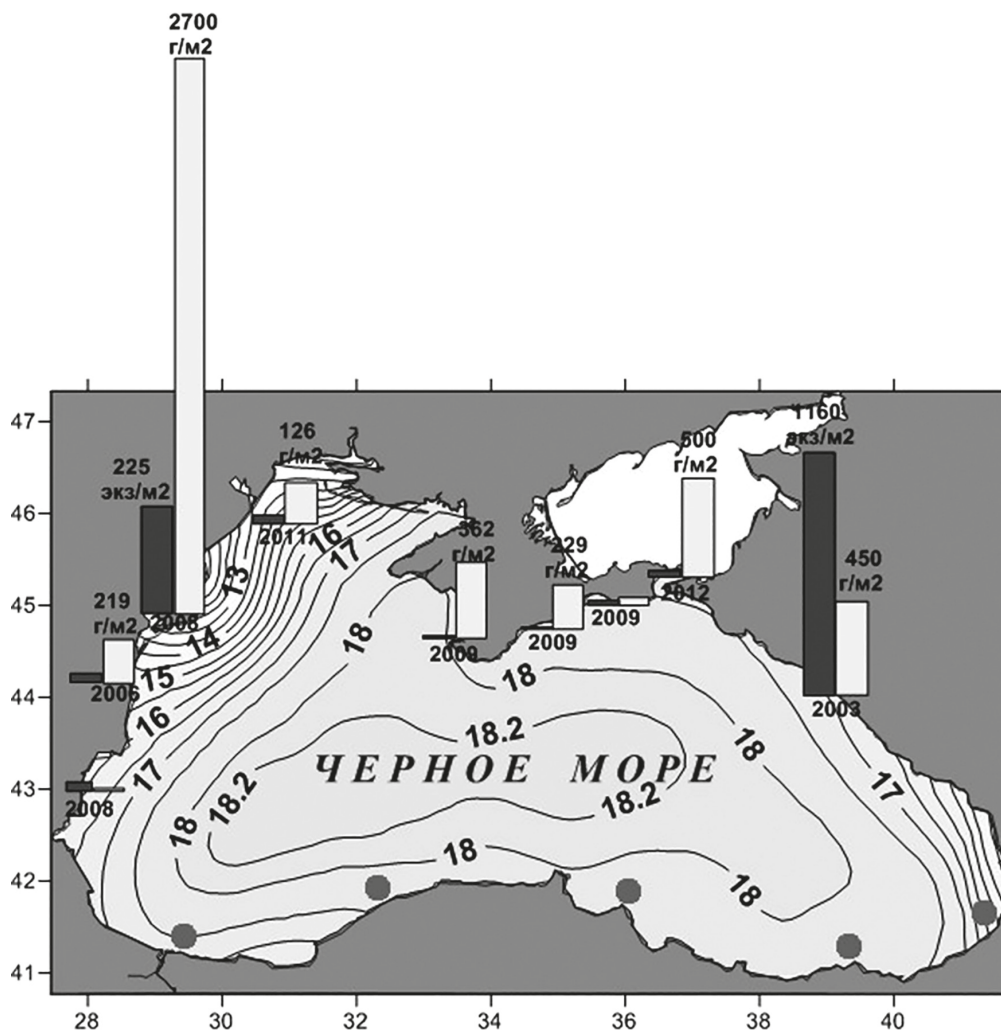


Рис. 2. Изменчивость биомассы (светлый прямоугольник) и численности (тёмный прямоугольник) моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) на шельфе Чёрного моря [Abaza et al., 2006; Todorova, Konsulova, 2008; Стадниченко, Золотарёв, 2009; Chikina, 2009; Ревков, 2011; Финогенова, 2011; Головкина, Набоженко, 2012]; ● – регистрация моллюска у Анатолийского побережья и изменчивость солёности (‰) на поверхности моря в весенний период [Иванов, Белокопытов, 2011].

этом районе Чёрного моря не приведена в материалах местных исследователей [Düzgüneş, 1995; Sahin et al., 1999, 2006, 2009; Albayrak, 2003; Çinar et al., 2005]. На шельфе Крыма моллюск *A. kagoshimensis* впервые был обнаружен в 1999 г. [Ревков и др., 2002], что совпало с возрастанием температуры прибрежных вод в этот период [Shalovenkov, 2017]. В последующие годы чужеродный моллюск расселился на многих участках Крымского шельфа. Причём, встречаемость его в районах горного побережья Крыма в несколько раз выше по сравнению с побережьем степных районов полуострова, которые отличаются между собой объёмами дождевых стоков в море [Shalovenkov, 2017]. Максимальные зна-

чения биомассы чужеродного моллюска для шельфа Крыма достигают 374 г/м², а численность – 83 экз/м² [Болтачева и др. 2011; Ревков и др., 2015].

Остальные чужеродные виды (58 видов) зообентоса имеют ограниченный ареал на черноморском шельфе (табл. 1). **Во вторую группу неместных видов** были включены 35 видов, которые расселились в двух-трёх, как правило, соседствующих районах моря. Среди этих видов следует отметить моллюска *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, который, также, как и моллюск *A. kagoshimensis*, сформировал новые донные сообщества в Чёрном море. Однако, в отличие от анадары, распространение моллюска *M. arenaria* ограничено только

северным, северо-западным и западным районами шельфа. Наиболее высокие показатели численности и биомассы локальных популяций мии были зарегистрированы в 1970–1980-х гг. В северо-западной части шельфа (район устья Днестра) и в лиманах биомасса моллюска-вселенца в эти годы достигала 4.5–9.5 кг/м² при численности 2000–4860 экз/м² [Савчук 1970; Замбриборщ и др., 1973; Иванов, 2012]. В районе устья Дуная в этот период также были отмечены высокие показатели развития мии, где её биомасса доходила до 16 кг/м², а численность до 8000 экз/м² [Gomoiu, 2005]. Средняя биомасса моллюска *M. arenaria* варьировала от 300 до 900 г/м² в данных районах. Сейчас суммарная биомасса моллюсков здесь, практически, не превышает 100 г/м² (рис. 3), хотя регистрируется высокая их численность: до 7000 экз/м². Эти высокие значения численности были обеспечены за счёт оседания молоди моллюска [Стадниченко, Золотарёв, 2009]. Тем не менее, биомасса моллюска здесь не достигает высоких значе-

ний, что указывает на значительный уровень смертности среди молодых особей в последние годы.

В Керченском проливе сообщество мии распространено на небольшой площади в северном участке пролива [Иванов, Синегуб, 2008; Иванов, 2008, 2010]. Численность и биомасса доминирующего вида в проливе ниже, чем в западной и северо-западной частях Чёрного моря и составляли, в среднем, около 20 экз/м² и не более 300 г/м². Моллюск *M. arenaria* в течение 50 лет, после вселения в Чёрное море, не смог создать устойчивых популяций на шельфе крымского побережья. Здесь мия впервые была зарегистрирована в районе Карадага в 1981 г. [Киселёва, 1992]. В последствии были зарегистрированы также единичные находки моллюска на шельфе Крыма [Киселёва, 1979, 1992; Shalovenkov, 2017]. На этом участке черноморского шельфа средняя численность чужеродного вида не превышала 1–5 экз/м², а биомасса – 0.3 г/м², то есть моллюск был представлен только недавно

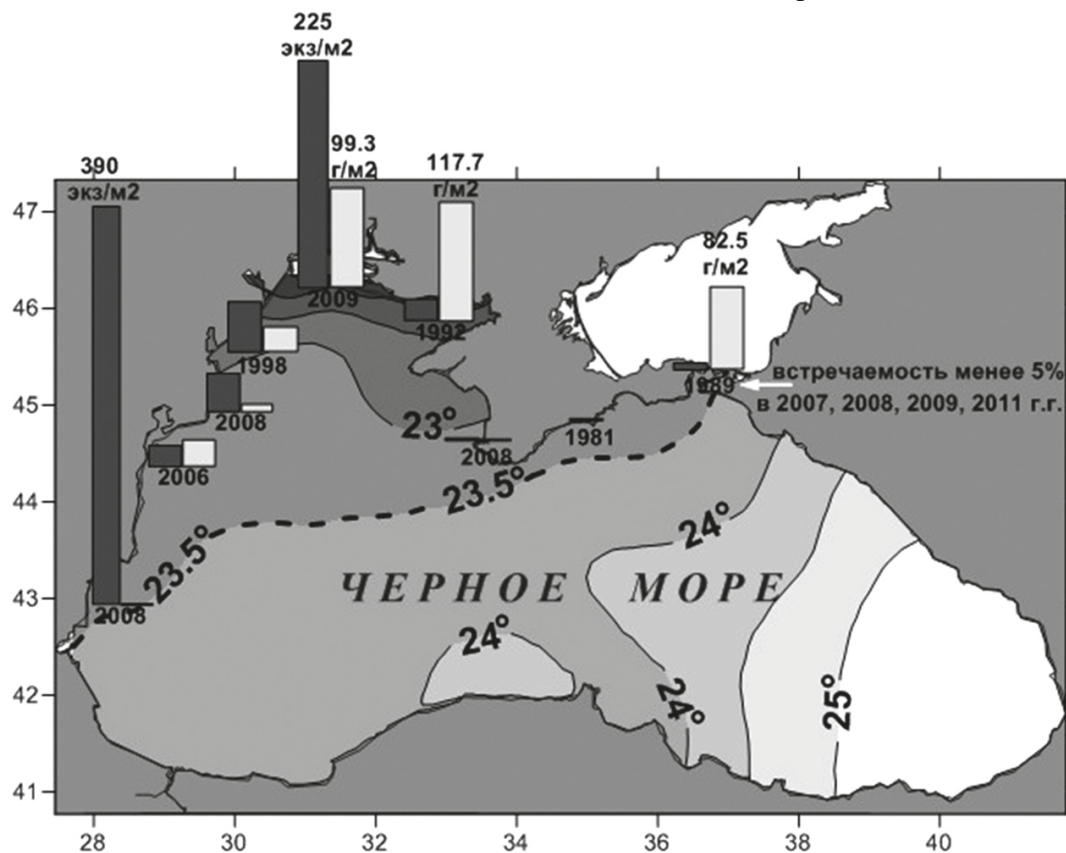


Рис. 3. Биомасса (светлый прямоугольник) и численность (тёмный прямоугольник) моллюска *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, зарегистрированные на черноморском шельфе [Золотарёв и др., 1990; Киселёва, 1992; Макаров, Костылёв, 2001; Gomoiu, 2005; Синегуб, 2006; Abaza et al., 2006; Шурова, Золотарёв, 2007; Иванов, Синегуб, 2008; Todorova, Konsulova, 2008; Стадниченко, Золотарёв, 2009]; пространственная изменчивость среднемесячной температуры (°C) воды в летний период на поверхности моря [Иванов, Белокопытов, 2011].

осевшими молодыми особями [Shalovenkov, 2017]. В восточной и южных частях моря, то есть у берегов Кавказа и Анатолийского побережья, этот чужеродный моллюск до сих пор не был зарегистрирован. Известно, что относительно высокие значения температуры воды являются лимитирующим фактором для взрослых и личинок моллюска *M. arenaria* [Newell, Hidu, 1986; Strasser, 1999]. В Чёрном море условная граница распространения мии совпадает с пространственным положением изотермы 23.5 °C в летний период (рис. 3). В районах с более высокой температурой воды в летний период моллюск не был зарегистрирован.

Изотерма 24 °C в летний период, возможно, является границей распространения ложной мидии *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) в прибрежных областях Чёрного моря. Обычно, максимальное количество планктонных личинок этого чужеродного вида отмечают в температурном диапазоне 20–24 °C [Van der Gaag et al., 2014]. За десятилетний период, после первого обнаружения неместного моллюска в Днестровском лимане (2001 г.), он адаптировался к условиям в северо-западной части моря. В 2013–2014 гг. показатели численности *M. leucophaeata* в этом районе моря уже выросли до 600–2400 экз/м² в локальных скоплениях обрастания твёрдых субстратов [Zhulidov et al., 2018]. В Кавказском районе (эстуарная область реки Туапсе) было обнаружено только два экземпляра данного неместного вида. В эстуарные области моря проник также чужеродный вид *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842). Кроме Анатолийского района, единичные экземпляры этого вида были обнаружены во всех остальных районах черноморского шельфа. Моллюск *A. senhousia*, в отличие от ложной мидии Конрада *M. leucophaeata*, поселяется на мягких грунтах и является более чувствительным к пониженной солёности [Zhulidov et al., 2021].

В обрастаниях твёрдых субстратов был найден чужеродный двустворчатый моллюск *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758. Встречается он в Северо-западном и Анатолийском районах моря [Зайцев и др., 2004]. Возможно, этот чужеродный вид обитает и в других районах шельфа, но из-за высокой степени морфоло-

гического сходства раковин *M. edulis* с черноморской мидией его могут идентифицировать как *M. galloprovincialis* [Шурова, 2013].

Одним из наиболее крупных моллюсков, проникших в Чёрное море, является гигантская тихоокеанская устрица *Magallana gigas* (Thunberg, 1793). Первые экземпляры этого моллюска были найдены в начале XX в. в окрестностях Севастополя и теперь хранятся в Зоологическом институте РАН [Скарлато, Старобогатов, 1972]. Позже тихоокеанская устрица была обнаружена в Новороссийской бухте [Драпкин, 1956]. В период с 1980 по 1991 г. с целью культивирования данный вид моллюска специально завозили в прибрежные марихозьяства Чёрного моря [Zolotarev, 1996]. Сейчас единичные особи и небольшие группы тихоокеанской устрицы встречаются в бентосе вдоль кавказского и крымского побережий, а также в Джарлыгачском заливе [Орленко, 2012].

В 1980-е гг. моллюск *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) также рассматривался как объект аквакультуры и был завезён в прибрежные районы прилегающих к устью Дуная и Кавказских рек [Alexandrov, 2017]. По-видимому, эксперимент по выращиванию моллюска не удался. В последующие годы нахождение данного чужеродного вида в бентосе Чёрного моря не подтверждалось. Однако, в 2020 г. несколько особей *R. philippinarum* были обнаружены рыбаком в районе Дунайского прибрежного шельфа и идентифицированы румынскими специалистами Национального института дельты Дуная (Danube Delta National Institute, Tulcea, Romania).

Ещё один чужеродный вид в сообществах обрастаний – это полихета *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), которая образует обширные поселения на твёрдых субстратах. Полихеты *F. enigmaticus* строят известковые трубки, которые при высокой плотности расселения формируют своеобразный подводный биогенный риф. Так, в Варненском – Бургаском и Дунайском районах этот неместный вид сформировал новые для Чёрного моря сообщества обрастаний, в которых его биомасса достигает 7–8 кг/м² [Marinov, 1957; Dumitrescu, 1962; Pitiş, Lăcătuşu, 1971;

Цветков, Грынчарова, 1976; Маринов, 1977]. Возможность изменять биотоп за счёт строительства рифов – ключевая особенность, которая позволяет *F. enigmaticus* создавать сообщества нового типа. Сообщество обрастаний с преобладанием чужеродной полихеты отличается видовым составом от соседствующего сообщества моллюска *Mytilus galloprovincialis* [Micu, Micu, 2004]. После обнаружения в Чёрном море [Анненкова, 1929] ареал вида несколько десятилетий был ограничен тремя районами: Варненским – Бургаским, Дунайским и Кавказским. Только в конце XX в. полихета *F. enigmaticus* была обнаружена у Крымского побережья и в северо-западной части Чёрного моря. Предполагают, что более низкая температура вод в этих районах была лимитирующим фактором [Шунова и др., 2002]. Повышение температуры поверхностного слоя воды в Чёрном море, на фоне общих климатических изменений, в последние несколько десятилетий позволило чужеродному виду расселиться и в северных районах моря. Плотные скопления (рифы) полихеты *F. enigmaticus* в этих двух районах не обнаружены. Тем не менее, на отдельных гидросооружениях Севастопольской бухты численность чужеродного вида в осенне-зимний период достигала 1242–5279 экз/м², а биомасса около 0.7–3.0 г/м² [Гринцов, Мурина, 2002].

Кроме *F. enigmaticus*, 10 неаборигенных видов полихет распространились на несколько районов черноморского шельфа (табл. 1): *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883), *Glycera capitata* (Oersted, 1843), *Hesionides arenaria* (Friedrich, 1937), *Magelona mirabilis* (Johnston, 1845), *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004, *Polydora cornuta* (Bosk, 1802), *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943, *Prionospio pulchra* Imajima, 1990, *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) и *Streblospio gynobranchiata* Rice & Levin, 1998. Подробный анализ расселения с оценкой биологических показателей этих чужеродных видов представлен в ряде обзорных работ [Киселёва, 2004; Surugiu, 2005; Kurt, Çinar, 2012; Болтачева и др., 2020; и др.].

За вековой период после проникновения неместная олигохета *Tubificoides benedii* (Udekem, 1855) освоила прибрежную зону

моря и лиманы Северо-западного и Дунайского районов. Вид обитает на различных грунтах и глубинах до 26 м, численность его может достигать 700 экз. м² [Шунова, 2006].

В список неместных видов гидроидов, обнаруженных в различных районах моря, включено три вида: *Blackfordia virginica* (Mayer, 1910), *Bougainvillia muscus* (Allman, 1863) и *Calyptospadix cerulea* Clarke, 1882. Они проникли в Чёрное море еще в первой половине XX в. Это представители сообщества обрастания, которые расселились, преимущественно, в эстуарных областях. Полипоидное поколение образует стелющиеся колонии на твёрдых субстратах, створках моллюсков и стеблях водной растительности [Наумов, 1960].

Два чужеродных вида актиний *Diadumene lineata* (Verrill, 1869) и *Cylista elegans* (Dalyell, 1848) проникли в Чёрное море. Актиния *D. lineata* была обнаружена во второй половине XX в., а *C. elegans* – совсем недавно: в 2008 г. Вид *D. lineata* за полувековой период стал массовым в сообществе обрастаний, расселился в западных и северных районах черноморского шельфа. В некоторых местах образует обильные сублиторальные поселения, которые бывают многочисленны: более 1000 экз/м² [Ковтун и др., 2012]. Актиния достаточно устойчива к изменчивости температуры и солёности. Так, популяции *D. lineata* выживают в диапазоне температур от 1.0 до 27.5 °C и солёности – от 0.5 до 35‰ [Shick, Lamb., 1977]. Неместный вид *C. elegans* обнаружен только у западного побережья Крыма и в Одесском заливе [Гребельный, Ковтун, 2013]. В крымских пещерах небольшие скопления актиний наблюдали на глубине до 3 м. Причём, они занимали удалённые от входа в пещеру участки, куда никогда не проникает дневной свет. В Одесском заливе чужеродный вид был обнаружен на глубине 11–14 м, однако здесь животные не образовывали скоплений [Ковтун, 2008].

Тихоокеанская креветка *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902, или травяной чилим, рассматривался в середине прошлого века как перспективный объект для интродукции в Чёрном море [Мишарев, 1962; Сальский, 1963]. С этой целью в 1959–1963 гг. проводи-

лись работы по вселению *P. latirostris* в Хаджибейском лимане (Одесская обл.) и в Кизилташских лиманах (Краснодарский край). Эти работы не увенчались успехом, и в настоящее время нет сведений о нахождении тихоокеанской креветки в Чёрном море. Другой неместный вид креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 на момент обнаружения уже успел образовать популяцию на довольно большой акватории в Дунайском и Варненском – Бургасском районах шельфа Чёрного моря [Misu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010]. Кроме того, совсем недавно (2017–2019 гг.) были выловлены самка и четыре личинки восточной креветки *P. macrodactylus* в районе Керченского пролива [Евченко и др., 2019; Тимофеев и др., 2019].

Два неаборигенных вида *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (голубой краб) и *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (китайский мохнаторукий краб) периодически отлавливают в эстуарных участках разных районов моря [Зайцев, 1978, 1998], Голубой краб уже многие годы встречается в Босфорском проливе, откуда, возможно, его распространение по градиенту снижения солёности поверхностных вод в другие районы бассейна Чёрного моря [Зайцев, 1998]. Крабы *C. sapidus* и *E. sinensis* обитают в широких диапазонах солёности и температуры воды, что позволяет этим видам адаптироваться к изменчивым условиям эстуарных областей моря.

Неместные брюхоногие моллюски *Corambe obscura* (A. E. Verrill, 1870), *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) и *Neptunea arthritica* (Valenciennes, 1858) обнаружены в нескольких районах моря, преимущественно в эстуарных областях. Голожаберный моллюск *C. obscura* в течение пяти лет (1986–1991 гг.) расселился в прибрежной зоне Чёрного моря от Бургасского залива до Керченского пролива [Синегуб, 1994]. Несмотря на то, что это хищный вид и питается исключительно мшанками, его расселение не привело к значимым изменениям в структуре местных сообществ обрастаний [Рогинская, Гринцов, 1990; Gomoiu & Skolka, 1997]. Новозеландский моллюск *P. antipodarum* после первого обнаружения (1951 г.) стал широко распро-

странённым видом, образуя большие популяции как в эстуарных областях, так и в пресноводных водоёмах бассейна Чёрного моря [Son, 2008]. Дальневосточный моллюск *N. arthritica* был обнаружен в сообществе обрастания – *Mytilus galloprovincialis* в одной из бухт Севастополя на глубине 10 м. Были найдены как взрослые, так и молодые особи [Шадрин и др., 2002]. Кроме того, исследователи отмечали моллюска *N. arthritica* в прибрежных водах района Варненский – Бургасский [Alexandrov, 2017]. В последнее десятилетие отсутствует информация об обнаружении этого вида в прибрежных районах Чёрного моря.

В третью группу были включены 25 чужеродных видов, которые обнаружены только в одном из шести районов моря (табл. 1). Причём, найдены единичные экземпляры этой группы неместных видов в зообентосе. Поэтому ещё рано судить об их натурализации и формировании популяций в каком-либо из районов черноморского шельфа. Практически, половина из них (48%) проникли в Чёрное море после 2000 г. Это указывает на возрастание активности распространения чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря в период масштабных климатических изменений в регионе [Шаловенков, 2020]. Наибольшее число видов зообентоса, которые включены в третью группу, обнаружено в трёх районах: Дунайский, Северо-западный и Крымский (табл. 2).

Зообентос рассматриваемых районов шельфа имеет различия не только в количестве, но и в составе неаборигенных видов. Результаты многомерного статистического анализа выявили низкий уровень сходства между шестью районами черноморского шельфа (рис. 4). Так, относительное расстояние сходства (различий) при группировке в кластеры варьировало в диапазоне 0.77–0.95, то есть их объединение выполнялось на последних этапах анализа.

Наибольшее сходство по составу чужеродных видов зообентоса выявлено для Дунайского района с заливами Варненский и Бургасский, которые граничат друг с другом. Совершенно неожиданными были результаты статистических расчётов для Кавказского

Таблица 2. Число чужеродных видов зообентоса, обнаруженных в отдельных районах Чёрного моря

Район шельфа	Суммарное число чужеродных видов в районе	Число чужеродных видов, зарегистрированных только в данном районе
Анатолийский	16	5
Варненский – Бургаский	21	2
Дунайский	31	4
Северо-западный	29	7
Крымский	32	5
Кавказский	13	1

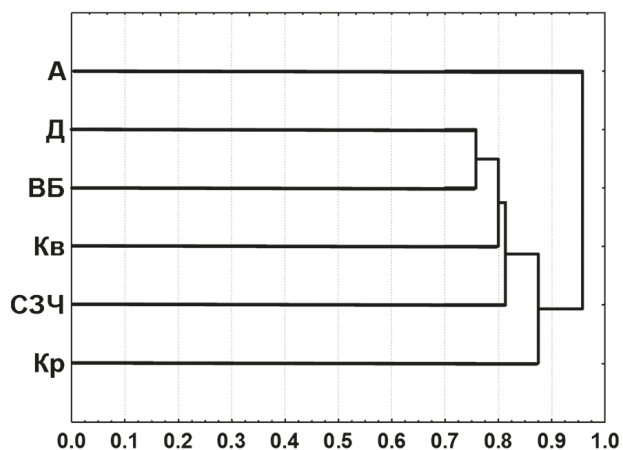


Рис. 4. Дендрограмма сходства (различий) состава чужеродных видов зообентоса между районами черноморского шельфа, обозначение районов, как на рисунке 1.

шельфа, где состав неместных видов имел большее сходство с Варненским – Бургаским и Дунайским районами, чем с соседними Крымским и Анатолийским. Это несмотря на то, что Кавказский район отделён от побережья устья Дуная, Варненского и Бургасского заливов центральными водными массами Чёрного моря. Тем не менее, следует обратить внимание на то, что эти три района черноморского шельфа имеют близкие диапазоны сезонных изменений температуры и солёности прибрежных вод.

В поверхностном слое Чёрного моря температура воды изменяется в широких пределах: от 0 °С зимой до 28–29 °С летом [Иванов и Белокопытов, 2011]. Поле температуры морской поверхности имеет постоянный градиент от северо-западной к юго-восточной части моря (рис. 3). Пространственные градиенты температуры наиболее выражены зимой, а в весенне-летний период они значительно сглажены. В феврале температура поверхностных вод на северо-западе и юго-востоке обычно

составляет 0 и 9 °С, соответственно [Блатов и др., 1984]. В мае эта разница температур составляет около 5.5 °С (11 °С на северо-западе и 16.5 °С на юго-востоке), а в августе она составляет около 4 °С (21 °С на северо-западе и 25 °С на юго-востоке). В ноябре структура поля температуры поверхности аналогична структуре в мае (от 10.5 до 15.5 °С).

Солёность воды в прибрежных районах Чёрного моря колеблется от 0 до 37‰ [Иванов и Белокопытов, 2011]. Минимальная солёность наблюдается вблизи устьев рек в периоды паводков. Это более низкое значение солёности характерно для северо-западной, западной и юго-восточной частей Чёрного моря (рис. 2). Высокая солёность (до 34–37‰) встречается в придонных слоях пролива Босфор и в прилегающих частях Чёрного моря, куда проникают средиземноморские воды. В феврале солёность поверхностных вод самая высокая во всех районах моря. Воды с солёностью менее 17‰ занимают менее 5% территории Чёрного моря. В мае солёность поверхностных вод под влиянием речного весеннего паводка в юго-восточной части моря уменьшена до 15.5‰, в северо-западной части – до 10‰ и даже меньше [Блатов и др., 1984]. Постепенное расширение зоны с низкой солёностью наблюдается в Чёрном море в августе и связано с диффузией воды от таяния горных ледников Кавказских гор в течение лета. В ноябре поверхностная солёность Чёрного моря приближается к зиме. Поле солёности поверхностных вод Чёрного моря отличается от температурного поля тем, что в течение года оно имеет более стабильное распределение.

Варненский и Бургасские заливы имеют термохалинные характеристики воды близ-

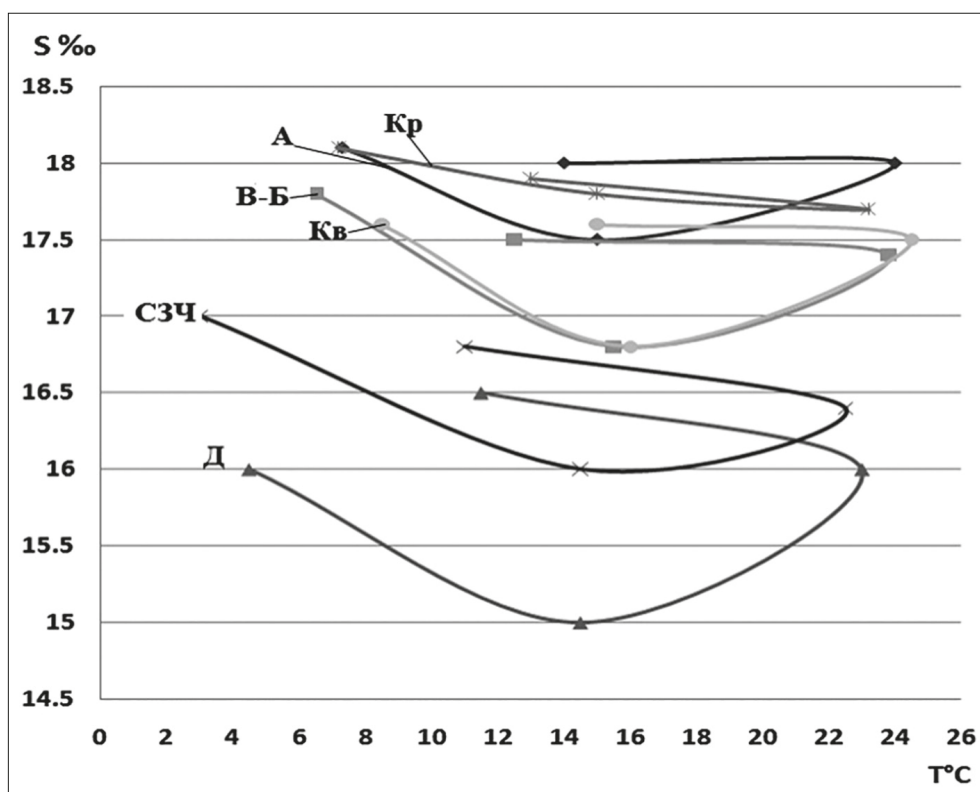


Рис. 5. Межсезонная изменчивость термохалинных характеристик поверхностных вод в районах Черноморского шельфа по данным сезонных карт распределения температуры и солёности [Иванов, Белокопытов, 2011], обозначение районов, как на рисунке 1.

кие по значениям с Кавказским районом в течение всех сезонов года (рис. 5), хотя они находятся и на значительном расстоянии друг от друга (около 800 км). Вероятно, сходство в экологических (термохалинных) условиях обусловило большую степень сходства составов чужеродных видов зообентоса в этих районах.

Следует отметить, что наблюдаются участки моря с относительно высокими градиентами температуры и солёности. Пространственные градиенты температуры и солёности формируют гидрологические фронты водных масс, которые являются своеобразными барьерами и могут ограничивать естественный обмен чужеродными видами между районами шельфа. На северо-западном шельфе и в восточной части моря проявляются две основные температурные фронтальные зоны [Артамонов и др., 2012]. Эти фронтальные зоны достигают наивысшей интенсивности в начале зимы. Фронтальные зоны солёности отчётливо проявляются в поверхностном слое вдоль западного и восточного побережья

Чёрного моря. Они достигают наибольшей интенсивности весной, как результат половодья рек [Блатов и др., 1984; Блатов, Иванов, 1992; Артамонов и др., 2012].

Экологические барьеры, образованные гидрологическими фронтальными зонами, создают препятствия для обмена чужеродными видами между районами прибрежного шельфа. Тем не менее, чужеродные виды все же могут преодолевать их, «путешествуя» в обрастании корпусов или в балластных водах кораблей. Данный вектор инвазии является основным для зообентосных организмов [Gomoiu, 2001; Alexandrov, Berlinsky, 2005; Alexandrov et al., 2007; Александров, 2015]. Однако, не все виды-вселенцы смогут выжить, если экологические условия выйдут за пределы их толерантности.

Таким образом, с одной стороны, география маршрутов морского транспорта, заходящего в порты Чёрного моря, определяет особенности состава видов-вселенцев для районов моря. С другой стороны, специфика экологических условий в районах определяет

отличительные особенности местной среды обитания, в которой адаптируются и выживают только определённые чужеродные виды.

Заключение

В соответствии с сезонной и межгодовой изменчивостью термохалинных характеристик вод черноморского шельфа выделено шесть районов: Варненский – Бургасский, Дунайский, Северо-западный, Крымский, Кавказский и Анатолийский.

Чужеродные виды зообентоса (65 видов), в зависимости от распространения в Чёрном море, объединены в три группы: 1) расселились на всех участках черноморского шельфа, 2) обнаружены в некоторых районах и 3) найдены только в одном из 6 районов моря.

Пять следующих чужеродных видов зообентоса (первая группа) были обнаружены на всём черноморском шельфе: *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) и *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), а также моллюски: *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Teredo navalis* (Linne, 1758).

Во вторую группу чужеродных видов были включены 35 видов, расселившихся в двух-трех,-соседствующих районах моря.

25 чужеродных видов (третья группа) были обнаружены только в одном из шести районов Чёрного моря. Эти виды не сформировали популяции, а были найдены только их единичные экземпляры. Половина чужеродных видов третьей группы (48%) попали в Чёрное море после 2000 г. Это указывает на интенсификацию распространения чужеродных видов зообентоса Чёрного моря в период климатических изменений.

Зообентос исследованных районов шельфа имеет различия не только в численности, но и в составе чужеродных видов. Результаты статистического анализа показали отсутствие корреляций между шестью районами черноморского шельфа. Наибольшее сходство по составу чужеродных видов зообентоса обнаружено в Дунайском районе с соседними заливами Варненский и Бургасский, Видовой состав чужеродных видов на шельфе побережья Кавказа имел большее сходство с Варнен-

ским – Бургасским и Дунайским районами, чем с соседними Крымским и Анатолийским. В течение года термохалинные характеристики Варненского и Бургасского заливов близки к Кавказскому району, хотя они значительно удалены друг от друга (около 800 км). Вероятно, подобие экологических, в том числе и термохалинных, условий обусловило сходство составов чужеродных видов зообентоса в этих районах.

Пространственные градиенты температуры и солёности формируют фронтальные зоны, которые могут быть барьерами и ограничивать естественный обмен чужеродными видами между районами шельфа.

Благодарности

Выражаю благодарность глубокоуважаемому рецензенту за внимание к работе и предложение по расширению информационных материалов, которые позволили улучшить содержание рукописи.

Благодарю Орхана Имбрама – сотрудника Национального института дельты Дуная (Orhan Ibram, Danube Delta National Institute, Tulcea, Romania) за предоставленную информацию о находке моллюска *R. philippinarum*.

Финансирование работы

Работа не имела финансовой поддержки.

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

- Александров Б.Г. Закономерности вселения новых видов в Чёрное море и некоторые подходы к их изучению // Научные записки Тернопольского национального педагогического университета им. Владимира Гнатюка. Серия Биология. 2015. Т. 64. № 3–4. С. 29–32.
- Алемов С.В., Тихонова Е.А. Показатели загрязнения донных осадков и характеристика малакофауны Керченского пролива (2009 г.) // Научные записки Тернопольского национального педагогического уни-

- верситета им. Владимира Гнатюка. Серия Биология. 2012. Т. 51. № 2. С. 13–17.
- Анненкова Н.П. Полихеты из реликтового озера Палеостом (Зап. Кавказ) и рек, связанных с ним // Доклады АН СССР. 1929. № 6. С. 138–140.
- Артамонов Ю.В., Белокопытов В.Н., Скрипалёва Е.А. Особенности изменчивости гидрологических и биооптических характеристик на поверхности Чёрного моря по данным спутниковых и контактных измерений // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Чёрного моря. Севастополь: НПЦ Экокси-Гидрофизика, 2012. С. 88–115.
- Архангельский А.Д., Баталина М.А. К познанию истории развития Чёрного моря // Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение физико-математических наук. 1929. № 8. С. 691–706.
- Бешевли Л.Е., Колягин В.А. О находке моллюска *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в северо-западной части Чёрного моря // Вестник зоологии. 1967. № 3. С. 82–84.
- Блатов А.С., Булгаков Н.П., Иванов В.А. Изменчивость гидрофизических полей Чёрного моря. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 239 с.
- Блатов А.С., Иванов В.А. Гидрология и гидродинамика шельфовой зоны Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. 242 с.
- 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.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Подзорова Д.В. Распространение полихет-вселенцев в биотопах северной части Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 15–33.
- Брайко В.Д. К биологии черноморского древоточца *Teredo navalis* L. // Труды Севастопольской биологической станции. 1958, Т. 10. С. 76–82.
- Булатов Г.А. Отношение личинок черноморского *Teredo navalis* L. к температурам воды // Доклады АН СССР. 1941. Т. 32. № 4. С. 291–292.
- Булгурков К. *Callinectes sapidus* Rathbun (Crustacea, Decapoda) в Чёрном море // Известия Научного института рыбного хозяйства и океанографии (НИРХО). Варна. 1968. Т. 9. С. 97–99.
- Бучинский П. Краткий очерк фауны лиманов Новороссийского края // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1885. Т. 10, вып. 1. С. 11–23.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. Экосистемы акваторий морских портов Черноморско-Азовского бассейна. Одесса: Астропринт, 2012. 528 с.
- Вълканов А. Бележки върху нашите бракични води // Годишник на Софийски Унив. ФМФ. 1935. Т. 32(3). С. 209–341.
- Головкина Е.М., Набоженко М.В. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (российский сектор) и заливов Таманского полуострова // Вестник южного научного центра РАН. 2012. Т. 8. № 2. С. 53–61.
- Гребельный С.Д., Ковтун О.А. Новая для фауны Чёрного моря актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Sagartiidae), способная к клональному размножению // Биология моря. 2013. Т. 39. № 1. С. 17–23.
- Гринцов В.А., Мурина В.В. Некоторые вопросы экологии полихет – обитателей искусственного рифа прибрежного района Севастополя // Экология моря. 2002. № 61. С. 45–48.
- Гришичишева Н.П., Шадрин Н.В. Гидроиды как эпибионты мидии и цистозеры // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь: Аквита, 1999. С. 229–237.
- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Драпкин Е.И. Нахождение элементов тихоокеанской фауны в Чёрном море. // Труды проблемных и тематических совещаний / Зоологический институт АН СССР. 1956. Вып. 6. С. 151–154.
- Евченко О.В., Заремба Н.Б., Ребик С.Т. О находке личинок креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) в Керченском проливе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 27–35.
- Загорский Н., Рубинштейн Д. Материалы к системе биоценозов Одесского залива // Записки императорского общества сельского хозяйства Южной России. 1916. Т. 86 (1). С. 203–241.
- Зайцев Ю.П. Это удивительное море. Одесса: Маяк, 1978. 159 с.
- Зайцев Ю.П. Морские гидробиологические исследования Национальной Академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоёмы Чёрного моря // Гидробиологический журнал. Т. 34. Вып. 6. 1998. С. 3–21.
- Зайцев Ю.П. Некоторые особенности диверситологии Понто-Азова (Обзор) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2011. Вып. 25. С. 274–285.
- Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Берлинский Н.А. и др. Базовые биологические исследования Одесского морского порта (август – декабрь 2001 года): итоговый отчет. Серия монографий Одесского демонстрационного центра программы Глобалласт. Одесса, 2004. Вып. 7. 171 с.
- Замбриборщ Ф.С., Гринбарт С.Б., Джуртубаев М.М. Сравнительные исследования донных биоценозов приустьевых и смежных с ними акваторий северо-западной части Чёрного моря // Биологическая продуктивность и пути её рационального использования. Мат-лы Всесоюзного симпозиума по изученности Чёрного и Средиземного морей, использования и охране их ресурсов (Севастополь, окт. 1973 г.). Киев: Наукова думка, 1973. Ч. 3: С. 40–46.
- Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. М.: Изд-во МГУ, 1972. 265 с.
- Зенкевич Л.А. Исторический очерк и методика биологических к биолого-статистических исследований // Материалы к изучению древоточцев в морях СССР. Труды ЦНИИ водного транспорта. 1934. Т. 87. Вып. 1. С. 3–32.

- Зернов С.А. Къ вопросу объ изученіи жизни Чёрнаго моря // Записки императорской академии наукъ. Санкт-Петербург. 1913. Т. 32, вып. 1. 299 с.
- Золотарёв П.Н., Рубинштейн И.Г., Ларченко Н.А., Повчун А.С. Состояние бентоса Каркинитского залива Чёрного моря в 80-е годы. Депон. рук. в ВИНТИ, N 5447. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 1990. 34 с.
- Золотарёв П.Н., Терентьев А.С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. 2012. Т. 52. № 2. С. 251–257
- Иванов Д.А. Вселение моллюска *Mya arenaria* L. в Керченский пролив, её распределение, численность и размерный состав // Экологические проблемы Чёрного моря. Одесса: ИНВАЦ, 2008. С. 142–147.
- Иванов Д.А. Распределение вселенца *Mya arenaria* L. в зависимости от факторов внешней среды (Керченский пролив) // Рыбное хозяйство Украины. 2010. № 1. С. 6–11.
- Иванов Д.А. Возрастная структура популяции мии (*Mya arenaria* L.) и её изменчивость в северо-западной части Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2012. Вып. 26(1). С. 407–418.
- Иванов Д.А., Белокопытов В.Н. Океанография Чёрного моря. Севастополь: МГИ НАНУ, 2011. 212 с.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современные проблемы Азово-Черноморского региона. Мат-лы III Международной конференции 10–11 ноября 2007. Керчь: ЮгНИРО, 2008. С. 45–51.
- Киселёва М.И. О нахождении полихеты *Ancistrosyllis tentaculata* Tredwell в Чёрном и Каспийском морях // Зоологический журнал. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1557–1559.
- Киселёва М.И. Зообентос: состав, размерная характеристика и вертикальное распределение // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1979. С. 208–239.
- Киселёва М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1981. 166 с.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. 409 с.
- Ковтун О.А. Новый для Чёрного моря вид актинии *Sagartia* sp. (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria, Sagartiidae) из подводных пещер Западного Крыма // Морской экологический журнал, 2008. Т. 7. № 4. С. 60.
- Ковтун О. А. Новый вселенец, актиния из сем. *Sagartiidae* (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria) в Одесском заливе (Чёрное море) // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 72.
- Ковтун О.А., Самаян Н.П., Мартынов А.В. Вселенец – актиния *Diadumene lineata* (Anthozoa: Actiniaria: Diadumenidae) в северной части Чёрного моря // Морской экологический журнал. 2012. Т. 11. № 4. С. 27–38.
- Кынева-Абаджиева В., Маринов Т. Распределение на зообентоса пясчната биоценоза пред българския черноморски бряг // Изв. на НИИ за рибно стопанство и океанограф. 1966. Т. 7. С. 69–95.
- Мавродиadi П. Черноморские циррипедии и грегарины, паразитирующие на них // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1908. Т. 32. С. 101–128.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23. № 8. С. 25–26.
- Макаров Ю.Н., Костылев Э.Ф. Моллюски в эвтрофированных районах украинского шельфа Чёрного моря (по результатам наблюдений 1997–1998 гг.). Вестник Житомирского гос. университета им. Ивана Франко. 2001. Вып. 10. С. 120–122.
- Маринов Т. Многощетинности червеи (*Polychaeta*) // Фауна на България. София: Изд-во Българ. АН, 1977. Т. 6. 258 с.
- Маринов Т.М. Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря. София: Изд-во Болгарской академии наук, 1990. 196 с.
- Маркузен И.А. Заметки о фауне Чёрнаго моря // Труды первого съезда русскихъ естествоиспытателей, происходившаго съ 28 декабря 1867 по 4 января 1868 г. Санкт-Петербург, 1867. С. 176–179.
- Марфенин Н.Н. Новый вид *Cordylophora* (Hydrozoa, Clavidae) из Чёрного моря // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1732–1734.
- Миронов С.С., Шадрин Н.В., Гринцов В.А. Новые виды моллюсков в морских и континентальных водах Крыма // Экология моря. 2002. 61. С. 43.
- Мишарев Ю.А. Опыт акклиматизации тихоокеанской креветки в Чёрном море // Рыбное хозяйство. 1962. № 8. С. 20–22.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Под редакцией В.А. Водяницкого. Киев: Наукова думка, 1968. Т. 1. 437 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Общая характеристика фауны Чёрного и Азовского морей // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Под ред. В.А. Водяницкого. 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.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
- Никитин В., Галаджиев М. Планктонные личинки тередия и их распространение в Чёрном море. // Труды ЦНИИ водного транспорта. 1934. Т. 87, вып. 1. С. 89–97.
- Орленко А.Н. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Чёрного моря // Труды ЮГНИРО. 2012. Т. 50. С. 129–133.

- Остроумов А.А. По поводу американского баянуса *Balanus burneus* в Севастопольской бухте // Вестник Естествознания. 1892
- Пузанов И.И. Медитеранизация фауны Чёрного моря и перспективы её усиления // Зоол. журнал. 1967. Т. 46, вып. 9. С. 1287–1297.
- Ревков Н.К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря. // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2011. С. 140–162.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Бондарев И.П., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов. Симферополь: Н. Орианда, 2015. С. 566–588.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Черного моря // Океанология. 2002. Т. 42. № 4. С. 561–571.
- Рогинская И.С., Гринцов В.А. Голожаберный моллюск *Doridella obscura* Verill – новый вселенец в Чёрное море // Океанология. 1990. Т. 30. С. 855–857.
- Рябчиков П.И., Николаева Г.Г. Оседание личинок сверлильщика дерева и температура воды в Геленджикской бухте Чёрного моря // Тр. ИОАН. 1963. Т. 70. С. 179–185.
- Савчук М.Я. Распространение и некоторые особенности биологии *Mya arenaria*. // Океанология. 1970. Т. 10, вып. 3. С. 521–528.
- Сальский В.А. Акклиматизация тихоокеанских травяных шримсов *Pandalus kessleri* в Хаджибейском лимане Одесской области // Акклиматизация животных в СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1963. С. 30–31.
- Симкина Р.Г. К экологии гидроидного полипа *Perigonimus megas* Kinne нового вида в фауне СССР // Труды Института океанологии. 1963. Т. 70. С. 216–224.
- Синегуб И.А. О расширении ареала голожаберного моллюска *Doridella obscura* Verril в Чёрном море // Гидробиологический журнал. 1994. Т. 30. № 3. С. 107–109.
- Синегуб И.А. Донные сообщества. 1984–2002. Глава 7. Макрозообентос. Раздел 2. // Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. Киев: Наукова думка, 2006. С. 276–285.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 178–249.
- Снигирёв С.М. Современное состояние рапаны жилковатой *Rapana thomasiana thomasiana* Crosse, 1861 в прибрежных водах острова Змеиный (СЗЧМ) // Материалы VII международной конференции. Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона. Керчь, 2012. Т. 1. С. 137–139.
- Солдатов И.Н. Влияние условий различной солёности на двустворчатого моллюска *Teredo navalis* // Труды ИОАН. 1961. Т. 49. С. 162–179.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Стадниченко С.В., Золотарёв В.Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2009. Вып. 20. С. 248–261.
- Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea Decapoda Palaemonidae) в территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 110–119.
- Троценко Б.Г., Жугайло С.С., Себах Л.К., Евченко О.В., Заремба Н.Б., Загайный Н.А. Оценка влияния изменчивости гидрологических, гидрохимических и гидробиологических параметров на биопродуктивность Керченского пролива // Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане. Труды ЮгНИРО. 2012. Т. 50. С. 86–97.
- Турпаева Е.П. К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах обрастания // Труды ИОАН. 1967. Т. 85. С. 43–47.
- Ульянин В.Н. Материалы для фауны Чёрного моря. Отчет о поездках к берегам Чёрного моря, совершенных по поручению Императорского Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии вьльтние мьсяцы 1868 и 1869 годовъ // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии при Московском университете. 1872. Т. 9. С. 5–113.
- Финогенова Н.Л. Популяционные характеристики поселений *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) Одесского региона Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2011. Вып. 25. Т. 1. С. 392–399.
- Хворов С.А., Болтачев А.Р., Решетников С.И. и др. Первая находка зелёной тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* (Penaeidae, Decapoda) в Чёрном море // Экология моря. 2006. Вып. 72. С. 65–69.
- Цветков Л., Грынчарова Т. Подводни обрастания в лимана на р. Ропотамо. 1. Условия за развитието на обрастателния биоценоз // Гидробиология (София). 1976. Т. 4. С. 3–18.
- Цветков Л.П., Маринов Т.М. Фаунистическое пополнение Чёрного моря и изменения его донных экосистем // Гидробиология (София). 1986. Т. 27. С. 3–21
- Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт

- океанологии имени П.П. Ширшова РАН, 2009. 25 с
- Чикина М.В., Колючкина Г.А., Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequivalvis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 72–77.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с.
- Шадрин Н.В. Функционирование экосистем и экономика: взаимосвязи на глобальном и локальном уровнях // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь: Акватита, 1999. С. 10–24.
- Шадрин Н.В., Миронов С.С., Голиков А.Н. Находка в Чёрном море живых особей *Neptunea arthritica* (Bernardi, 1857) (Gastropoda, Buccinidae) // Экология моря. 2002. Т. 62. С. 29.
- Шаловенков Н.Н. Тенденции вселения чужеродных видов зообентоса в Чёрное море // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 72–80.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А. и др. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Шурова Н.М. Появление в Чёрном море атлантической олигохеты *Tubificoides benedii* (Annelida, Oligochaeta) и особенности её распространения на северо-западном шельфе // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. №5. С. 453–455.
- Шурова Н.М. Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 2013. 208 с.
- Шурова Н.М., Золотарёв В.Н. Структура популяций морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сборник научных трудов. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2007. Вып. 15. С. 556–566.
- Шурова Н.М., Лосовская Г.В., Золотарёв В.Н. Зооценоз мидий как биотоп для интродуцированных видов. // Экологические проблемы Чёрного моря. Одесса: ОЦНТЕИ, 2002. С. 298–301.
- Abaza V., Voicenco L., Bologa A.S., Dumitrache C., Moldoveanu M., Sburlea A., Staicu I., Timofte F. Biodiversity structure from the Romanian marine area // Cercetari marine – Recherches marines, INCDM Constanta. 2006. Vol. 36. P. 15–29.
- Abaza V., Dumitrache C., Dumitrescu E. Structure and distribution of the main mollusks from the Romanian marine areas designated for their growth and exploitation // Recherches Marines – Cercetări Marine. 2010. Vol. 39. P. 137–152.
- Albayrak S. On the Mollusca fauna of the Black Sea near Istanbul // Zoology in the Middle East. 2003. Vol. 30. P. 69–75.
- Alexandrov B. (Ed.) Black Sea non-indigenous species. Black Sea Commission Publication, 1–40. 2017 // (<https://www.cbd.int/doc/meetings/mar/obsaws-2017-01/other/obsaws-2017-01-bsc-submission-03-en.pdf>). Проверено 25.11.2019.
- Alexandrov B., Berlinsky N. Introduced species in the Black Sea: the role of ballast water at Odessa Port, Ukraine. // NEAR Curriculum in Natural Environmental Science, Terre et Environnement. 2005. Vol. 50. P. 141–154.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Liashenko A., Son M., Tsarenko P. et al. Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine. Aquatic Invasions // The European Journal of Applied Research on Biological Invasions in Aquatic Ecosystems. 2007. Vol. 2. Is. 3. P. 215–242.
- Alexandrov B., Zaitsev Yu. Chronicle of exotic species introduction into the Black Sea. // Proceedings of the International Symposium. The Black Sea ecological problems. Odessa, Ukraine, SCSEIO. 2000. P. 14–19.
- AquaNIS – The Information system on aquatic non-indigenous and cryptogenic species // (<http://www.corpi.ku.lt/databases/index.php/aquanis/>). Проверено 25.11.2019.
- Băcescu M., Gomoiu M.T., Bodeanu N., Petran A., Muller G.I., Stanescu S. Recherches ecologiques sur les fonds sablonneux de la Mer Noire (cote roumaine) // Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa”. 1965. Vol. 5. P. 33–81.
- Băcescu M., Müller G.I., Gomoiu M.-T. Cercetari de ecologie bentala in Marea Neagra – analiz cantitativa, calitativa si comparata a faunei bentale Pontice // Ecologie marină. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania. 1971. Vol. 4. 357 p.
- Bologa A.S., Sava D. Present state and evolution trends of biodiversity in the Black Sea: decline and restoration // J. Black Sea/Mediterranean Environ. 2012. Vol. 18. P. 144–154
- Chikina M., Kucheruk N. Long-term changes in the structure of benthic communities in the northeastern part of the Black Sea. Influence of alien species. // Oceanology. 2005. Vol. 45. Is. 1. P. 176–182.
- Çinar M.E., Bilecenoglu M., Öztürk B., Katağan T. & Aysel V. Alien species on the coasts of Turkey // Mediterranean Marine Science. 2005. Vol. 6. Is. 2. P. 119–146.
- Çinar M.E., Bilecenoglu M., Öztürk B., Katağan T., Yokeş M.B., Aysel V., Dağlı E., Açık S., Özcan T. & Erdoğan H. An updated review of alien species on the coasts of Turkey // Mediterranean Marine Science. 2011. Vol. 12. Is. 2. P. 257–315.
- Dagli E., Çinar M.E. Species of the subgenus *Minuspio* (Polychaeta: Spionidae: Prionospio) from the southern coast of Turkey (Levantine Sea, eastern Mediterranean), with the description of two new species // Zootaxa. 2011. Vol. 3043. P. 35–53.
- Dumitrescu E. Nouvelle contribution à l’étude des Polychètes de la Mer Noire. Travaux du Muséum d’Histoire Naturelle, Grigore Antipa. 1962. Vol. 3. P. 61–68.
- Düzgüneş E. Ecological Characteristics of *Anadara cornea* in the Eastern Black Sea. // Medcoast 95. International Conference, October 24–27, Tarragona, Spain. 1995. Vol. 1. P. 75–85.
- Gomoiu M.-T. Problems of Ecological Reconstruction in Coastal Marine Zones at the Romanian Littoral // Ecologie și protecția ecosistemelor. Conscanfa. 1986. Vol. 5. P. 68–72.
- Gomoiu M. Impacts of naval transport development on marine ecosystems and invasive species problems //

- Journal of Environmental Protection and Ecology. 2001. Vol. 2. Is. 2. P. 475–481.
- Gomoiu M.-T. Non-indigenous species in the Romanian Black Sea littoral zone: *Mya arenaria*, *Rapana venosa* and others. // *Terre et Environnement*. 2005. Vol. 50. P. 155–176.
- Gomoiu M.-T., Alexandrov B., Shadrin N., Zaitsev Y. The Black Sea – a recipient, donor and transit area for alien species. // *Invasive Aquatic Species of Europe, Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Netherlands: Springer. 2002. P. 341–350.
- Gomoiu M.-T., Skolka M., Changements récents dans la biodiversité de la Mer Noire dus aux immigrants // *Geo-Eco-Marina*. 1996. Vol. 1. P. 49–66.
- Gomoiu M.-T., Skolka M. A new gastropod opisthobranch at the Romanian Black Sea Coast. National Institute of Marine Geology and Geo-ecology of Romania Proc. Intern. Workshop on "Fluvial-Marine Interactions" in Mafnas, Romania, Oct. 1–7, 1996 // *Geo-Eco-Marina*. 1997. Vol. 2. P. 201–204.
- Gomoiu M., Skolka M. *Invasive Species in the Black Sea*. Constanta: Ovidius University Press Publishers, 2005. 150 p.
- Grossu A.V. *Mollusca Bivalvia // Fauna României*. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, 1962. Vol. 3 (2). 426 p.
- Karhan S.Ü., Kalkan E., Yokeş M.B. First record of the Atlantic starfish, *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) from the Black Sea // *JMBA Marine Biodiversity Records*. 2008. Vol. 1 (63) // (<https://doi.org/10.1017/S175526720700663X>). Проверено 25.11.2019.
- Kocataş A. On the Occurrence of *Sirpus zariquieyi* Gordon (Decapoda Brachyura) in the Black Sea and Sea of Marmara // *Crustaceana*. 1982. Vol. 43. No. 2. P. 177–180.
- Kurt Sahin G., Çinar M.E. A check-list of polychaeta species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea // *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*. 2012. Vol. 18. Is. 1. P. 10–48.
- Kvach Y. First report of *Saduria (Mesidotea) entomon* (Linnaeus, 1758) (Isopoda: Chaetiliidae) in the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4(2). P. 393–395.
- Marinov T. Beitrag zur Kenntnis unserer Schwarzmeer Polychaeten fauna // *Proc. Mar. Biol. Station. Varna*, 1957. Vol. 19. P. 105–119.
- Martynov A.V., Korshunova T.A., Grintsov V.A. Opisthobranch mollusks of the Northern Black Sea. I. Short history of studies and the first record of a non-indigenous nudibranch species *Trinchesia perca* (Er. Marcus, 1958) (Nudibranchia: Tergipedidae) // *Ruthenica*. 2007. Vol. 17. P. 43–54.
- Meriç E., Yokeş B., Avşar N., Dinçer F. Indo-Pasifik kökenli Göçmen Foraminiferler Karadeniz'e Ulaçyorlar mı. // 45. Yil Jeoloji Sempozyumu. 2010. Bildiri Özleri Kitabı, 13–16 Ekim, Trabzon. 2010. P. 149–151.
- Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea // *International Workshop on Black Sea Benthos*. 18–23 April 2004, İstanbul, Turkey. 2004. P. 75–88.
- Micu D., Niță V. Record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 from the Black Sea // *Aquatic invasion*. 2009. Vol. 4. P. 597–604.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of the Japanese shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae) from the Black Sea // *Aquatic invasions*. 2010a. Vol. 5. Is. 2. P. 4.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // *Marine Biodiversity Records*. 2010b. Vol. 3. P. 1–6.
- Newell C.R., Hidu H. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North Atlantic) – softshell clam // *U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 1986. Vol. 82(11.53). U.S. Army Corps of Engineers. 17 p.
- Paspalev G. Hydrobiologische Untersuchungen fiber den Golf von Varna // *Arb. Biol. Meeresst. in Varna*. 1933. Vol. 2. P. 29–32.
- Pitis I., Lăcătuşu V. Pollution biologique de l'eau du port de Constanta (Mer Noire) avec *Mercierella enigmatica*. // *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* 1971. Vol. 20(3). P. 287–288.
- Raykov V.S., Lepage M., Pérez-Domínguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 91–95.
- Rullier F. Les annélides polychètes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée // *Rapports et Procès-verbaux des réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*. 1963. Vol. 17. Is. 2. P. 161–260.
- Şahin C., Düzgüneş E., Mutlu C., Aydin M., Emiral H. Determination of the Growth Parameters of the *Anadara cornea* R. 1844 Population by the Bhattacharya Method in the Eastern Black Sea // *Turkish Journal of Zoology*. 1999. Vol. 23 (1). P. 99–106.
- Sahin C., Düzgüneş E., Okumuş İ. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) in the southeastern Black Sea coast // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006. Vol. 6 (2). P. 155–163.
- Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc). // *Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2009. Vol. 8. Is. 2. P. 240–245.
- Shalovenkov N. Non-native zoobenthic species at the Crimean Black Sea Coast // *Mediterranean Marine Science*. 2017. Vol. 18. Is. 2. P. 260–270.
- Shalovenkov N. Alien species invasion: case study of the Black Sea. Chapter 31 // *In book: Coast and estuaries. The Future*. Editors E. Wolanski, J. Day, M. Elliott, R. Ramesh. Publisher: Elsevier, 2019. P. 547–568.
- Shick M., Lamb A.L. Asexual Reproduction and Genetic Population Structure in the Colonizing Sea Anemone *Haliplanella luciae* // *Biology Bulletin*. 1977. 53. P. 604–617.
- Shiganova T., Öztürk B. Trend on increasing Mediterranean species arrival into the Black Sea // *Climate forcing*

- and its impacts on the Black Sea Marine Biota. No 39 in CIESM Workshop Monographs. Monaco: CIESM, 2010. P. 75–91.
- Skolka M., Gomoiu M.-T. Invasive species in Black Sea. Ecological impact of invasive species in aquatic ecosystems. Constanta: Ovidius University Press, 2004. 180 p.
- Son M.O. Rapid expansion of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) in the Azov-Black Sea Region // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3(3). P. 335–340.
- Strasser M. *Mya arenaria* – an ancient invader of the North Sea coast // Helgoländer Meeresuntersuchungen. 1999. Vol. 52. P. 309–324.
- Surugiu V., Zamfirescu St. Quantitative Analysis of Macrozoobenthic Communities of Mangalia Bay // Studii si Cercetari Stiintifice. Seria Biologie. 2004. Vol. 9. P. 48–53.
- Surugiu V. Inventory of inshore polychaetes from the Romanian coast (Black Sea) // Mediterranean Marine Science. 2005. Vol. 6(1). P. 51–73.
- 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 // J. Marine Biol. Assoc. U. Kingd. 2017. Vol. 97(5). P. 975–984.
- Teacă A., Begun T., Gomoiu M.-T. Recent data on benthic populations from hard bottom mussel community in the Romanian Black Sea coastal zone // Geo-eco-marina. 2006. Vol. 12. P. 43–51.
- Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 30. P. 479–489.
- Todorova V., Konsulova T. Ecological state assessment of zoobenthic communities on the Northwestern Black Sea shelf – the performance of multivariate and univariate approaches // Proceedings of the 1st Biannual Scientific Conference: Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond, Biodiversity, Ecophysiology. 2008. Vol. 1. P. 726–742.
- Todorova V., Panayotova M. Alien aquatic fauna from the Bulgarian Black Sea and coastal lakes – an inventory of introductions and impacts // NEOBIOTA. From Ecology to Conservation. 4th European Conference on Biological Invasions. Vienna (Austria), 27–29 September. 2006. P. 251–252.
- Van der Gaag M., Van der Velde G., Wijnhoven S., Rajagopal S. Temperature dependent larval occurrence and spat settlement of the invasive brackish water bivalve *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae). // Journal of Sea Research. 2014. Vol. 87. P. 30–34.
- WoRMS – The World Register of Marine Species // (<http://www.marinespecies.org>.) Проверено 25.11.2019.
- Zaitsev Y.P., Öztürk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Istanbul: Published by Turkish Marine Research Foundation. 2001. 267p.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Son M.O., Gurtovaya T.Yu., Zhulidov D.A., Nalepa T.F., Santiago-Fandino V.J.R., Chuikov Yu.S. Status of the invasive brackish water bivalve *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) in the Ponto-Caspian region // BioInvasions Records. 2018. Vol. 7. No. 2. P. 111–120.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Son M.O., Morhun H., Van der Velde G., Leuven Rob S.E.W., Santiago-Fandino V.J.R., Nalepa T.F. Additional records of the bivalves *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) and *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Mytilidae) in the Ponto-Caspian region // Bioinvasions Records. 2021. Vol. 10. Is. 1. P. 119–135.
- Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species // Marine ecology. 1996. 17. P. 227–236.

DISTRIBUTION OF ALIEN ZOOBENTHIC SPECIES ON THE SHELF OF THE BLACK SEA

© 2021 Shalovenkov N.N.

The Centre for Ecological Studies, Sevastopol 299001; Russia;
e-mail: shaloven@rambler.ru

The number of alien species in the zoobenthos of the Black Sea increased up to 65 species. Depending on the scale of their distribution in the Black Sea, non-native zoobenthos species are combined into three groups: 1) 5 species have spread in the entire sea, 2) 35 species were found in several areas, and 3) 25 species were found only in one of the areas of the sea. Six areas of the Black Sea shelf have been identified (Varna – Burgas, Danube, Northwestern, Crimean, Caucasian and Anatolian) in accordance with the seasonal and annual values of the thermohaline characteristics.

The zoobenthos differed not only in quantity, but also in the composition of non-native species between the six areas of the shelf. The results of multivariate statistical analysis revealed a low level of similarity between these areas of the Black Sea shelf. The greatest similarity in the composition of alien species of zoobenthos was observed for the Danube region with the Varna and Burgas bays, which border each other. The species composition of the alien species of the Caucasian shelf was more similar to the Varna – Burgas and Danube areas than to the neighboring Crimean and Anatolian areas. Spatial gradients of temperature and salinity form hydrological fronts of water masses, which are a kind of ecological barriers and can limit the natural exchange of alien species between shelf areas.

Key words: zoobenthos, alien species, thermohaline characteristics, ecological barriers, frontal zones, Black Sea.

PRELIMINARY ESTIMATION OF THE INFLUENCE OF *CYDALIMA PERSPECTALIS* INVASION ON THE SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF EARTHWORM POPULATION (OLIGOCHAETA: LUMBRICIDAE, ACANTHODRILIDAE) IN THE RANGE OF *BUXUS SEMPERVIRENS* (WESTERN CAUCASUS)

© 2021 Irina B. Rapoport¹, Andrey Y. Puzachenko^{1,2}, Csaba Csuzdi³, Nelli L. Tsepkova¹

¹Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences;

²Institute of Geography, Russian Academy of Sciences,

³Department of Zoology, Eszterházy Károly University, Eszterházy tér 1, 3300, Eger, Hungary
e-mail: rap-ira777@rambler.ru

Received October 23, 2020; revised October 26, 2021; accepted November 24, 2021

The earthworm fauna and population structure in Colchic ecosystems of the southern slope in the Western Caucasus were studied. First, in May 2013 we have sampled earthworms of the forest communities. This research was repeated in 2018 after *Buxus sempervirens* L. destruction by *Cydalima perspectalis* Walker (Lepidoptera, Crambidae). Altogether 13 earthworm species were registered in the soils of original *B. sempervirens* phytocenose and derived phytocenoses of the Western Caucasus. Endemicity of earthworms in the study area was higher than in most regions of Russia. The earthworm samples in 2013 and 2018 were similar in species composition, but differed in terms of dominant species. The structure of the earthworm population in the soils of the secondary phytocenoses has become closer to the earthworm communities of the other forests in the Western Caucasus. Analysis of the relative position of taxocenes in 2013 and 2018 space NMDS model, allows to put forward a hypothesis about the reduction of their total “ecological niche” after the disappearance of *B. sempervirens*. We believe that a broader “ecological niche” in 2013 is associated with a greater mosaicism (diversity) of the worm habitat formed by boxwood communities.

Keywords: *Buxus sempervirens*, invasion, successions, earthworms, taxocene, vegetation, Western Caucasus.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-178-182

Introduction

Earthworms are saprophages and less mobile animals prevailing in abundance and biomass in most terrestrial ecosystems [Markert, Breure, Zechmeister, 2003; Karlen et al., 2008; Blouina et al., 2013]. The composition and abundance of the earthworms are often used for habitat characteristics [Gilyarov, 1965; Pfiffner, Mader, 1997; Paoletti, 1999; Kingston, 2001; Blakemore, Paoletti, 2006; Paoletti et al., 2007; Lavelle et al., 2007, 2016; Peigné et al., 2009; Paoletti et al., 2013; Falco et al., 2014; Le Bayon, Bullinger-Weber, Schomburg, 2017]. Earthworms can be considered as bioindicators, since they are most studied as compared to other invertebrates. However, some aspects, such as the effect of changing the edifier of the phytocenosis on the composition and structure of the earthworm population, have been less stud-

ied, as they require a long period of time and well-executed geobotanical descriptions of plant communities [Scheffer, Achterberg, Beltman, 1984; Vsevolodova-Perel, Sizemskaya, 2007; Morrison, Bohlen, 2010; Vsevolodova-Perel, Sizemskaya, Kolesnikov, 2011; Hlava, Kopecký, 2013; Geraskina, 2016; Sizemskaya, Vsevolodova-Perel, 2017].

The recent environmental catastrophe is the loss of natural populations of the species from the *Buxus* genus in Europe and the Asian part of the Caucasus due to the invasion of the box tree moth, *Cydalima perspectalis* Walker (Lepidoptera, Crambidae) [Leuthardt, Glauser, Baur, 2013; Nacambo, Leuthardt, Wan et al., 2014; Colchis boxwood..., 2016]. The blight was first registered in Western Europe in the late 1990s, in Turkey and Georgia in 2010, in Russia (Krasnodar region, Adygea) and Abkhazia in 2012-2015

when it started to destroy native *Buxus* stands [Gorgiladze et al., 2011; Leuthardt, Glauser & Baur, 2013; Mitchell, Chitanava, Dbar et al., 2018]. The invasion of *C. perspectalis* into the territory of Russia, Abkhazia, Georgia and Turkey caused the extinction of all natural populations of *Colchis* boxwood (*Buxus sempervirens* L. (= *Buxus colchica* Pojark).

B. sempervirens is a relict protected species, an edificator and subedificator of phytocenoses within the unique Colchic ecosystem, which is over 15 million years old [Kolakovskiy, 1961; Mitchell et al., 2018]. There is a unique microclimate of higher humidity and low-level illumination in the forests with *B. sempervirens*; and the vegetation cover is characterized by simplified structure of the grass layer up to its total reduction [Grossheim, 1936]. We suggest that the disappearance of *B. sempervirens* in the existing ancient ecosystem will result in a number of changes in its composition, structure and functioning. The increase of insolation of the soil cover and changes in the hydrological regime of the biogeocenoses can be registered.

Earthworms are key species, or ecosystem engineers [Jones et al., 1994; Lavelle et al., 1997; Tiunov et al., 2006; Holdsworth et al., 2007], and they are important components of the soil systems. Therefore, it is necessary to reveal how the plant succession will affect the population of earthworms, as this will lead to a change in the soil population as a whole.

In this study, we compare of earthworm taxocenoses in the soils with *B. sempervirens* covers and after disappearance of *B. sempervirens* from the woody-shrub layer of Colchic ecosystems in the southern slope of the Western Caucasus.

This is an excerpt of the article “Preliminary estimation of the influence of *Cydalima perspectalis* invasion on the species composition and structure of earthworm population (Oligochaeta: Lumbricidae, Acanthodrilidae) in the range of *Buxus sempervirens* (western Caucasus)”. Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY.

References

- Abramov A.V., Puzachenko A.Y. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae) // Zool. Anz. 2005. V. 244. P. 11–29. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2004.12.002>.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y., Wiig Ø. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia // Zool. J. Linn. Soc. 2009. V. 157. P. 433–450. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00507.x>.
- Blakemore R.J., Paoletti M.G. Australian Earthworms as a natural agroecological resource // Annals of Arid Zone. 2006. V. 45. P. 309–330. Available: <http://www.bio.unipd.it/agroecology/download/pdf/papers/2006/Bioindicators-Blkemore-Paoletti-Australian-Earthworms>.
- Blouina M., Hodson M., Delgado E.A., Baker G., Brussaerde L., Buttf K.R., Daig J., Dendoovenh L., Peresi G., Tondohj J.E., Cluzeauk D., Brunl J.-J. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services // European Journal of Soil Science. 2013. V. 64. P. 161–182.
- Bouché M.B. Stratégies lombriciennes // Soil Organisms as Components of Ecosystems / Eds. Lohm, U. and T. Persson // Ecological Bulletin. 1977. V. 25. P. 122–132.
- Bouché M.B., Lombriciens de France, Ecologie et Systématique. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique, 1972. P. 1–671.
- Carscadden K.A., Emery N.C., Arnillas C.A., Cadotte M.W. Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation // The quarterly review of Biology. 2020. V. 95. No. 3. P. 180–2014.
- Cattell R.B. The scree test for the number of factors // Multivariate Behav. Res. 1966. № 1. P. 245–276, https://doi.org/10.1207/s15327906mbr0102_10.
- Chase J.M., Leibold M.A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. Chicago (Illinois): University of Chicago Press. 2003. 221 p.
- Chernov Y.I. Main synecological characteristics of soil invertebrates and methods of analysis. Methods of soil zoological research. Moscow: Nauka, 1975. P. 160–216. (in Russian).
- Clements F.E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology. 1936. V. 24. P. 254–282.
- Colchis boxwood – *Buxus colchica*: retrospective and current status of populations (monograph) / Ed. B.S. Tuniyev. Proceeding of the Sochi National Park, Moscow: Buki Vedi, 2016. 205 pp. (in Russian).
- Csuzdi Cs., Zicsi A., Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae), // Hungarian Natural History Museum, Budapest, 2003. 271 p.
- Csuzdi Cs., Zicsi A., Misirlioglu M. An annotated checklist of the earthworm fauna of Turkey (Oligochaeta: Lumbricidae) // Zootaxa. 2006. V. 1175. P. 1–29.
- Davison M.L. Introduction to Multidimensional Scaling and Its Applications // Appl. Psychol. Meas. 1983. V. 7. P. 373–379. <https://doi.org/10.1177/014662168300700401>.
- Edwards C.A., Bohlen P.J. Biology of Earthworms. London: Chapman & Hall, 1996. 426 p.
- Efremov A.N., Golovanova E.V., Sviridenko B.F., Litau V.V., Liflansky A.E., Soloviev N.N. Integrated ecological estimation of the state of the Imereti Lowland biogeocenoses (by the example, engineering infrastructure objects // Engineering Surveys. 2011. № 1. P. 44–51. (in Russian).

- Falco L.B., Sandler R.V., Momo F.R., Di Ciocco C.A., Saravia L.A., Coviella C.E., Earthworm assemblages in different intensity of agricultural uses and their relation to edaphic variables // Peer J. PrePrints, 2014, <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.722v1>.
- Forkman F.J. Coefficients of Variation – an Approximate F-Test // Licentiate thesis. 2005, 63 pp. ISSN 1652-3261. ISBN 91-576-6886-8.
- Gavinelli F., Barcaro T., Csuzdi C., Blakemore R.J., Fernandez Marchan D., De Sosa I., Dorigo L., Lazzarini F., Nicolussi G., Dreon A.L., Toniello V., Pamio A., Squartini A., Concheri G., Moretto E., Paoletti M.G. Importance of large, deep-burrowing and anecic earthworms in forested and cultivated areas (vineyards) of northeastern Italy // Appl. Soil Ecol. 2017. V. 123 P. 751-774. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.012>.
- Geraskina A.P. Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the vicinity of the village Dombay of the Teberda Reserve (North-West Caucasus, Karachay-Cherkessia) // Trudy zoologicheskogo instituta RAN. 2016. № 4. P. 450–466. (in Russian).
- Geraskina A.P., Shevchenko N.E. Biotopic confinement of earthworms in intact forests of the Teberda Biosphere Reserve // Lesovedeniye. 2018. № 6. P. 464-478. (in Russian).
- Gilyarov M.S. Methods of soil zoological researches. Moscow: Nauka, 1975. 280 p. (in Russian).
- Gilyarov M.S. Zoological method for soil diagnostics. Moscow: Science, 1965. 280 p. (in Russian).
- Gorgiladze L., Meparishvili G., Sikharulidze Z., Natsarishvili K., Davitadze R. First report of box blight caused by *Cylindrocladium buxicola* in Georgia // New Dis. Rep. 2011. V. 23. P. 24.
- Gorodkov K.B. Types of insect ranges in tundra and forest zones of the European part of the USSR, in Ranges of Insects of the European Part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1984. P. 3–20. (in Russian).
- Grossheim A.A. Analysis of the flora of the Caucasus. Baku, 1936. 269 p. (in Russian).
- Gulisashvili V.Z., Makhatadze L.B., Prilipko L.I. Vegetation of the Caucasus. Moscow: Nauka, 1975. 233 pp. (in Russian).
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. № 4. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hlava J., Kopecký O. Earthworm population responses to deciduous forest soil acidity and vegetation cover // Scientia agriculturae bohemica. 2013. V. 44. P. 133-137.
- Holdsworth A.R., Frelich L.E., Reich P.B. Regional extent of an ecosystem engineer: earthworm invasion in Northern hardwood forests // Ecological Applications. 2007. V. 17. P. 1666–1677.
- Ivantsiv V.V., Production of egg cocoons by lumbricides and enchytrids (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) in the western regions of Ukraine // Vis. Lviv. un-tu. Avg. Biological. 2003. V. 34. P. 165–172. (in Ukrainian).
- Jeschke J., Aparicio L.G., Haider S., Heger T., Lortie C., Pyšek P., Strayer D. 2012. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining // Neo Biota. V. 14. P. 1–20.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as Ecosystem Engineers // Oikos. 1994. V. 69. P. 373-386.
- Karlen D.L., Andrews S.S., Wienhold B.J., Zobeck T.M. Soil quality assessment: past, present and future // J. Integr. Biosci. 2008. № 6. P. 3–14.
- Khalafyan A.A. Statistica 6, Statistical data analysis. Moscow: Binom-Press, 2007. 512 pp.
- Kingston T. Soil fauna and the sustainability of arable soils: the earthworm viewpoint // Soil Health: The Foundation of Sustainable Agriculture. Proceedings of a Workshop on the Importance of Soil Health in Agriculture, 2001.
- Kolakovskiy A.A. The flora of Colchi. Moscow: Izd-vo Moskovskogo un-ta, 1961. 460 pp. (in Russian).
- Kooch Y., Hosseini S.M., Mohammadi J., Hojjati S.M. The effects of gap disturbance on soil chemical and biochemical properties in a mixed beech-hornbeam forest of Iran // Ecologia Balkanic. 2010. № 2. P. 39-56.
- Купах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Е. Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae): навч.-метод. посіб. Дніпропетровськ: ФОП Дрига Т. В., 2010. 52 с. (in Ukrainian).
- Kvavadze E.Sh. Earthworms (Lumbricidae) of the Caucasus. Tbilisi: Metsniyereba, 1985. 283 pp. (in Russian).
- Lakin G.F. Biometrics. Moscow: Higher school, 1990. 352 pp. (in Russian).
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers // European Journal of Soil Biology. 1997. V. 33.. P. 159–193.
- Lavelle P., Caro G., Hartmann C., Decaëns T., Barot S., Mora P., Mathieu J. Earthworms as key actors in self-organized soil systems // Ecosystem Engineers / Ed. K. Cuddington. Academic Press, 2007. P. 77–107.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns Th., Grimaldi M., Jiménez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions // Soil Science. 2016. V. 181. P. 101–109.
- Lazuk P.D., Forest types of the Khosta Reserved Forest, Trudy Kavkazskogo, Gos. Zap. 1960. V. 6. P. 57-86. (in Russian).
- Le Bayon R.-C., Bullinger-Weber G., Schomburg A., Turberg P., Schlaepfer R., Guenat C. Earthworms as ecosystem engineers: a review // Earthworms- Types, Roles and Research. / Ed. C.C. Horton. New York: Nova Science Publishers Inc., 2017. P. P 129–77.
- Leuthardt F.L.G., Glauser G., Baur B. Composition of alkaloids in different box-tree varieties and their uptake by the box-tree moth *Cydalima perspectalis* // Chemoecology. 2013. V. 23. P. 203–212. DOI: 10.1007/s00049-013-0134-1.
- Markert B.A., Breure A.M., Zechmeister H.G. Definition, strategies and principles for bioindication/biomonitoring of the environment // Bioindicators & biomonitoring / Eds B.A. Markert A.M. Breure H.G. Zechmeister. Oxford: Elsevier science Ltd, 2003. № 6. P. 3–40.

- Meshcheryakova E.N., Berman D.I. Cold hardiness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // *Entomological Review*. 2014. V. 94. P. 486–497.
- Mirkin B.M. Theoretical foundations of modern phytocenology. Moscow: Nauka, 1985. 137 pp. (in Russian)
- 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. V. 20. P. 3605–3620.
- Morrison W.R., Bohlen P.J. Influence of Vegetation on Invertebrate Communities in Grazed Freshwater Wetlands in South-Central Florida // *Southeastern Naturalist*. 2010. № 9. P. 453–464.
- 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 // *J. Appl. Entomol.* 2014. V. 138. P. 14–26.
- NCSS 12 Statistical Software, NCSS, LLC, 2018, Kaysville, Utah, ncss.com/software/ncss.
- Odum E.P. Fundamentals of ecology. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1953. 383 pp.
- Omodeo P., Rota E. Earthworms of Turkey II // *Bolletino di zoologia*. 2005. V. 58. P. 171–181.
- Paoletti M.G. Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes, Practical use of invertebrates to assess sustainable land use // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 1999. V. 74. P. 1–446.
- Paoletti M.G., Favretto M.R., Stinner B.R., Purrington F.F., Bater J.E. Invertebrates as bioindicators of soil use // *Agric. Ecosyst. Environ.* 1991. V. 34. P. 341–362.
- Paoletti M.G., Sommaggio D., Fusaro S. Proposta di indice di qualità biologica del suolo (QBS-e) basato sui lombrichi e applicato agli agroecosistemi // *Biologia Ambientale*. 2013. V. 27. P. 25–43.
- Paoletti M.G., Thomson L.J., Hoffmann A.A. Using invertebrate bioindicators to assess agricultural sustainability in Australia: proposals and current practices // *Aust. J. Exp. Agric.* 2007. V. 47. № 4. P. 379–383.
- Peigné J., Cannavaciolo M., Gautronneau Y., Aveline A., Giteau J., Cluzeau D. Earthworm populations under different tillage systems in organic farming // *Soil Tillage Res.* 2009. V. 104. P. 104–214.
- Perel T.S. Die Regenwürmer der Reliktwälder des westlichen Transkaukasien und des Talysch-Gebietes (Earthworms of the relict forests of Western Transcaucasia and the Talysh region) // *Pedobiologia*. 1967. № 7. P. 93–120.
- Perel T.S. Life forms of earthworms (Lumbricidae) // *Zhurnal Obshchey Biologii*. 1975. V. 36. P. 189–202. (in Russian).
- Perel T.S. Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna (with keys to Lumbricidae and other Megadrili). Moscow: Nauka, 1979. 272 pp. (in Russian).
- Perevozov A.G., Trepets S.A. Yew-boxwood grove. Adler, 2012. 63 pp. (in Russian)
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton (New Jersey): Princeton University Press. 2011. 328 p.
- Pfiffner L., Mader P. Effects of Biodynamic, Organic and Conventional Production Systems on Earthworm Populations, *Biological Agriculture and Horticulture*. 1997. V. 15. P. 2–10.
- Polechová, J., Storch, D. Ecological Niche. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences // *Encyclopedia of Ecology* 2008. P. 1088–1097.
- Prokonova T.V. Mechanisms of adaptation of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to a decrease in soil moisture in the forest-steppe landscapes of the Central Ciscaucasia // *Ecological problems of mountain areas*. Moscow: KMK, 2006. P. 63–66. (in Russian).
- Qiao H., Escobar L.E., Peterson A.T. Accessible areas in ecological niche comparisons of invasive species: Recognized but still overlooked // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. 1213 p. DOI:10.1038/s41598-017-01313-2
- Rapoport I.B. Fauna, structure of communities and vertical and zonal distribution of the earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the central part of the Kuban variant of vertical zonation (North-Western Caucasus, Republic of Adyghea) // *Vestnik Adygeyskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2014. V. 147. P. 77–84. (in Russian).
- Rapoport I.B., Tsepkova N.L. Earthworm Populations (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Basin of the Middle Reaches of the Bol'shaya Laba River (Northwestern Caucasus, Buffer Zone of Caucasian Nature Reserve) // *Biology Bulletin*. 2019. V. 46. P. 12–29.
- Rapoport I.B., Vertical distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the central part of the North Caucasus // *Zoologicheskii Zhurnal*. 2013. № 1. P. 3–10. (in Russian).
- Rapoport I.B., Zenkova I.V., Tsepkova N.L. Earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) Populations of the Karasu River Basin (Central Caucasus) // *Biology Bulletin*. 2017. V. 44. P. 941–951.
- Raw F. Earthworm population studies: a comparison of sampling methods // *Nature*. 1960. V. 187. P. 257.
- Sariyildiz T., Küçük M. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics // *Turkish journal of Agriculture and Forestry*. 2008. V. 32. P. 547–559.
- Sariyildiz T., Tüfekçioğlu A., Küçük M. Effect of aspect and slope position on decomposition of *Picea orientalis* needle litter grown in Artvin Region // *International Soil Congress (ISC) on Natural Resource Management for Sustainable Developments, proceedings, Erzurum, Turkey*. 2004. P.45–53.
- Sattler T., Bontadina F., Hirzel A.H., Arlettaz R. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status // *Journal of Applied Ecology*. 2007. V. 44. P.1188–1199.
- Scheffer M., Achterberg A.A., Beltman B. Distribution of macroinvertebrates in a ditch in relation to the vegetation // *Freshwat. Biol.* 1984. V. 14. P. 367–370.

- Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A. Tree species identity shapes earthworm communities // *Forests*. 2017. № 8. P. 85-105.
- Sizemskaya M.L., Vsevolodova-Perel T.S. Earthworms (Lumbricidae, Annelida) as a Component of Artificial Forest Ecosystems in the Northern Caspian Semidesert // *Biology Bulletin*. 2017. V. 44. P. 54–59.
- Smirnova O.V., Toropova N.A. Methodological approaches and methods for assessing the climax and succession state of forest ecosystems (on the example of East European forests) // *Lesovedenie*. 2004. № 3. P. 15–27. (in Russian).
- Smirnova O.V., Toropova N.A. Potential Vegetation and Potential Ecosystem Cover // *Biology bulletin reviews*. 2017. V. 7. № 2. P. 139–149. (in Russian).
- Stigall A.L. The Invasion Hierarchy: Ecological and Evolutionary Consequences of Invasions in the Fossil Record // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2019. V. 50. № 1. P. 355-380.
- Stojanović M., Karaman S., Further contribution to knowledge of the earthworm of Šumadija (Serbia) // *Archives of Biological Sciences*. 2005. V. 57. P. 127–132.
- Sukachev V.N. Biogeocenosis as an expression of the interaction of animate and inanimate nature on the Earth's surface: the relationship between the concepts of "biogeocenosis", "ecosystem", "geographical landscape" and "facies" // *Foundations of forest biogeocenology*. Moscow: Science, 1964. P. 5-49. (in Russian)
- Szederjesi T. The first combined checklist of earthworms of the Northeastern Mediterranean region (Clitellata: Megadrili) // *Opuscula Zoologica*. 2017. V. 48. P. 77–116.
- The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/>.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth H.M., 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 Belowground: Earthworms as Invasive Species* / Ed. P.F. Hendrix. Dordrecht: Springer, 2006. P. 23–34.
- Tokin B.P. Healing plant poisons. The story of volatile. 3-nd edition. Leningrad: Publishing House of Leningrad University, 1980. 280 pp. (in Russian).
- Vsevolodova-Perel T.S. The earthworms of the fauna of Russia: cadaster and key. Moscow, 1997. 102 pp. (in Russian).
- Vsevolodova-Perel T.S., Sizemskaya M.L. Spatial structure of soil macrofauna in the Northern Caspian clay semidesert // *Biology Bulletin*. 2007. V. 34. P. 629-634.
- Vsevolodova-Perel T.S., Sizemskaya M.L., Kolesnikov A.V. Changes in the Species Composition and Trophic Structure of Soil Macrofauna upon Establishment of Forest Plantation in the Caspian Semidesert // *Biology Bulletin*. 2011. V. 10. P. 1050–1055.
- Westhoff, V. and van der Maarel, E. The Braun-Blanquet Approach. // *Ordination and Classification of Communities* / Eds. R.H., Whittaker, Dr. W. Junk. Dordrecht, 1973. P. 617–626.
- Zernov A.S. Flora of the Northwest Caucasus. Moscow: KMK Publishing House, 2007. 664 p. (in Russian).
- Zicsi A., Michalis K. Übersicht der Regenwurm-Fauna Griechenlands (Oligochaeta: Lumbricidae) // *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae*. 1981. V. 27. V. 239–264.