

ISSN 1996–1499

2022 №1



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

Редакционная коллегия

к.б.н., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С., д.б.н., 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>Афонин А.Н., Баранова О.Г., Фёдорова Ю.А., Абрамова Л.М., Бочко Т.Ф., Коцарева Н.В., Ли Ю.С., Милютин Е.А., Пикалова Н.А., Прохоров В.Е., Сенатор С.А.</i> ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРОДВИЖЕНИЯ <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L. НА СЕВЕР ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ НА ОСНОВЕ СРАВНЕНИЯ СЕВЕРНЫХ ГРАНИЦ ПЕРВИЧНОГО И ВТОРИЧНОГО АРЕАЛОВ	2
<i>Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Герасимова А.А., Иванов С.Н., Шаранова Т.А.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) (MOLLUSCA, BIVALVIA) В СИБИРИ	13
<i>Баринев С.Н.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В СОСТАВЕ ИХТИОФАУНЫ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	22
<i>Богачёв И.Г., Творогов С.П., Каменева Л.А.</i> КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ К НАТУРАЛИЗАЦИИ <i>MAGNOLIA SIEBOLDII</i> S.L. В РОССИИ	31
<i>Гринцов В.А., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А.</i> НОВЫЙ ВИД АМФИПОДЫ <i>MELITA</i> LEACH, 1814 (CRUSTACEA: AMPHIPODA: MELITIDAE) ДЛЯ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА	41
<i>Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А.</i> ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ <i>HERACLEUM PERSICUM</i> , <i>H. MANTEGAZZIANUM</i> И <i>H. SOSNOWSKYI</i> НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА ВИДОВ В ЕВРОПЕ	55
<i>Коляда Н.А., Чилахсаева Е., Гниненко Ю.И., Коляда А.С.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА <i>NEMATUS TIBIALIS</i> NEWMAN, 1873 (НУМЕНОРТЕРА: TENTHREDINIDAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	71
<i>Копий В.Г., Зайцева О.В., Петров С.А.</i> ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ПОЛИХЕТЫ <i>FICOROMATUS ENIGMATICUS</i> (FAUVEL, 1923) ИЗ МАССОВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ В ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ КЕРЧЕНСКОГО ПРОЛИВА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)	76
<i>Логонова О.А., Белова Л.М., Спиридонов С.Э.</i> ПЕРВОЕ СООБЩЕНИЕ ОБ <i>ELAPHOSTRONGYLUS RANGIFERI</i> (ИНВАЗИВНОМ ВИДЕ ПАРАЗИТОВ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ	91
<i>Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А.</i> МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ВИДОВ РОДА <i>GALINSOGA</i> RUIZ ET PAV. В ГРАНИЦАХ НАТИВНОГО И КАВКАЗСКОЙ ЧАСТИ ИНВАЗИОННОГО АРЕАЛОВ	107
<i>Статкевич С.В.</i> КРЕВЕТКА <i>PALAEEMON MACRODACTYLUS</i> (DECAPODA, PALAEMONIDAE) В ДЕЛЬТЕ РЕКИ ДОН	123
<i>Цанко Н.В.</i> ПЕРЕНОС МИГРИРУЮЩИМИ ПТИЦАМИ НА ЮГ РОССИИ КЛЕЩЕЙ <i>HYALOMMA RUFIPES</i> KOSCH, 1844 – ПЕРЕНОСЧИКОВ ВИРУСА КОНГО-КРЫМСКОЙ ГЕМОРРАГИЧЕСКОЙ ЛИХОРАДКИ: ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ	129

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРОДВИЖЕНИЯ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. НА СЕВЕР ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ НА ОСНОВЕ СРАВНЕНИЯ СЕВЕРНЫХ ГРАНИЦ ПЕРВИЧНОГО И ВТОРИЧНОГО АРЕАЛОВ

© 2022 Афонин А.Н.^{a, *}, Баранова О.Г.^{b, **}, Фёдорова Ю.А.^{c, ***}, Абрамова Л.М.^d, Бочко Т.Ф.^e, Коцарева Н.В.^f, Ли Ю.С., Милютин Е.А.^g, Пикалова Н.А.^e, Прохоров В.Е.^g, Сенатор С.А.^h

^a Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург 199034, Россия;

^b Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург 197376, Россия;

^c Уфимский Институт Биологии УФИЦ РАН, Уфа 450054, Россия;

^d Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН, Уфа 450080, Россия;

^e Кубанский государственный университет, Краснодар 350040, Россия;

^f Белгородский ГАУ им. В.Я. Горина, Белгород 308503, Россия;

^g Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань 420008, Россия;

^h Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва 127276, Россия;

*afonin-biogis@yandex.ru (corresponding author); **OBaranova@binran.ru; ***y.fedorova383@gmail.com

Поступила в редакцию 25.11.2020. После доработки 23.11.2021. Принята к публикации 24.01.2022

В ходе экспедиционных исследований уточнена современная фактическая граница натурализации *Ambrosia artemisiifolia* на Европейской территории России. Эта граница проходит по югу Брянской, Курской и Саратовской, северу Воронежской областей. Общая протяжённость экспедиционных маршрутов составила около 8900 км, количество обследованных точек – 777. В целях выявления потенциала дальнейшего продвижения вида на север проведён сравнительный эколого-географический анализ и моделирование распространения амброзии на севере её вторичного ареала на Европейской территории России и первичного – в Канаде. Выявлено, что основным фактором, лимитирующим продвижение вида на север, служит недостаточная теплообеспеченность периода созревания семян. Для определения эколого-географической ниши амброзии была составлена глобальная карта распределения сумм активных температур с порогом выше 10 °С за период от даты перехода длины дня через 14 часов после летнего солнцестояния до устойчивого перехода осенних температур через 0 °С (САТфп). Было определено значение САТфп на самых северных точках натурализации *Ambrosia artemisiifolia* на Европейской территории России и в Канаде. Сравнение эколого-географических границ по фактору теплообеспеченности на Европейской территории России и в Канаде показало, что реализованная видом эколого-географическая ниша на Североамериканском континенте в настоящее время в целом шире, чем на Европейской территории России. Рассмотрены возможные причины, по которым амброзия не освоила всю потенциальную экологическую нишу на Европейской территории России, сделаны предположения о возможности дальнейшего продвижения вида на север. Амброзия по фактору теплообеспеченности на Европейской территории России может продвигаться дальше на север – в Брянскую, Орловскую, Липецкую, Тамбовскую, Саратовскую, Оренбургскую, южную половину Пензенской, юг Ульяновской, Самарской областей и Башкортостана. Дополнительные проблемы с продвижением вида в северо-восточном направлении на Европейской территории России могут быть обусловлены сопряжённым неблагоприятным воздействием дополнительного фактора – недостаточной влагообеспеченности, поскольку от Саратовской области и восточнее амброзия на северном пределе распространения находится в зоне экологического пессимума одновременно по показателям тепло- и влагообеспеченности.

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia*, эколого-географическая ниша, анализ и моделирование ниш, первичный и вторичный ареалы, экологический потенциал распространения.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-2-12

Введение

Потенциал распространения инвазивных растений определяется экологическими условиями территории вселения и генотипом тех особей вида, которые внедряются на новую территорию. Границы вторичного ареала не всегда отражают экологический потенциал распространения инвазивного вида по ряду причин. Причиной может быть недостаточно продолжительная история вселения, а также то, что особи, проникшие на новую территорию, не полностью представляют экологический потенциал вида в генотипическом отношении: состав его экотипов и, соответственно, пределы экологических амплитуд вида. В связи с этим для составления уточнённого прогноза распространения инвазивного вида интерес представляет изучение пределов толерантности вида на его родине и определение его потенциальной эколого-географической ниши с учётом выявленных при этом экологических амплитуд. Сравнение границ эколого-географической ниши, выявленной при изучении первичного ареала с фактическим распространением вида на территории вселения, позволяет точнее определить степень охвата потенциальной ниши инвазивным видом на территории вселения и дать более точный прогноз дальнейшей динамики вторичного ареала.

Говоря об экологическом потенциале распространения инвазивного вида, мы имеем в виду наличие на рассматриваемой территории местообитаний, совокупность экологических условий которых позволяет виду натурализоваться, то есть сформировать устойчивые самоподдерживающиеся популяции [Richardson et al., 2000].

Цель нашего исследования: определение экологического потенциала распространения и возможности натурализации *Ambrosia artemisiifolia*, оценка перспектив дальнейшего расширения ареала этого вида на север Европейской территории России (ЕТР).

Материалы и методы

Объект исследования

Ambrosia artemisiifolia L. (далее амброзия) – однолетний, короткодневный, ветро-

опыляемый вид североамериканского происхождения. Пыление дружное. Сигналом к пылению является сокращение длины дня примерно до 14 ч [Deen et al., 1998]. Для северных популяций сигнальная длина дня может быть длиннее. За счёт ориентации пыления на более длинный день, у северных экотипов происходит более раннее по срокам завязывание семян, и растения получают дополнительные дни и суммы температур, необходимые для вызревания семян в условиях низкой теплообеспеченности на севере. В настоящее время северная граница вторичного ареала и натурализации амброзии на ЕТР проходит по южной части Брянской, Курской и Саратовской, северу Воронежской областей.

Методика экспедиционных обследований

Современная граница натурализации амброзии на ЕТР была уточнена в ходе специальных экспедиционных обследований, проведённых нами в августе – сентябре 2017, 2019 и 2020 гг. Через каждые 10–20 км проводилась оценка обилия и встречаемости амброзии на 200-метровых трансектах, проложенных по двум сторонам вдоль обочин дорог. Обилие оценивали по шкале Друде, где 0 – отсутствие, 1 – sol (единично), 2 – sp (рассеяно), 3 – cop1 (довольно обильно), 4 – cop2 (обильно), 5 – cop3 (очень обильно) [Drude, 1890]. Вывод о натурализации делался, исходя из показателя обилия растений *Ambrosia artemisiifolia*, фазы развития растений в популяции, и встречаемости вида в ближайших точках. Методика экспедиционных обследований подробно описана в статье [Афонин и др., 2019б]. Общая протяжённость маршрутов составила около 8900 км, количество обследованных точек – 777. В ходе проведённых полевых наблюдений были выявлены самые северные точки распространения и натурализации вида на ЕТР.

Используя комплекс собранных нами ранее данных, мы также выявили самые северные точки натурализации амброзии на её родине в Северной Америке [Афонин и др., 2020].

*Методика составления карты сумм
активных температур с учётом
фотопериодического и температурного
порогов*

Для проведения эколого-географического анализа и моделирования распространения амброзии помимо доказанных точек натурализации использовались специальные экологические карты.

Основным лимитирующим фактором при продвижении *Ambrosia artemisiifolia* на север является недостаточная теплообеспеченность периода созревания семян. Исследуемый вид – короткодневный, зацветающий при сокращении дня до определённого фотопериодического порога во второй половине лета. Популяции данного вида разного происхождения могут различаться по фотопериодической чувствительности [Dickerson, Sweet, 1971], тем не менее при моделировании фаз развития сигналом перехода к пылению обычно принято считать длину дня 14 ч [Deen et al., 1998]. Нами составлена глобальная карта распределения сумм активных температур с порогом выше 10 °С за период от даты перехода длины дня через 14 ч после летнего солнцестояния до устойчивого перехода осенних температур через 0 °С (далее – САТфп). Для составления карты сумм температур были использованы данные температурного зондирования, полученные с сенсоров аппарата Modis, а именно глобальные среднемесячные температурные растры MOD11C3 [Wan et al., 2015] за период с 2000 по 2018 г. Растры среднемесячных температур за отдельные годы были пересчитаны в усреднённые среднемесячные температурные слои за 19-летний период, и на их основе по модифицированной нами методике Л.С. Кельчевской [1971] составлена растровая карта САТфп [Афонин и др., 2019а]. Пространственное разрешение карты составляет 0.05 градуса земной дуги. Были созданы растры САТфп с температурными порогами 0 и 10 °С. Оценка предикативности карт проводилась в программе Maxent [Phillips et al., 2020]. Проведённое исследование показало, что карта сумм температур с температурным порогом 10 °С точнее учитывает потребности амброзии в тепле по сравнению с температурным порогом 0 °С.

Для выявления территорий с недостаточной влагообеспеченностью в пределах аридных зон был использован среднемноголетний августовский слой нормализованного вегетационного индекса NDVI, рассчитанный нами из ежегодных среднемесячных значений NDVI (MOD13C2) [Didan, 2015]. В условиях аридной зоны NDVI является оптимальным показателем влагообеспеченности территорий. Растения наиболее остро ощущают дефицит влаги в период завязывания семян, который у амброзии в условиях ЕТР приходится чаще всего именно на август. Зоной пессимума для этого вида по влагообеспеченности считали территории со значениями августовского NDVI в диапазоне от 0.31 до 0.45, а зоной оптимума – выше 0.45.

*Методика эколого-географического анализа
и моделирования*

Эколого-географический анализ проводился в программе Idrisi Selva v. 17.0 (Clark Labs, Clark University) модифицированным конвертным методом при наложении известных точек распространения и натурализации *Ambrosia artemisiifolia* на экологические карты. Характеристика условий среды в точках обнаружения вида определялась экстракцией значений с растровых экологических карт, выбор экологически пригодных территорий проводился посредством стандартных модулей реклассификации и растровой алгебры. Подробно использованная технология эколого-географического анализа и моделирования описывается в учебно-методическом пособии [Афонин, Соколова, 2018]. Визуализация выполнена в ArcGIS 10.4.1.

Результаты и их обсуждение

При проведении эколого-географического анализа мы определили значения САТфп на самых северных точках натурализации *Ambrosia artemisiifolia*, выявленных нами на ЕТР на этапе экспедиционных обследований 2017–2020 гг.

Щетинка (Курская обл., 51.78700° с. ш., 36.23269° в. д.), САТфп = 523, это несколько выше, чем у популяций, произрастающих в самых экстремальных по условиям теплоо-

беспечности местообитаниях в Канаде (см. ниже). Популяция в Щетинке тянется на 70 м вдоль западной обочины дороги. Количество растений – около тысячи. Высота 10–25 см. На дату обследования (18.08.2019) часть растений пылила, некоторые закончили пыление, и на них начинали формироваться плоды. Встречались и более высокие растения, ещё не приступившие к цветению. Популяция к 2019 г. была самоподдерживающейся, но морфологически и фенологически ещё не выравненной.

Горшечное (Курская обл., 51.51580° с. ш., 37.98697° в. д.), САТфп = 580, также одна из самых северных доказанных точек натурализации. Представлена тысячами растений. В морфотипическом и фенологическом отношении популяция более выравнена, чем в Щетинке. Растения низкорослые: от 10–15 до 30 см. Переходят к генеративной фазе при минимальном количестве междоузлий – до 7–8. При экспедиционном обследовании в 2019 г. было отмечено, что растения популяции в Горшечном массово пылили уже в начале августа (02.08), а к 29.09 все растения амброзии дали зрелые семена и прекратили вегетацию.

Возможность натурализации самого северного из обнаруженных нами сообществ *Ambrosia artemisiifolia* в Конь-Колодезе (Липецкая обл., 52.16169° с. ш., 39.13874° в. д.), САТфп = 574, под вопросом. Сообщество малочисленное, составлено несколькими десятками растений. Морфотипический состав неоднородный. Созревание семян недружное. При обследовании растений 29.09.2019 только на некоторых из них наблюдались единичные зрелые плоды. На большинстве растений плоды были зелёными и мягкими. Возможно, что с течением лет в подобных сообществах в результате естественного отбора произойдёт селекция наиболее скороспелых генотипов, и сохранившиеся наиболее устойчивые генотипы образуют натурализовавшуюся популяцию и продвинуется ещё дальше на север.

На северо-востоке Воронежской обл. популяции, произрастающие в наиболее экстремальных условиях теплообеспеченности, были отмечены в 2017 г. недалеко от пос. Листопадовка (51.44738° с. ш.; 41.53211° в. д.) (САТфп = 559).

Популяции амброзии в Саратовской обл. немногочисленны и встречаются редко. Из отмеченных нами в наиболее экстремальных условиях произрастает популяция, обнаруженная на южной обочине трассы недалеко от пос. Песчаное (51.48274° с. ш., 44.05244° в. д.), САТфп = 594. Она тянется на 150 м по обочине дороги южной экспозиции; образована тысячами растений; обилие *sp-cop1* (от редко до довольно обильно). На обочине дороги северной экспозиции обнаружено только 7 растений. Такая диспропорция может быть обусловлена как более высокой теплообеспеченностью южного склона обочины дороги, так и преобладающим направлением продвижения инвазии *Ambrosia artemisiifolia*, которое, предположительно, направлено от Воронежа в сторону Саратова. Именно по южной стороне дороги движутся машины из Воронежа в Саратов, возможно, перенося её плоды. Популяция составлена преимущественно низкорослым морфотипом 10–15 (до 20) см, но для растений характерно большее количество узлов и облиственность, чем, например, для растений в Горшечном. Встречаются розеточные формы, отбору которых способствуют периодические подкосы обочин. Более крупные формы также встречаются, причём они успевают завязывать семена, даже будучи частично скошенными. Растения менее раннеспелые, по сравнению с растениями в Горшечном. На момент обследования 01.10.2019 у большинства растений полностью зрелых плодов было немного – до 10–20%. Популяция самоподдерживающаяся, но ещё не выравненная.

Самое северо-восточное местонахождение *Ambrosia artemisiifolia* на ЕТР, выявленное нами под Уфой – железнодорожная станция Алкино (54.63692° с. ш., 55.56572° в. д.), пока нельзя считать точкой натурализации. Сообщество представлено приблизительно 50 растениями в 15-метровой полосе вдоль железной дороги. На момент проведения обследования (24.08.2020) часть растений находилась в фазе начала пыления. На нескольких растениях начинали формироваться плоды. Последующие тёплые условия этого года позволили части завязавшихся плодов вызреть (по наблюдениям в более поздние сроки Л.М.

Абрамовой). Сообщество пока не выравнено по срокам зацветания и не имеет длительной истории адаптации к местным условиям. Возможность натурализации вида здесь пока под вопросом.

Из выявленных нами в 2017–2020 гг. натурализовавшихся популяций в самых экстремальных условиях произрастает популяция из Курской обл. (Щетинка, САТфп = 523). По значениям САТфп, снятым в этой точке, проведена эколого-географическая граница распространения *Ambrosia artemisiifolia*, которая в рассматриваемом случае представляет собой изолинию с соответствующим значением фактора. Если предположить, что из всех генотипов, попавших на территорию Европейской части России и сформировавшихся на ней, генотипы с севера Курской обл. в настоящее время характеризуются максимальной адаптированностью к условиям произрастания на севере, тогда изолиния со значениями САТфп = 523 может характеризовать локальный (ев-

ропейский) экологический потенциал распространения амброзии полыннолистной на север ЕТР. На представленной карте (рис. 1) видно, что в разных регионах ЕТР амброзия в разной степени географически реализовала свой локальный экологический потенциал и может распространиться ещё на ряд территорий: захватить юг Орловской, Липецкой и Тамбовской областей, всю Саратовскую обл. за исключением её аридных территорий (рис. 1).

Территория эколого-географической ниши, окрашенная зелёным, характеризуется значениями САТфп > 523 градуса – это эколого-географический предел распространения самых северных натурализовавшихся европейских популяций по ситуации на 2020 г. При этом тёмно-зелёный цвет (1) характеризует также оптимальные условия влагообеспеченности (NDVI > 0.45), светло-зелёный (2) – pessimalные (NDVI от 0.31 до 0.45). Точками показано среднее обилие амброзии по шкале Друде.

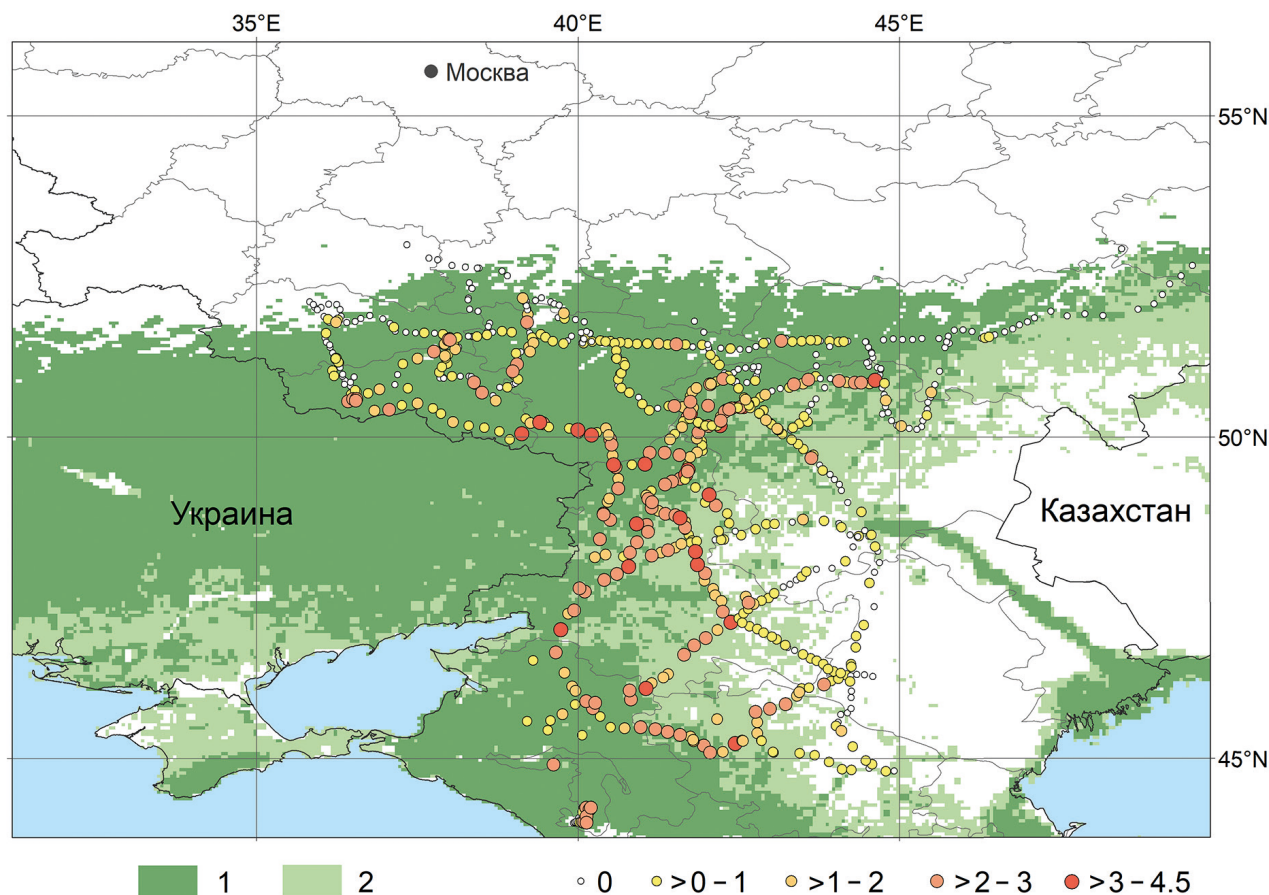


Рис. 1. Эколого-географическая ниша *Ambrosia artemisiifolia* на Европейской территории России по результатам эколого-географического анализа популяций, натурализовавшихся на Европейской территории России.

Экологические пределы по фактору теплообеспеченности, достигнутые на ЕТР самыми западными популяциями амброзии, на востоке ещё не достигнуты. Самые северные точки натурализации на востоке Воронежской и на западе Саратовской областей не достигают проведённой таким образом северной потенциальной экологической границы примерно на 100 км.

Это может быть связано с тем, что основное направление продвижения *Ambrosia artemisiifolia* с юга на север проходит по магистральям, проходящим через западные области. По ним идёт основной поток продукции растениеводства из очагов распространения амброзии. На востоке ЕТР таких интенсивных потоков нет, и она попадает сюда реже и с задержкой. Дополнительными факторами, сдерживающими продвижение вида на север на востоке ЕТР, могут служить нарастающие при продвижении на восток аридизация и континентальность климата. Следствием этого на северо-восточном пределе распространения вида на ЕТР является то, что растения испытывают одновременное и отчасти сопряжённое воздействие нескольких неблагоприятных факторов: недостаточных тепло- и влагообеспеченности.

Возникают вопросы – насколько полно эколого-географическая граница, определённая по предельным значениям лимитирующего фактора, достигнутого инвазионными популяциями на ЕТР, соответствует реальному пределу эколого-географической ниши *Ambrosia artemisiifolia*? Существуют ли её генотипы, способные существовать в условиях ещё более экстремальных?

Чтобы ответить на эти вопросы, мы рассмотрели экологический потенциал распространения *Ambrosia artemisiifolia* на север в пределах её первичного ареала – в Северной Америке [Афонин и др., 2020]. Теоретически эколого-географическая граница, проведённая по значениям САТфп, снятым в самых крайних точках нахождения самоподдерживающихся канадских популяций, могла бы проходить как севернее, так и южнее границы, определённой по показателям теплообеспеченности, снятым на ЕТР. Более северное положение эколого-географической границы

могло бы быть объяснено большим экотипическим и генотипическим разнообразием данного вида в Северной Америке – на континенте, где он сформировался. Действительно, генотипическое и экотипическое разнообразие, адаптированность и связанные с этим пределы зоны толерантности к условиям недостаточной теплообеспеченности у самых северных канадских популяций могут быть шире, чем у популяций из вторичного ареала. Обратный вариант – более южное положение реализованной эколого-географической границы могло бы быть связано с негативным воздействием биотических факторов и меньшей хозяйственной освоенностью северных территорий в Канаде, по сравнению с ЕТР. Отметим, что на ЕТР амброзия до сих пор ещё не вошла в пищевую цепь местных и чужеродных консументов.

Сравнение эколого-географических границ по фактору теплообеспеченности на ЕТР и в Канаде показало, что реализованная амброзией эколого-географическая ниша на Североамериканском континенте в настоящее время несколько шире, чем на ЕТР. При этом большинство известных местонахождений амброзии в Канаде [GBIF, 2020] укладываются в пределы экологической амплитуды вида, выявленной по значениям САТфп для популяций, произрастающих на ЕТР (рис. 2). То есть территория, занятая этим растением в Европейской части России, является для адаптированных канадских генотипов зоной экологического оптимума. Однако при этом в Канаде в районах Сагеня и Римуски существуют самоподдерживающиеся популяции, произрастающие даже в более суровых условиях по теплообеспеченности [Larouche, Savard, 2006; Lavoie et al., 2007; Simard, Benoît, 2010; Афонин и др., 2020]. Диапазон значений САТфп в местообитаниях этих популяций составляет 401–524 (n=34) (рис. 2, 3).

Территория, окрашенная зелёным, соответствует экологическим значениям САТфп > 523 градуса, характеризующим современный экологический предел распространения натурализовавшихся популяций во вторичном ареале. Жёлтым цветом окрашена дополнительная территория, соответствующая эколого-

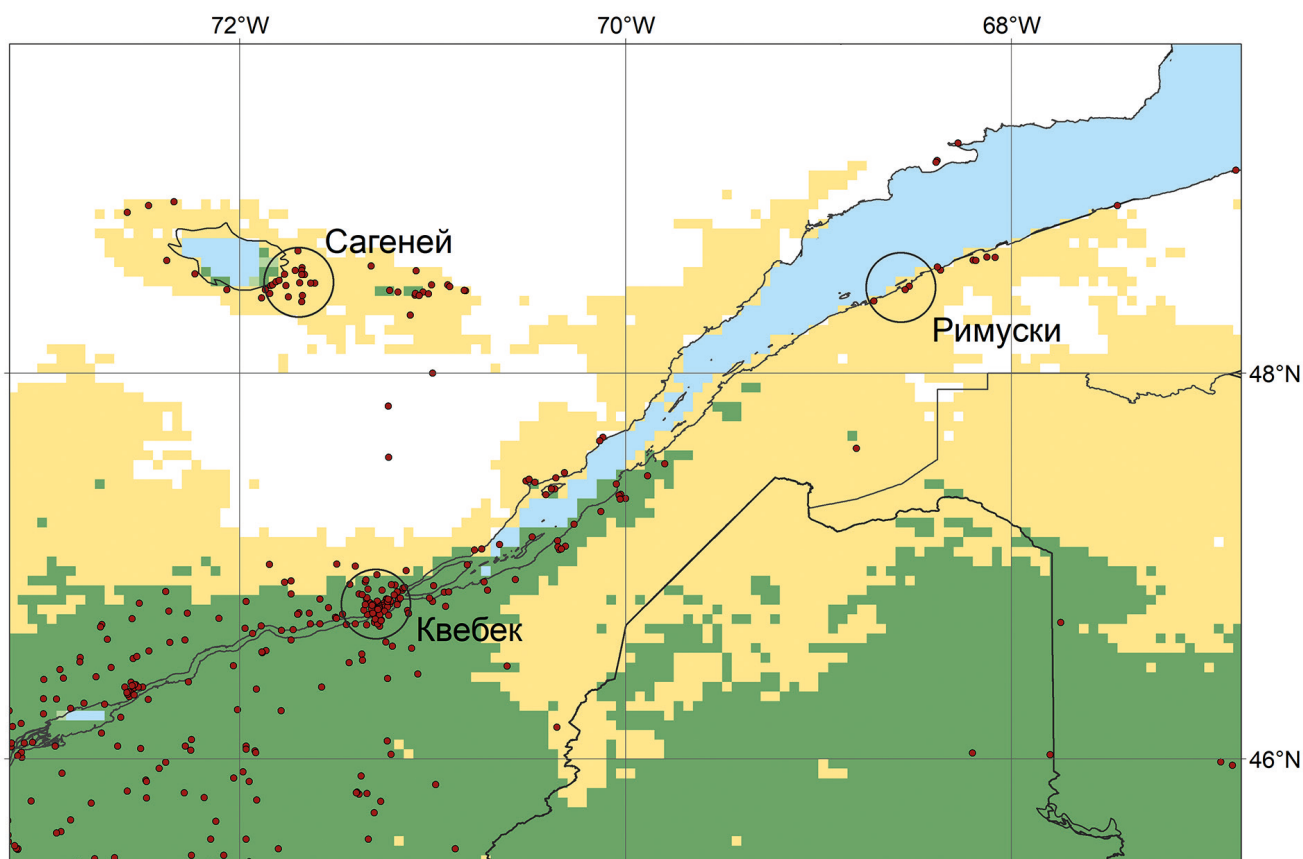


Рис. 2. Северный фрагмент эколого-географической ниши *Ambrosia artemisiifolia* в Канаде.

гическим пределам натурализации амброзии в первичном ареале в Канаде – САТфп > 400. Красные точки – это известные местонахождения вида на юго-востоке Канады по данным GBIF [2020].

Элементом валидации точности выявленной нами по показателю САТфп эколого-географической границы является то, что она (рис. 2) хорошо описывает территорию фактического распространения амброзии в Квебеке (рис. 3).

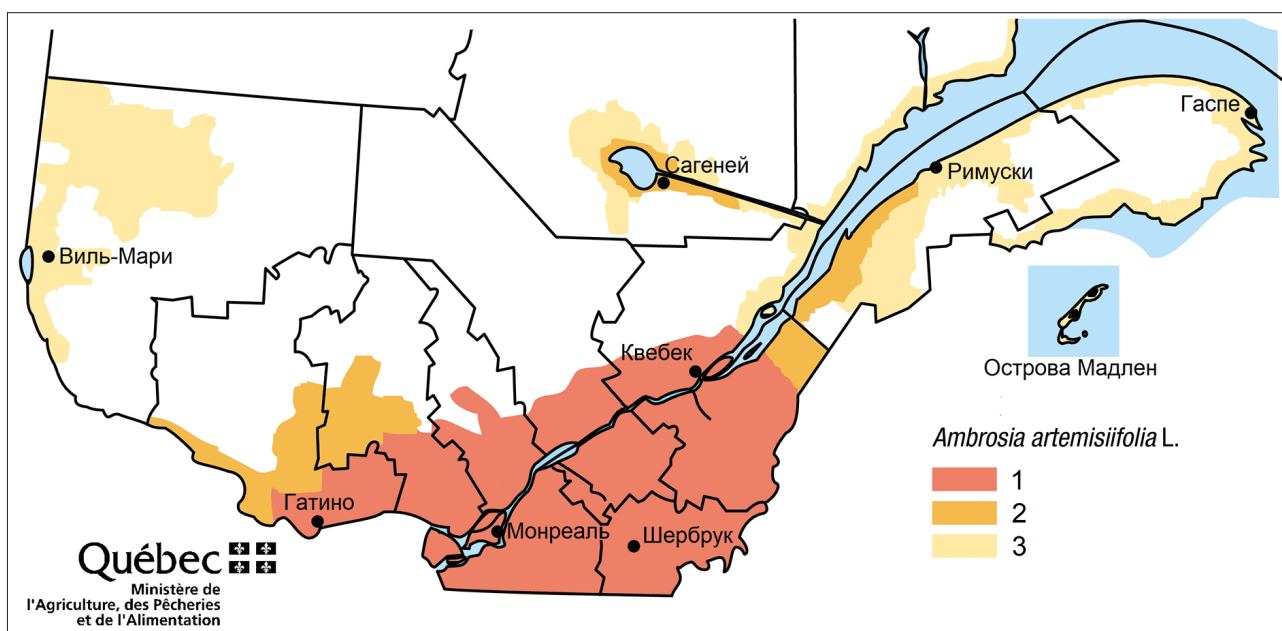


Рис. 3. Фактическая зона распространения *Ambrosia artemisiifolia* на севере Канады в провинции Квебек [Bernier, Beaumont, 2002]. Условные обозначения: 1 – обильно, 2 – часто, вредоносность низкая, 3 – редко.

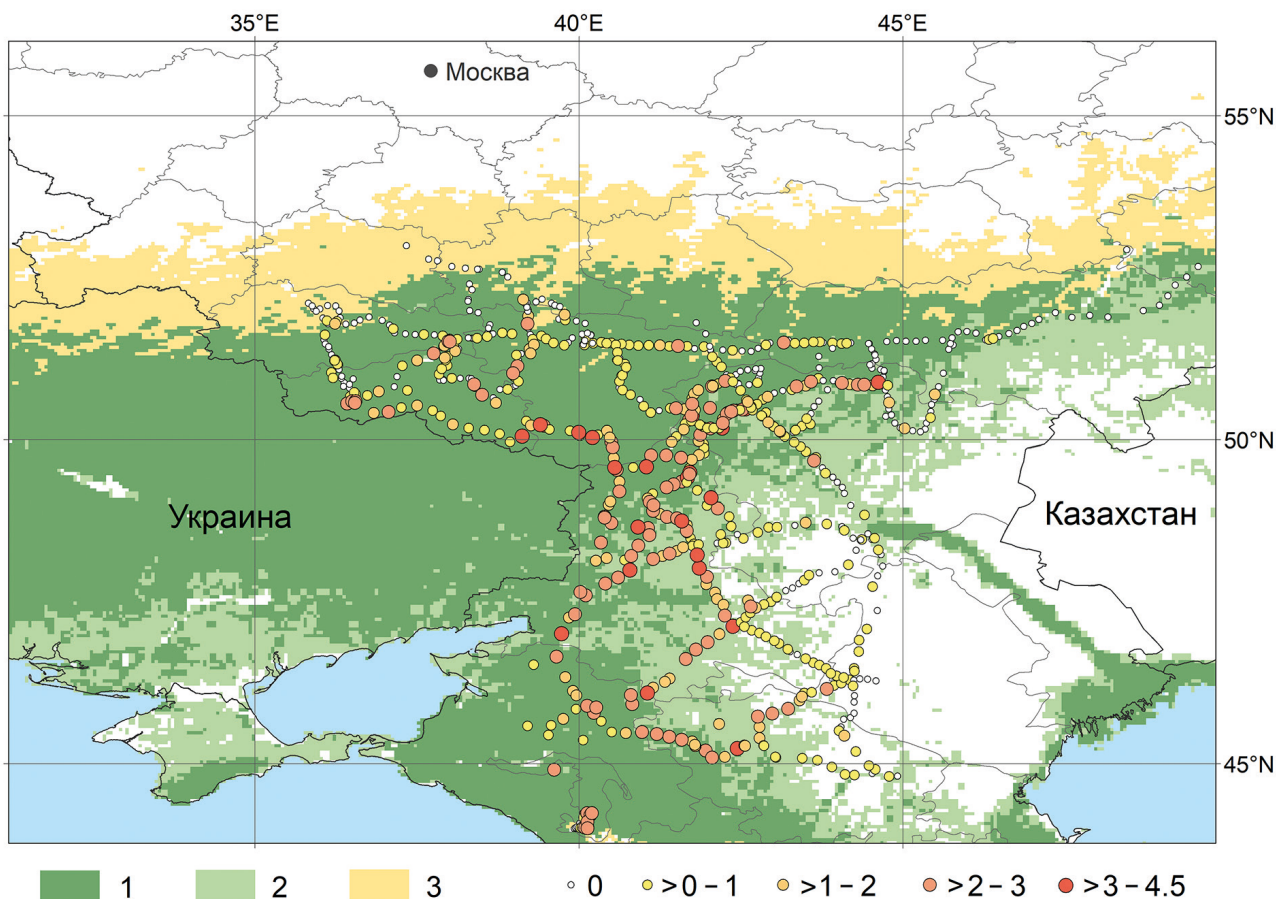


Рис. 4. Сравнение потенциальной и реализованной эколого-географических ниш *Ambrosia artemisiifolia* на Европейской территории России.

Если принять за современный эколого-географический предел распространения вида экстремальное значение САТфп, которое мы наблюдаем в Канаде (=400), и применить его для ЕТР, то можно прогнозировать дальнейшее расширение границ натурализации его во вторичном ареале (рис. 4). Разница между потенциальной и реализованной эколого-географическими границами натурализации *Ambrosia artemisiifolia* на ЕТР составляет порядка 100–200 км.

Современная реализованная эколого-географическая ниша показана зелёным цветом. Жёлтым цветом показана территория возможного дальнейшего распространения амброзии, полученная по результатам эколого-географического моделирования на основе данных из нативного американского ареала (см. пояснения к рис. 2).

В таком варианте потенциальная эколого-географическая граница распространения амброзии по фактору теплообеспеченности на ЕТР

может продвинуться дальше на север – в Брянскую, Орловскую, Липецкую, Тамбовскую, Саратовскую, Оренбургскую, южную половину Пензенской, юг Ульяновской, Самарской областей и Башкортостана. При этом распространение вида в Саратовской обл. и восточнее в Заволжье будет, по-видимому, задерживаться сопряжённым воздействием двух факторов – одновременными экстремально-низкими значениями тепло- и влагообеспеченности.

Пристального внимания заслуживают сообщения Брянского Россельхознадзора о формировании устойчивых очагов *Ambrosia artemisiifolia* на юго-западе Брянской обл. [Россельхознадзор..., 2019]. Это подтверждают и самые последние данные по распространению вида, публикуемые на сайте iNaturalist [Ueda, 2020]. По результатам эколого-географического анализа, формирующиеся в условиях Брянской обл. популяции могут быть сопоставимы по толерантности с самыми северными популяциями в Канаде.

Выводы

1. В результате сравнения северных границ первичного и вторичного ареалов выявлены региональные различия в эколого-географических амплитудах *Ambrosia artemisiifolia* по отношению к фактору теплообеспеченности. На основе выявленных различий сделан прогноз дальнейшего распространения вида на север в фрагменте вторичного ареала, а именно на территории Европейской части России.

2. Натурализовавшиеся популяции амброзии полыннолистной на ЕТР к настоящему времени в основном ещё не достигли крайнего экологического предела, достигнутого популяциями в первичном ареале. Это может быть связано как с более короткой историей расселения, так и с меньшим экотипическим разнообразием инициальных популяций.

3. Дальнейшее продвижение *Ambrosia artemisiifolia* ещё севернее на ЕТР (предположительно на 100–200 км) возможно, если в пределах чужеродного пула присутствуют экотипы, соответствующие толерантности особей самых северных нативных популяций.

4. В условиях ЕТР не исключено, что при отсутствии естественных врагов реализуемая экологическая ниша *Ambrosia artemisiifolia* в будущем может оказаться даже шире, чем у себя на родине.

5. Дополнительным фактором, способствующим продвижению амброзии на север, может стать дальнейшее изменение климата.

Благодарности

Авторы признательны Морозовой Ираиде Михайловне, педагогу Детского эколого-биологического центра «Росток» (г. Уфа) – за помощь с обнаружением самых северных популяций амброзии на территории Башкортостана.

Финансирование работы

Исследование проведено при поддержке гранта РФФИ 19-05-00610 А и гранта Российского научного фонда № 21-16-00050, <https://rscf.ru/project/21-16-00050/>.

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

- Афонин А.Н., Баранова О.Г., Фёдорова Ю.А. Характеристика северной границы распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в Канаде в связи с определением экологических лимитов распространения вида на север // Вестник Томского гос. университета. Биология. 2020. № 50. С. 28–51.
- Афонин А.Н., Милютин Е.А., Фёдорова Ю.А. Создание глобальных карт сумм активных температур в связи с составлением долгосрочных прогнозов распространения биологических объектов // В сб.: Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы. Мат. Международ. науч.-практ. конф. Воронеж: Цифровая полиграфия, 2019а. Т. 1. С. 32–34.
- Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС: Учебное пособие (практикум). СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
- Афонин А.Н., Фёдорова Ю.А., Ли Ю.С. Характеристика частоты встречаемости и обилия амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) в связи с оценкой потенциала её распространения на Европейской территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2019б. № 2. С. 30–38.
- Кельчевская Л.С. Методы обработки наблюдений в агроклиматологии. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1971. 216 с.
- Россельхознадзор. Видео: Специалисты Россельхознадзора рассказали о фитосанитарной обстановке по распространению амброзии полыннолистной в Брянской области. 19.07.2019 // (<https://fsvps.gov.ru/fsvps/press/654985.html>). Проверено 23.11.2020.
- Bernier D., Beaumont J.-P. Identifier l'herbe à poux. 2002 // (<http://extranet.santemonteregie.qc.ca/userfiles/file/sante-publique/sante-environnementale/NUISANCE-POUX-identifier.pdf>). Accessed on 23.11.2020.
- Deen W., Hunt L.A., Swanton C.J. Photothermal time describes common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) phenological development and growth // Weed Science. 1998. Vol. 46. No. 5. P. 561–568.
- Dickerson C.T., Sweet R.D. Common ragweed ecotypes // Weed Science. 1971. Vol. 19. P. 64–66.
- Didan K. MOD13C2 MODIS/Terra Vegetation Indices Monthly L3 Global 0.05Deg CMG V006. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. 2015. doi: 10.5067/MODIS/MOD13C2.006. Accessed on 17.11.2020.
- Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart: Engelhorn, 1890. 690 p.
- GBIF.org. GBIF Occurrence Download. 2020. doi: 10.15468/dl.bn2vvh. Accessed on 22.11.2020.
- Larouche B., Savard M. Répartition singulière des herbes à poux (*Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, *Iva*

- xanthifolia*) au Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec. Saguenay-Lac-Saint-Jean: Agence de la santé et des services sociaux du Saguenay-Lac-Saint-Jean, 2006. 62 p.
- Lavoie C., Jodoin Y., Merlis A. How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Quebec? A historical analysis using herbarium records // *Journal of Biogeography*. 2007. Vol. 34. No. 10. P. 1751–1761.
- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1) // (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/). Accessed on 15.11.2020.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. No. 2. P. 93–107.
- Simard M.-J., Benoît D.-L. Distribution and abundance of an allergenic weed, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), in rural settings of southern Quebec, Canada // *Canadian Journal of Plant Science*. 2010. Vol. 90. No. 4. P. 549–557.
- Ueda K. iNaturalist Research-grade Observations. iNaturalist.org. Occurrence dataset. 2020. doi: 10.15468/ab3s5x. Accessed on 20.11.2020.
- Wan Z., Hook S., Hulley G. MYD11C3 MODIS/Aqua Land Surface Temperature and the Emissivity Monthly L3 Global 0.05Deg CMG. NASA LP DAAC. 2015. doi: 10.5067/MODIS/MYD11C3.006. Accessed on 20.11.2020.

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL POTENTIAL OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. DISTRIBUTION TO THE NORTH OF THE EUROPEAN RUSSIA BASED ON A COMPARISON OF THE NORTHERN BOUNDARIES OF THE PRIMARY AND SECONDARY RANGES

© 2022 Afonin A.N.^{a,*}, Baranova O.G.^{b,**}, Fedorova Y.A.^{c,***},
Abramova L.M.^d, Boshko T.F.^e, Kotsareva N.V.^f, Li Yu.S., Milyutina E.A.^a,
Pikalova N.A.^e, Prokhorov V.E.^g, Senator S.A.^h

^a Saint Petersburg state University, Saint Petersburg 199034, Russia

^b Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg 197376, Russia

^c Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa 450054, Russia

^d South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Ufa 450080, Russia

^e Kuban state University, Krasnodar 350040, Russia

^f Belgorod State Agrarian University named after V.Ya. Gorin, Belgorod 308503, Russia

^g Kazan Federal University, Kazan 420008, Russia

^h N.V. Tsitsin's Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow 127276, Russia

*afonin-biogs@yandex.ru, **OBaranova@binran.ru, ***y.fedorova383@gmail.com

During the expeditionary research, we specified the modern actual border of naturalization of *Ambrosia artemisiifolia* in the European territory of Russia. This border passes through Kursk and Saratov Region, as well as the north of Voronezh regions. The total length of the expeditionary routes was around 8900 km with 777 locations surveyed. In order to identify the potential for its further spread to the north we performed comparative ecological and geographical analysis and modeling of the ragweed distribution in the north of its secondary range in the European Russia and in the primary range in Canada. Insufficient heat supply during the seed ripening period is the main factor limiting the spread of ragweed to the north. To determine the ecological and geographic niche of ragweed, we compiled a global map of the distribution of accumulated degree days above 10 °C for the period from the transition of the day length under 14 hours to the stable frosts in autumn (ADD_{fp}). The ADD_{fp} values were determined at the northernmost points of naturalization of *Ambrosia artemisiifolia* in the European Russia and in Canada. Comparison of the ecological and geographical boundaries regarding the heat supply in the European Russia and in Canada showed that the ecological and geographical niche realized by ragweed in the North America is now generally wider than the one on the European Russia. We considered the possible reasons for the under-occupation of a potential ecological niche in the European Russia and made assumptions about the possibility of its further spread to the north. Regarding the factor of heat supply in the European Russia, ragweed can spread further to the north – in Bryansk, Oryol, Lipetsk, Tambov, Saratov, Orenburg regions, southern half of Penza Region, the south of Ulyanovsk and Samara regions and Bashkortostan. Additional difficulties with the species' distribution in the northeastern direction in the European Russia can be attributed to an adverse effect of an additional factor: insufficient moisture supply, since in the Saratov Region and to the east ragweed is in the ecological pessimum simultaneously in terms of heat and moisture supply at its northern limit of distribution.

Keywords: *Ambrosia artemisiifolia*, ecological and geographical niche, niche modelling and analysis, primary and secondary ranges, ecological potential of distribution.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) (MOLLUSCA, BIVALVIA) В СИБИРИ

© 2022 Бабушкин Е.С.^{a, b, c, *}, Винарский М.В.^{b, c, d, **},
Герасимова А.А.^{b, ***}, Иванов С.Н.^{b, ****}, Шарапова Т.А.^{b, *****}

^a Сургутский государственный университет, Сургут, 628403, Россия

^b Тюменский научный центр СО РАН, Тюмень, 625026, Россия

^c Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034, Россия

^d Омский государственный педагогический университет, Омск, 644099, Россия

*babushkines@gmail.com; **radix.vinarski@gmail.com; ***nsty_a_vid@mail.ru; ****ivasenik@rambler.ru;
*****tshartum@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2021. После доработки 03.02.2022. Принята к публикации 14.02.2022

В августе – октябре 2021 г. в р. Пышма на территории Западно-Сибирской равнины были обнаружены живые особи одного из наиболее активных и широко расселившихся в глобальном масштабе чужеродных видов моллюсков – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Первая в Сибири находка этого вида сделана в водотоке с естественным термическим режимом и содержит особей различных размерно-возрастных групп, что может косвенно свидетельствовать об успешной натурализации вида.

Ключевые слова: речная дрейссена, инвазия, интродукция, Обь-Иртышский речной бассейн.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-13-21

Введение

Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) – двустворчатый моллюск, с начала XIX в. широко расселившийся практически по всей Европе и Северной Америке [Hebert et al., 1989; Старобогатов, Андреева, 1994; Mackie, Schloesser, 1996; Nalepa, Schloesser, 2014; Dreissena..., 2021; и мн. др.]. Считается, что нативный ареал этого вида охватывал Понто-Каспийский и Аральский бассейны, а также пресные воды Балканского полуострова [Старобогатов, Андреева, 1994; Son, 2007]. Способность прикрепляться к твёрдым субстратам и свободноплавающая личиночная стадия, наряду с возможностью существовать в широком спектре условий среды и высокой плодовитостью, сделали речную дрейссену крайне успешным вселенцем [Дрейссена..., 1994; Karatajev et al., 1998; Орлова, Фенёва, 2018]. Вид включён в известный список «100 самых вредных инвазивных видов», составленный экспертами Международного Союза Охраны Природы [Marsden, 2021], а также в аналогичный перечень Российской Федерации [Самые опасные инвазионные..., 2018].

До последнего времени списки видов рецентной малакофауны Сибири не включали представителей семейства Dreissenidae [Старобогатов, 1970, 1994; Старобогатов и др., 2004; Vinarski, Kantor, 2016; Graf, Cummings, 2021]. Географически ближайшие находки *D. polymorpha* были известны лишь из бассейнов Волги [Щербина, 1998, 2008; Пряничникова и др., 2011; Михайлов, 2015; и др.], Камы [Шадрин, Паньков, 2000; Лешко и др., 2001; Хохуткин и др., 2003; Поздеев, 2011; и др.] и Урала [Pallas, 1771; Бенинг, 1938; Pirogov et al., 1994]. Однако совсем недавно в научной печати были обнародованы свидетельства проникновения вида через Уральский хребет. В 2019 г. речная дрейссена была найдена на восточном макросклоне Южного Урала: в Ириклинском водохранилище на р. Урал, значительно восточнее, чем известные ранее находки [Колозин и др., 2021]. Ещё раньше, в 2018 г., моллюски были найдены на Среднем Урале – в Белоярском водохранилище на р. Пышма, в окрестностях Екатеринбурга [Eremkina et al., 2021].

Dreissena polymorpha впервые найдена нами к востоку от Уральской горной страны,

находка является первой в Сибири и в целом в Северной Азии. В настоящем сообщении мы приводим подробную информацию об обстоятельствах этой находки, обсуждаем перспективы вероятного продолжения инвазии в Обь-Иртышском бассейне и возможные направления дальнейших исследований.

Материалы и методы

Первая в Сибири находка *Dreissena polymorpha* была сделана в ходе обследования русла р. Пышма в окрестностях дер. Малые Акияры Тюменского района Тюменской области (56°58'26.18" с. ш., 65°22'19.67" в. д.) (рис. 1). Всего было собрано 32 экз. живых особей этого вида.

Моллюсков фиксировали 96%-м этанолом. Видовая идентификация проведена с использованием определителей [Жадин, 1952; Glöer, Meir-Brook, 2003; Старобогатов

и др., 2004; Welter-Schultes, 2012; Piechocki, Wawrzyniak-Wydrowska, 2016]. Материал хранится в Российском музее центров биоразнообразия Федерального центра комплексных исследований Арктики Уральского отделения Российской академии наук (Архангельск; 10 экз.) и Институте проблем освоения Севера Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН (Тюмень; 22 экз.).

Ряд коллекций пресноводных моллюсков России, хранящихся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург, далее ЗИН), Лаборатории макроэкологии и биогеографии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, далее ЛМББ), Институте экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, далее ИЭРиЖ) и Зоологическом музее Биологического института Тюменского государственного университета (Тюмень, да-

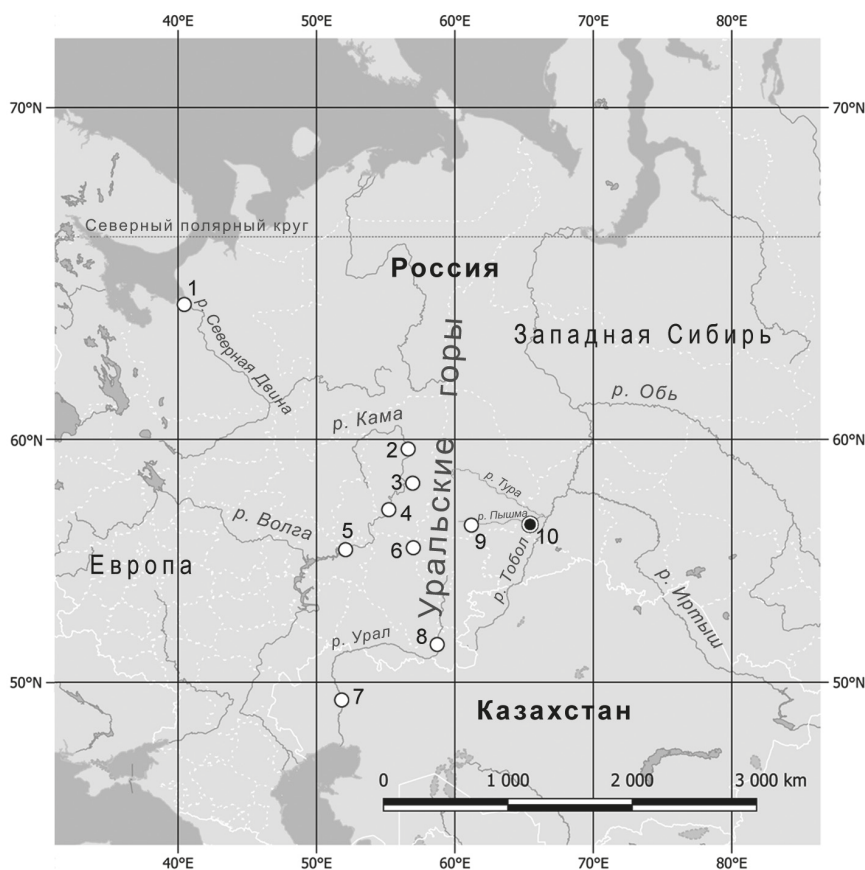


Рис. 1. Карта наиболее северных и восточных находок *Dreissena polymorpha*. Многолетние самовоспроизводящиеся популяции: 1 – нижнее течение р. Северная Двина [по: Сергеева, 2008; Travina et al., 2019; Травина и др., 2020]; 2 – Камское вдхр.; 3 – устье р. Чусовая; 4 – Воткинское вдхр.; 5 – Нижнекамское вдхр.; 6 – Павловское вдхр. [по: Поздеев, 2011; Овчанкова, 2021]; 7 – нижнее течение р. Урал [по: Pallas, 1771; Бенинг, 1938; Pirogov et al., 1994]; 8 – Ириклинское вдхр. [по: Колозин и др., 2021]; 9 – Белоярское вдхр. [по: Eremkina et al., 2021]. 10 – наша находка в р. Пышма на территории Западной Сибири. Карта подготовлена с использованием программного обеспечения QGIS [2022] на топографической основе Natural Earth Free Vector and Raster Map Data [2021] (карта: Бабушкин Е.С.).

лее ЗМТГУ) были изучены нами на предмет обнаружения находок речной дрейссены в Обь-Иртышском бассейне в прошлом.

Промеры раковин моллюсков выполнены по общепринятой методике [Старобогатов и др., 2004], с использованием штангенциркуля, с точностью до 0.1 мм. Для оценки возраста у каждой особи учитывали годовые кольца роста, формирующиеся на наружной поверхности раковины [Методы изучения..., 1990].

Результаты и обсуждение

Моллюски *Dreissena polymorpha* в р. Пышма были найдены как на речном перекате, так и на спокойном участке с мягкими илистыми грунтами, содержащими много пустых раковин других видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков. В обоих случаях особи речной дрейссены были обнаружены на твёрдых субстратах, в первом – на камнях, во втором – на затопленной древесине и раковинах беззубок *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) на глубинах 0.2–1.2 м. Плотность поселений составляла до 30 экз./м², друзы не обнаружены.

Находка примечательна не только тем, что сделана впервые в Сибири и Северной Азии в целом, но и тем, что моллюски были найдены в водотоке с естественным температурным режимом. Вблизи места находки отсутствуют электростанции и водоёмы-охладители. Между тем известно, что *D. polymorpha* сравнительно теплолюбивый вид, предпочитающий заселять слабопроточные водоёмы, а в северных широтах – подверженные влиянию подогретых вод [Дрейссена..., 1994; Karatayev et al., 1998].

Определение возраста речной дрейссены из р. Пышма путём подсчёта колец на-

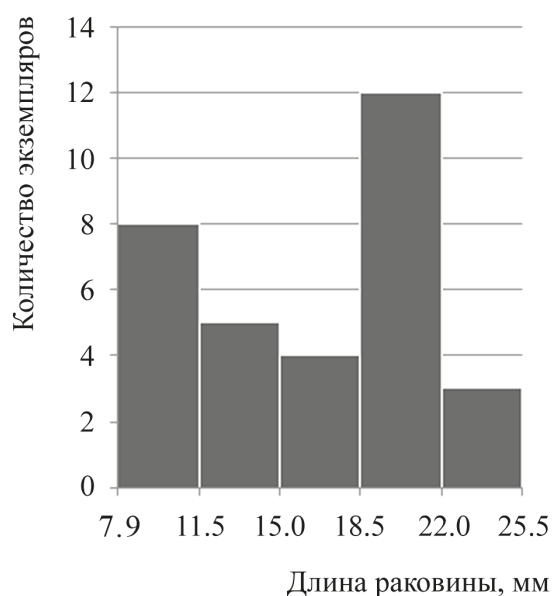


Рис. 2. Ранжирование выборки *Dreissena polymorpha* из р. Пышма по длине раковины (n = 32).

растания раковин позволило нам предположительно выявить присутствие моллюсков возрастов 0+ – 4+. Такой метод определения возраста несовершенно и имеет ряд ограничений [Львова и др., 1994], однако полученная информация, в совокупности с анализом размеров раковин моллюсков (рис. 2, таблица) позволяет нам сделать вывод о присутствии в выборке особей пяти возрастных групп. Вывод косвенно свидетельствует о натурализации вида на новом участке и наличии выше по течению успешно размножающейся популяции – источника новых особей, что согласуется с присутствием дрейссены в Белоярском вдхр. [Eremkina et al., 2021]. Однако окончательно прояснить этот вопрос можно будет лишь в ходе дальнейших исследований, в частности распространения, локальных особенностей размножения и роста моллюсков.

Таблица. Морфометрическая характеристика раковин *Dreissena polymorpha* из р. Пышма (n = 32)

Параметр	Среднее ± ошибка	Лимиты	Коэффициент вариации (CV), %
Длина раковины (L), мм	16.5±0.9	7.9–25.5	30.9
Высота раковины (H), мм	8.6±0.4	5.0–12.1	26.5
Выпуклость двух створок (W), мм	9.2±0.5	5.0–14.9	33.7
H / L	0.5±0.01	0.5–0.7	10.8
W / H	1.1±0.02	0.9–1.3	11.0

Палеонтологические находки моллюсков рода *Dreissena* на территории современной Сибири отсутствуют [Старобогатов, 1970; Попова, 1981; Старобогатов, 1994; Зыкин, 2012]. Сибирь никогда не входила в нативный ареал речной дрейссены, следовательно, происхождение нашей находки нельзя объяснить сохранением реликтовой популяции в каком-либо рефугиуме. Очевидно, что присутствие вида в Сибири – результат недавней инвазии. Важно понять произошло ли вселение при непосредственном участии человека, определить пути и векторы инвазии.

Смежные с Обь-Иртышским речные бассейны – Волжско-Камский и Уральский, – заселены дрейссенидами [Pirogov et al., 1994; Поздеев, 2011; Михайлов, 2015; Vinarski, Kantor, 2016; Graf, Cummings, 2021; Овчанкова, 2021]. Вид *D. polymorpha* описан Палласом из низовьев р. Урал [Pallas, 1771]. Однако, до последнего времени все находки вида были известны только из нижнего течения этой реки, и лишь совсем недавно речная дрейссена была найдена на восточном макросклоне Уральских гор – в Ириклинском вдхр. [Колозин и др., 2021]. Последний случай авторы находки связывают с непреднамеренной интродукцией при вселении рыб и беспозвоночных, либо при перемещении орудий рыбной ловли и маломерных судов из р. Урал, поскольку в прилегающих к водохранилищу участках реки моллюски *D. polymorpha* не обнаружены [Колозин и др., 2021]. Реки Урал и Пышма, где сделана наша находка, текут в разных направлениях, их истоки разделяет более 250 км. В наиболее географически близких к бассейну р. Урал притоках рек Тобол и Исеть (Обь-Иртышский бассейн) речная дрейссена не зарегистрирована. Следовательно, самостоятельное проникновение её из р. Урал крайне маловероятно.

Потенциально источником инвазии в р. Пышма могла быть популяция дрейссены, обитающая на западе Центральной Азии: в бассейне Аральского моря, низовьях рек Амударья, Сырдарья и некоторых других районах. Однако, такое предположение не подтверждается по ряду причин. Современная информация о Dreissenidae этой части ареала очень скудна, она практически ограничивает-

ся сообщениями о недавнем вымирании ряда видов и подвидов непосредственно в Арале [Старобогатов, Андреева, 1994; Андреева, Андреев, 2003; Старобогатов и др., 2004; Vinarski, Kantor, 2016] и сохранении одного – *D. p. aralensis* (Andrusov, 1897), в опреснённых водоёмах поблизости [Старобогатов, 1994; Старобогатов, Андреева, 1994; Vinarski, Kantor, 2016; Асылбекова, 2017]. На огромном пространстве между этой частью ареала вида, р. Иртыш, которая течёт с территории Казахстана на север и теоретически могла бы служить коридором распространения, и нашей находкой, нет ни одной другой достоверной находки рецентных *D. polymorpha*. Наконец самостоятельное проникновение моллюсков таким путём в р. Пышма – приток третьего порядка, было бы затруднительно для вида с планктонной личинкой.

Более вероятным источником инвазии представляется бассейн р. Кама, который имеет связи с бассейном р. Иртыш посредством искусственных каналов, вырытых для водоснабжения городов Екатеринбург и Челябинск [Корляков, Нохрин, 2014]. Однако в Обь-Иртышском бассейне воды из этих каналов принимают реки Исеть (у Екатеринбург) и Миасс (у Челябинска), непосредственно не связанные с р. Пышма, в которой сделана наша находка.

Инвазии гидробионтов из Волжско-Камского бассейна в Обь-Иртышский всё же не редкость [Корляков, Нохрин, 2014]. В литературе имеются сведения о расселении через Уральский хребет рыб [Махров и др., 2020] и двустворчатых моллюсков рода *Unio* [Andreyeva et al., 2009; Babushkin et al., 2021]. Однако в случае с перловицами мы наблюдали постепенное распространение моллюсков от восточного макросклона Урала к Западно-Сибирской равнине [Babushkin et al., 2021], чего не отмечено при инвазии *D. polymorpha*.

Наша находка – вторая в Обь-Иртышском бассейне, первая сделана в Белоярском вдхр., которое также расположено на р. Пышма, в окрестностях г. Екатеринбург [Eremkina et al., 2021]. Её авторы сообщают о распространении *D. polymorpha* по всему водохранилищу, росте плотности, биомассы и индивидуальных размеров особей в течение 2018–2020 гг.,

присутствии велигеров в планктоне. Следовательно, можно говорить о натурализации вида в водохранилище. Вероятно, моллюски проникли туда при его зарыблении [Eremkina et al., 2021].

Косвенным подтверждением недавней интродукции *D. polymorpha* в р. Пышма может служить отсутствие сборов из Обь-Иртышского бассейна в малакологических коллекциях, таких как ЗИН РАН, ЛМББ, ИЭРиЖ УрО РАН, ЗМТГУ и личных коллекциях авторов. В то же время сборы дрейссены из бассейнов рек Волга, Кама и Урал в некоторых просмотренных нами коллекциях весьма обильны.

Расстояние по р. Пышма от Белоярского вдхр. до нашей находки у с. Малые Акияры Тюменской области около 400 км, на всём этом протяжении река не судоходна даже для моторных лодок, промышленное рыболовство не ведётся. Другие находки *D. polymorpha* на этом участке неизвестны, однако и специальное обследование не проводилось, поэтому мы не можем полностью исключить вероятность самостоятельного распространения велигеров из водохранилища вниз по течению. Известно, что несколько выше нашей находки в р. Пышма впадает р. Балда, на которой расположено рыбное хозяйство, есть вероятность, что речная дрейссена попала туда с рыбопосадочным материалом, а затем проникла в реку. Пока мы не имеем достаточно информации для однозначного вывода о векторе проникновения вселенца в р. Пышма. К тому же, нельзя исключать возможность непреднамеренной интродукции дрейссены с декоративными водными растениями, так как известны случаи её перевозки с аквариумными водорослями [Patoka, Patoková, 2021].

На основе имеющейся информации сложно прогнозировать перспективы натурализации *D. polymorpha* в водоёмах и водотоках Обь-Иртышского бассейна с естественным температурным режимом. Это относительно теплолюбивый вид, требовательный к содержанию кальция и кислорода в воде, лимитируемый наличием твёрдых субстратов для прикрепления [Дрейссена..., 1994; Karatayev et al., 1998]. Вероятно, именно комплекс абиотических факторов водоёмов и водотоков Западной Сибири ограничивал распростра-

нение вида за Урал, очевидно поэтому долгое время ни одной находки *D. polymorpha* в регионе не было зарегистрировано. Маловероятно, что сдерживать распространение вида могли биотические факторы, поскольку в пресных водах Сибири отсутствуют его прямые конкуренты – прикрепленные формы моллюсков.

Однако современные изменения климата и всё возрастающий пресс хозяйственной деятельности человека меняют интенсивность действия отдельных факторов среды и добавляют к ним новые: термический режим водоёмов и водотоков, вероятно, всё менее лимитирует распространение, появляется множество искусственных твёрдых субстратов (гидротехнические сооружения, мусор), которые удовлетворяют потребности речной дрейссены, в отличие от мягких естественных грунтов, характерных для большинства районов Западной Сибири [Природные условия и..., 1963; Ресурсы поверхностных вод..., 1972, 1973].

Особенности *D. polymorpha* – наличие в жизненном цикле планктонной личинки велигера и высокая плодовитость, что позволяет быстро и успешно расселяться на значительные расстояния [Дрейссена..., 1994; Karatayev et al., 1998]. Существование самовоспроизводящихся популяций речной дрейссены в устьевой зоне Северной Двины [Сергеева, 2008; Travina et al., 2019; Травина и др., 2020], бассейнах Верхней Волги [Щербина, 1998, 2008; Пряничникова и др., 2011; Перова и др., 2018] и Верхней Камы [Шадрин, Паньков, 2000; Лешко и др., 2001; Поздеев, 2011; Овчанкова, 2021] – регионах, лежащих севернее 55° с. ш., позволяет, наряду с особенностями размножения и расселения, с высокой вероятностью предполагать в ближайшем будущем интенсивную и масштабную инвазию вида в Обь-Иртышском бассейне.

Попадание *D. polymorpha* в водозаборные сооружения, водопроводы, на теплоэлектростанции и т. п. легко и почти беспрепятственно происходит на стадии планктонной личинки – велигера, практически не видимой невооружённым глазом. В таких участках моллюски прикрепляются к любым твёрдым субстратам и могут создавать поселе-

ния очень высокой плотности [Дрейссена..., 1994; Bobat et al., 2004; Silayeva et al., 2016; Орлова, Фенёва, 2018]. Естественно, что это нежелательное соседство может приводить к многомиллионным убыткам.

Заключение

Находка в Западной Сибири двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* – чужеродного вида, вселение которого приводит к коренным перестройкам аборигенных пресноводных экосистем, свидетельствует о продолжении его глобальной инвазии, ранее охватившей Европу и Северную Америку. Примечательно, что первая в Сибири находка сделана в водотоке с естественным термическим режимом и взятая нами выборка содержит особей различных размерно-возрастных групп. Последнее может свидетельствовать о натурализации вида в р. Пышма. Особенности нашей и географически ближайших находок вида: изолированность друг от друга, отсутствие сведений о наличии речной дрейссены в водоёмах и водотоках их связывающих, либо отсутствие таких связей, заставляют предполагать непреднамеренную интродукцию моллюсков, источником которой могут быть аквариумистика либо рыбное хозяйство. Однако, нельзя исключать и возможность самостоятельного распространения велигеров вниз по течению из Белоярского вдхр. Есть причины предполагать в ближайшем будущем интенсивную и масштабную инвазию вида в Обь-Иртышском бассейне, что может привести к повреждениям гидротехнических сооружений. Очевидна крайняя необходимость организации мониторинга инвазии речной дрейссены в водные экосистемы Сибири.

Благодарности

Авторы благодарны кураторам малакологических коллекций: П.В. Кияшко, Л.Л. Ярохович (ЗИН РАН), Н.Г. Ерохину, М.Е. Гребенникову (ИЭРиЖ УрО РАН) и В.А. Столбову (ЗМТГУ) за помощь в процессе работы. Мы также признательны анонимным рецензентам, ценные замечания и уточнения которых позволили нам улучшить рукопись.

Финансирование работы

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-04-00270), Российского фонда фундаментальных исследований и Тюменской области (проект № 20-44-720008) и Департамента образования и молодежной политики Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (проект № 2020-146-09).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Андреева С.И., Андреев Н.И. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета, 2003. 382 с.
- Асылбекова С.Ж. Акклиматизация рыб и водных беспозвоночных в водоёмах Казахстана: результаты и перспективы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Астрахань, 2017. 44 с.
- Бенинг А.Л. Материалы по гидробиологии р. Урал // Большая Эмба. М.; Л., Казахский филиал АН СССР, 1938. Т. 2. С. 153–259.
- Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение / Отв. ред. Я.И. Старобогатов. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. М.; Л.: Советская наука, 1952. Вып. 46. 376 с.
- Зыкин В.С. Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем Кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 487 с.
- Колозин В.А., Филинова Е.И., Мелёшин Д.И. Первые находки *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Ириклинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 2. С. 63–69. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-2-63-69>.
- Корляков К.А., Нохрин Д.Ю. Тенденции возникновения инвазионного коридора Волга-Обь // Вестник Совета молодых учёных и специалистов Челябинской области. 2014. № 2. С. 19–38.
- Лешко Ю.В., Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна и зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Западного Урала и Тимана // Труды Коми

- научного центра УрО РАН. Сыктывкар, 2001. № 166. С. 152–164.
- Львова А.А., Макарова Г.Е., Алимов А.Ф., Каратаев А.Ю., Мирошниченко М.П., Закутский В.П., Некрасова М.Н. Рост и продукция // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 156–179.
- Махров А.А., Винарский М.В., Гофаров М.Ю., Дворянкин Г.А., Новосёлов А.П., Болотов И.Н. Фаунистические обмены между бассейнами Северного Ледовитого океана и Каспия: история и современные процессы // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 10. С. 1124–1139. <https://doi.org/10.31857/S0044513420100116>
- Методы изучения двусторчатых моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219 / Ред. Г.Л. Шкорбагов, Я.И. Старобогатов. Л., 1990. 208 с.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Овчанкова Н.Б. Пресноводные моллюски бассейна Верхней и Средней Камы: Дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2021. 319 с.
- Орлова М.И., Фенёва И.Ю. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – Речная дрейссена // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 299–311.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н. Появление и распределение вселенцев в макрозообентосе водохранилищ Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 4. С. 41–52.
- Поздеев И.В. Границы ареала *Dreissena polymorpha* (Pallas) в бассейне реки Камы // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 106–109.
- Попова С.М. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1981. 188 с.
- Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь / Отв. ред. Рихтер Г.Д. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. 492 с.
- Пряничникова Е.Г., Тютин А.В., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в верхневолжских водохранилищах // Биология внутренних вод. 2011. № 2. С. 57–64.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 15. Алтай и Западная Сибирь. Вып. 2. Средняя Обь / Ред. Н.А. Панина. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 415 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 15. Алтай и Западная Сибирь. Вып. 3. Нижний Иртыш и Нижняя Обь / Ред. В.Е. Водогрецкий. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 426 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сергеева И.С. Фенотипическое разнообразие *Dreissena polymorpha* Pallas в северо-восточной части ареала // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 53–60.
- Старобогатов Я.И. Систематика и палеонтология // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 18–46.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал и его история // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 47–55.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий СПб.: Наука, 2004. Т. 6. С. 6–492.
- Травина О.В., Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Шевченко А.Р., Соколова С.Е., Кошелева А.Е., Овчинников Д.В. Распространение и плотность популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в периферийной части ареала // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 61–71.
- Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е. Моллюски: биоразнообразие, экология. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 237 с.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна пресноводных моллюсков Пермской области // Вестник Пермского университета. Пермь, 2000. Вып. 2. Биология. С. 255–264.
- Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 1998. № 3. С. 19–28.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево // Биология внутренних вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Andreyeva S.I., Vinarski M.V., Karimov A.V. The first record of *Unio* species (Bivalvia: Unionidae) in the Irtysh River basin (Western Siberia, Russia) // Mollusca. 2009. Vol. 27(1). P. 87–91.
- Babushkin E.S., Vinarski M.V., Kondakov A.V., Tomilova A.A., Grebennikov M.E., Stolbov V.A., Bolotov I.N. European freshwater mussels (*Unio* spp., Unionidae) in Siberia and Kazakhstan: Pleistocene relicts or recent invaders? // Limnologica. 2021. Vol. 90. No. 125903. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2021.125903>.
- Bobat A., Hengürmen M.O., Zapletal W. Zebra Mussel and Fouling Problems in the Euphrates Basin // Turkish Journal of Zoology. 2004. Vol. 28. P. 161–177.
- Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in GBIF Secretariat (Электронный документ) // Global Biodiversity Information Facility. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. 2021. // (<https://doi.org/10.15468/39omei>). Проверено 03.11.2021.
- Eremkina T.V., Tsurikhin E.A., Chechulina N.V., Klimova N.B., Izimetova M.Ph. Changes in the ecosystem of the Beloyarskoe reservoir (Middle Ural) in the conditions of formation of the population of the invasive species *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Eds. Yu.Yu. Dgebuadze,

- A.V. Krylov, V.G. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 67.
- Glöer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. 13 neubearbeitete Auflage. Hamburg: Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, 2003. 134 s.
- Graf D.L., Cummings K.S. Family Dreissenidae Gray, 1840 (Электронный документ) // The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves). 2021. // (<http://mussel-project.uwsp.edu/fmuotwaolcb/Dreissenidae.html>). Проверено 03.11.2021.
- Hebert P.D., Muncaster B.W., Mackie G.L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusk in the Great Lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1989. Vol. 46. P. 1587–1591.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish Research. 1998. Vol. 17. No. 4. P. 1219–1235.
- Mackie G.L., Schloesser D.W. Comparative biology of zebra mussels in Europe and North America: An overview // American Zoologist. 1996. Vol. 36. P. 244–258.
- Marsden J.E. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Электронный документ) // Global Invasive Species Database. 2021 // (<http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=50>). Проверено 02.11.2021.
- Nalepa T., Schloesser D. Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. Second Edition. CRC press, 2014. 815 p.
- Natural Earth Free Vector and Raster Map Data // (www.naturalearthdata.com). Проверено 02.11.2021.
- Pallas P.S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Theil 1. Physicalische Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs im 1768- und 1769 sten Jahren. St. Petersburg: Kayserliche Akademie der Wissenschaften, 1771. S. 478.
- Patoka J., Patoková B. Hitchhiking Exotic Clam: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) Transported via the Ornamental Plant Trade // Diversity. 2021. Vol. 13. P. 410. <https://doi.org/10.3390/D13090410>
- Piechocki A., Wawrzyniak-Wydrowska B. Guide to Freshwater and Marine Mollusca of Poland. Poznan: Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 2016. 278 p.
- Pirogov V.V., Tarasov A.G., Kazantseva S.Z. Malacofauna of typical waterbodies of the middle and lower Ural River // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 1994. Vol. 4(1). P. 61–65.
- QGIS. A Free and Open Source Geographic Information System // (<https://qgis.org/>). Проверено 02.02.2022.
- Silayeva A.A., Protasov A.A., Morozovskaya I.A. Perennial Dynamics of Dreissenid (Dreissenidae, Bivalvia) Populations and Communities in the Benthos and Periphyton of the Cooling Pond of the Chernobyl NPP // Biology Bulletin. 2016. Vol. 43. No. 10. P. 1327–1333. <https://doi.org/10.1134/S1062359016100162>
- Son M.O. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 3. P. 174–184. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.4>
- Travina O.V., Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Shevchenko A.R., Sokolova S.E. Infection of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) with *Phyllodistomum macrocotyle* (Digenea: Gorgoderidae) in the Northern Dvina River basin, Northern Russia // Biharean Biologist. 2019. Vol. 13. No. 1. P. 49–51. <http://biozoojournals.ro/bihbiol/index.html>
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. M.: A.N.Sevrtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 2016. 544 p.
- Welter-Schultes F.W. European non-marine molluscs: a guide for species identification. Göttingen: Planet Poster Editions, 2012. 674 p.

FIRST FIND OF *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) (MOLLUSCA, BIVALVIA) IN SIBERIA

© 2022 Babushkin E.S.^{a, b, c, *}, Vinarski M.V.^{b, c, d, **},
Gerasimova A.A.^{b, ***}, Ivanov S.N.^{b, ****}, Sharapova T.A.^{b, *****}

^a Surgut State University, Surgut, 628403, Russia

^b Tyumen Scientific Center SB RAS, Tyumen, 625026, Russia

^c Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, 199034, Russia

^d Omsk State Pedagogical University, Omsk, 644099, Russia

*babushkines@gmail.com; **radix.vinarski@gmail.com; ***nsty_vid@mail.ru; **** ivasenik@rambler.ru;
***** tshartum@mail.ru

In August – October 2021, mollusks of one of the most active and widely spread alien species on a global scale, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), were found for the first time in the Pyshma River on the territory of the West Siberian Plain. The first find in Siberia was made in a watercourse with a natural thermal regime and contained individuals of different size and age groups, which could be an indirect evidence of successful naturalization of the species.

Keywords: Zebra mussel, invasion, introduction, Ob'-Irtys' river basin.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В СОСТАВЕ ИХТИОФАУНЫ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 Баринов С.Н.

Ивановское региональное отделение общественно-государственного объединения
«Всероссийское физкультурно-спортивное общество «Динамо», г. Иваново 153002, Россия
barinowsergei@mail.ru

Поступила в редакцию 07.08.2020. После доработки 12.11.2021. Принята к публикации 25.01.2022

Представлен обзор данных по чужеродным видам в составе ихтиофауны Ивановской области. В составе ихтиофауны отмечено 14 чужеродных видов, из которых 9 видов успешно натурализовались в природных сообществах. Из успешно натурализовавшихся только 2 вида полностью интегрировались в экосистемы водоёмов рассматриваемой территории и наносят ущерб аборигенной ихтиофауне.

Ключевые слова: интродукция, натурализация, инвазии, рыбы.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-22-30

Введение

Интенсивная эксплуатация человеком естественных биотопов ведёт к их трансформации, в том числе и по фаунистическому составу. Появление чужеродных видов и их адаптация являются одой из граней этого процесса.

Согласно палеонтологическим исследованиям рыб из отложений четвертичного периода [Никольский, 1945; Лебедев, 1960], со времени завершения последних крупных Хвалынской и Новокаспийской трансгрессий видовой состав ихтиофаун Волги, Днепра и Дона в целом завершил своё формирование и в таком виде сохраняется практически неизменным вплоть до середины XX в. [Слынько и др., 2010]. Однако, начавшийся с середины прошлого века, процесс вселения чужеродных видов постепенно ускоряется. Волга, являясь важным инвазионным коридором и реципиентом инвазий, в наибольшей степени, по сравнению с другими большими реками России, подверглась инвазиям видов-вселенцев [Дгебуадзе, 2018]. То, что эта водная система стала наиболее уязвимой для биологических инвазий обусловлено целым рядом факторов: бассейн Волги сильно трансформирован антропогенным воздействием; в результате масштабного гидростроительства осуществляется связь транспортными потоками с бассейнами Азовского, Балтийского, Белого, Каспийского и Чёрного морей. Поэтому мо-

нитинг и анализ чужеродной ихтиофауны бассейна р. Волги вообще и Ивановской обл. в частности особо актуальны. Поскольку управление использованием ресурсов осуществляется не только через федеральные органы, но и через административный аппарат субъектов Российской Федерации, то для выработки конкретных стратегий противодействия вселению чужеродных видов необходимо формировать региональные списки инвазионных видов.

При формировании списков целесообразно определять этап процесса инвазии чужеродного вида применительно к биоценозам по схеме, предложенной для гидробионтов ещё Л.А. Зенкевич [1940] и в дальнейшем существенно дополненной А.Ф. Карпевич и др. [Карпевич, 1975]. Для всех групп организмов выделяют следующий ряд – «вселение – натурализация – интеграция» («arrival – establishment – integration») [Vermeij, 1996], таким образом, процесс инвазии применительно к биоценозам завершается натурализацией [Карпевич, 1975] или, по иной терминологии, – интеграцией [Moyle, Light, 1996], и исследователи считают эту схему универсальной для всех групп организмов [Биологические инвазии..., 2004].

По территории рассматриваемого региона протекает р. Волга, которая является значимой водной магистралью уже достаточно давно [Рыбаков, 1951], по которой проходит

значительный поток судов и грузов. Создание в 1955 г. Горьковского водохранилища (вдхр.) также сыграло роль в изменении ихтиофауны Ивановской обл.

Ихтиофауна водоёмов европейской части России была достаточно хорошо изучена [Берг, 1916, 1948, 1949; Сабанеев, 1982]. Однако списки локальных ихтиофаун отдельных бассейнов были недостаточно полными. Список ихтиофауны Ивановской промышленной области 1931 г. [Альбицкий, 1931], в которую входили территории нескольких современных областей (Владимирская, Костромская, Ярославская) [Ивановская область, 1982], не был подробным и составлял 46 видов. Список ихтиофауны Ивановской обл. 1976 г. [Паршуков, 1976] был уже более подробным и содержал 39 видов.

Целью настоящей работы является обобщение собственных и литературных данных по чужеродным видам рыб Ивановской обл.

Задачами данного исследования являются проведение анализа чужеродного компонента ихтиофауны региона с оценкой причин, путей и тенденций инвазий, а также установление

фаз процесса инвазии, в которых находятся чужеродные виды рыб.

Материалы и методы

Современная площадь области составляет 21 437 км². Поверхностные водные объекты Ивановской обл. представлены сетью рек и ручьёв, число которых составляет около 1700 (183 из них протяжённостью более 10 км), принадлежащих бассейну р. Волги, 28 водохранилищами (самые крупные из которых Горьковское и Увдовское), значительным количеством озёр (150), прудами и болотами. Площадь водоёмов 44.4 тыс. га, что составляет 2.1% от площади региона. Наибольшая площадь в составе этой категории приходится на Горьковское вдхр. – 30.7 тыс. га (69.1%) [Доклад..., 2020]. Исследования проводились в период с 1995 по 2020 г. Карта-схема района исследования представлена на рисунке 1.

Исследованиями было охвачено 53 водоёма, из них: 5 водохранилищ, самые крупные из которых Горьковское (1995–2020), Увдовское (2008, 2009, 2014), Маркушинское (1998, 2008, 2015); 16 рек, самые крупные Елнать

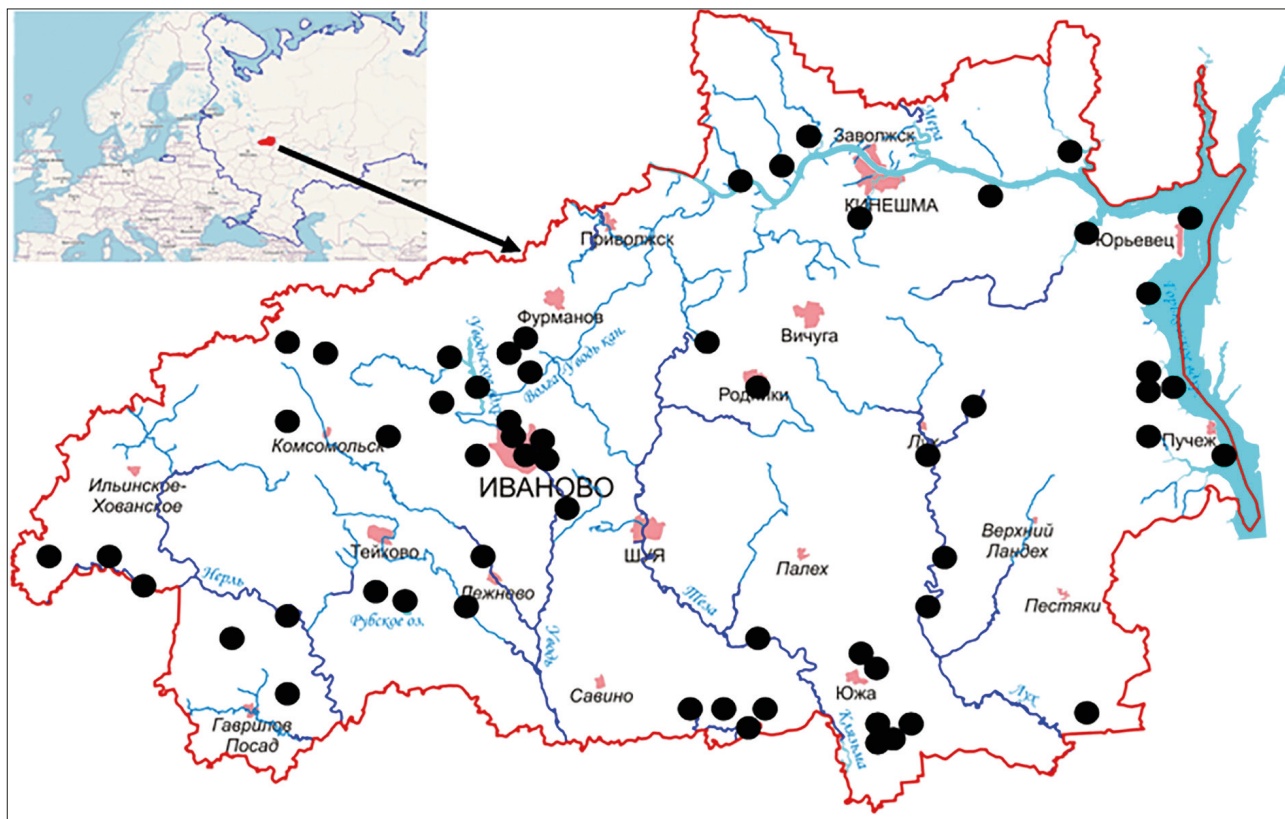


Рис. 1. Карта-схема района исследований. ● – места взятия проб.

(1999, 2004), Клязьма (1998–2003, 2007), Лух (1999–2002, 2006, 2007), Нерль (2000, 2007), Нодога (2001, 2004), Уводь (2015–2020), а также их притоки; 21 озеро, самые крупные Белое (2008–2012), Заборье (1999–2006), Рубское (1999–2003), Ореховое и Долгое (2000–2003, 2007); 6 комплексов обводнённых карьеров (торфяные Комсомольского района (2007–2012), торфяные Тейковского района (1999–2003), песчаные Ивановского района (2007) и др.; 4 пруда г. Родники (2017–2020); канал Волга – Уводь (2003).

Для изучения состава ихтиофауны применялись следующие методы: ловля с применением орудий любительского рыболовства, мелкоячеистого сачка, опросы рыболовов-любителей и членов рыбопромысловых бригад, обследование их уловов. Анализировались литературные источники по ихтиофауне региона [Васильев, 1950; Тихий, 1953; Кожевников, Лесникова, 1975; Михайлова, 1975; Паршуков, 1976; Волга и её жизнь, 1978; Решетников, 1980; Еловенко, 1981; Слынько, Кияшко, Яковлев, 2000; Кудерский, 2001; Яковлев, Слынько, Кияшко, 2001; Атлас пресноводных рыб..., 2002; Баринов, Торопов, 2005; Клевакин и др., 2005; Слынько, Кияшко, 2012; Постнов, 2013; Клевакин, Логинов, 2015; Боровикова и др., 2018; Карабанов и др., 2020].

Обследование различных водоёмов сопровождалось составлением списков ихтиофаун. В ряде случаев оценивалось обилие некоторых видов. Видовые названия животных приводятся в соответствии с общедоступной информационной системой и интегрированной базой данных по разнообразию позвоночных животных России, доступной в глобальной сети интернет [Интегрированная база данных..., 2020].

В работе не рассматриваются виды, в отношении которых предпринимались попытки реинтродукции или их расселения в пределах естественного ареала (расширение спектра биотопов обитания). На территории Ивановской обл. к данной категории видов относится стерлядь – *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758), которая обитает в р. Волге, но предпринимались попытки (неудачные) вселения вида в Уводьское вдхр. [Водные..., 2013]. Сходная ситуация сложилась и с сазаном – *Cyprinus*

carpio (Linnaeus, 1759) и его культурной формой (капп).

Результаты и их обсуждение

В результате наших исследований был уточнён состав ихтиофауны региона [Баринов, 2018], в котором отмечено 58 видов миног и рыб, включая обитавших ранее. В настоящей работе, по сравнению со списком 2018 г., за счёт анализа литературных источников к списку ихтиофауны Ивановской обл. добавились виды-вселенцы (обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), бычок-цуцик – *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), каспийский бычок-головач – *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996)).

Полный список ихтиофауны Ивановской обл. составляет 62 вида. Из них к стабильно обитающим относится 49 видов, 6 видов встречаются периодически (сибирский осётр – *Acipenser baerii* (Brandt, 1869), пестрый толстолобик – *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1846), белый амур – *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), белый толстолобик – *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), радужная форель, или микижа, – *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)). К исчезнувшим из ихтиофауны региона отнесены 7 видов. Значительное изменение состава ихтиофауны связывают с созданием и функционированием водохранилищ на р. Волге [Кожевников, Лесникова, 1975], в частности исчез один вид миног (каспийская минога – *Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870)) и ряд видов лучепёрых рыб (русский осётр – *Acipenser gueldenstaedtii* (Brandt, 1833), севрюга – *Acipenser stellatus* (Pallas, 1771), белуга – *Huso huso* (Linnaeus, 1758), каспийско-черноморский пузанок – *Alosa caspia* (Eichwald, 1838), кесслеровская сельдь – *Alosa kessleri* (Grimm, 1887), белорыбица, или нельма, – *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772)) [Баринов, 2018]. Вместе с тем, добавился целый ряд видов, не обитавших в водоёмах региона ранее. Анализ чужеродной части ихтиофауны региона представлен в таблице. В неё не включены 5 видов-вселенцев (сибирский осётр, радужная форель, пестрый и белый толстолобики, белый амур), отмеченные в водоёмах Ивановской обл., но чьё стабиль-

Таблица. Чужеродные виды в ихтиофауне Ивановской области

№ п/п	Видовое название	Год вселения и (или) обнаружения	Вектор вселения	Численность группировки
1	Речной угорь – <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	с 1960-х (О)	С	Редкий
2	Черноморско-каспийская тюлька – <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	с 1980-х (О); 1984 (О)	С	Многочисленный
3	Карась серебряный – <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	1955–1961 (В)	ПИ	Многочисленный
4	Европейская корюшка, снеток – <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)	1957 (О); 1994 (О)	С	Немногочисленный
5	Европейская ряпушка – <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	1955–1961 (В); 1956 (О); 2001 (О)	ПИ	Редкий
6	Обыкновенный сиг – <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)	1955–1961 (В)	ПИ	–
7	Пелядь – <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789)	1961–1991 (В); 1980 (О); 2005 (О)	ПИ	Единичные находки
8	Ротан – <i>Perccottus glenii</i> (Dybowski, 1877)	с 1980-х (О); 1995 (О)	ПИ, НИ и С	Многочисленный
9	Бычок-песочник, речной бычок – <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	2000 (О); 2015 (О)	С или НИ	Редкий
10	Бычок-кругляк, черноротый бычок – <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	с 1980-х (О); 2000 (О); 2005 (О)	С или НИ	Обычный
11	Каспийский бычок-головач – <i>Neogobius iljini</i> (Vasiljeva et Vasiljev, 1996)	с 1990-х (О); 2000 (О)	С или НИ	Немногочисленный
12	Бычок-цуцик, мраморный тупоносый бычок – <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814)	2000 (О)	С или НИ	Обычный
13	Звёздчатая пуголовка – <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874)	2001 (О); 2018 (О)	С или НИ	Единичные находки
14	Европейская речная камбала – <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	2000–2005 (О)	С или НИ	Единичные находки

Условные обозначения: Год вселения и (или) обнаружения: В – вселение; О – обнаружение.

Вектор вселения: ПИ – преднамеренная интродукция; НИ – непреднамеренная интродукция; С – саморасселение.

ное обитание в них в настоящее время невозможно в связи с особенностями их биологии. Они либо убегают из рыбоводных хозяйств (сибирский осётр и микижа), либо являются объектами пастбищного рыбоводства (белый амур, толстолобики), и размножение этих видов осуществляется искусственным путём.

Известно, что реальный экологический эффект от проникновения чужеродного вида возникает только в случае его успешной натурализации [Элтон, 1960]. Очень информативно структурировать данные по чужеродным видам по схеме, иллюстрирующей последовательные барьеры и фазы, проходимые (или не проходимые) видом в процессе инвазии [Richardson et al., 2000; Биологические инвазии..., 2004] (рис. 2).

На данной схеме наглядно представлены фазы, в которых находится чужеродный вид в

процессе инвазии в биотопы. Из 14 анализируемых видов не вступившими в фазу натурализации являются 5 видов (обыкновенный сиг, речной угорь, пелядь, звёздчатая пуголовка, европейская речная камбала). Однако следует учитывать, что речной угорь, в связи с тем, что является проходным катадромным видом со значительным удалением от мест нереста (море), натурализоваться не может.

Чужеродные виды рыб Ивановской обл. относятся к 10 родам, 8 семействам и 6 отрядам, причём больше всего вселенцев из отряда окунеобразных (6 видов) и карпообразных (4), по одному виду представлены отряды: угреобразных, лососеобразных, сельдеобразных, камбалообразных.

Процесс вселения чужеродных видов рыб в водоёмы Ивановской обл. видимо начался в 1955 г. В том году было произведено пере-

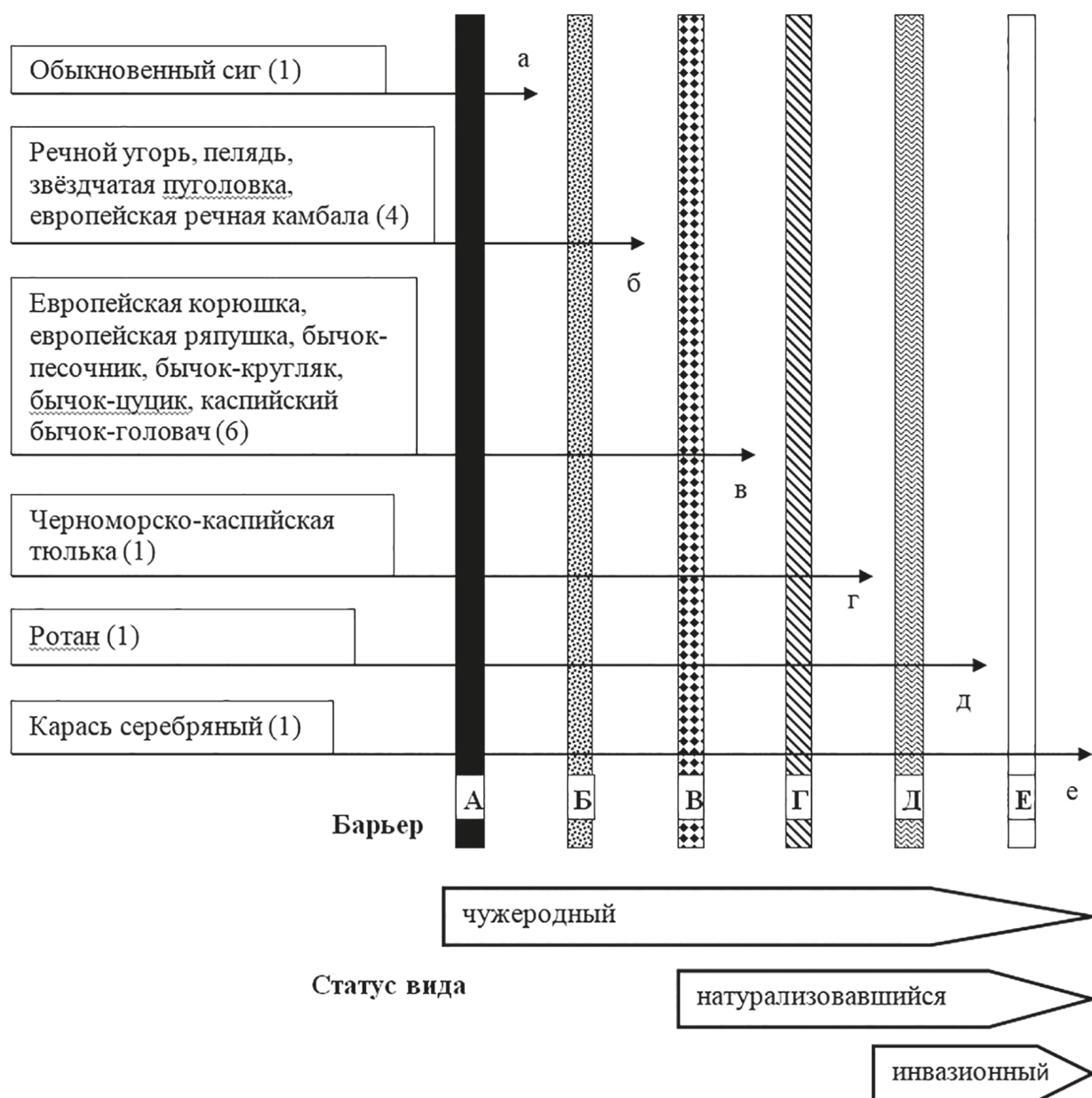


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая последовательные барьеры и фазы инвазии в водные биоценозы Ивановской области А – преодоление географического барьера; Б – освоение биотических и абиотических особенностей нового биотопа; В – проявление способности к регулярному размножению (натурализация); Г – преодоление барьеров на пути расселения из мест интродукции; Д – освоение нарушенных экосистем во всей области инвазии; Е – освоение естественных экосистем во всей области инвазии.

крытие русла р. Волги, и к 1957 г. произошло наполнение Горьковского вдхр. до проектного уровня. Процесс вселения чужеродных видов ускорялся с течением времени. Можно констатировать, что с конца 1980-х гг. инвазии рыб в бассейны Днепра и Волги приобрели характер взрывной массовой экспансии, которая проходит с нарастающей скоростью [Слынько и др., 2010].

Считается, что нарушенные экосистемы более восприимчивы к инвазиям [McNeely et

al., 2001; Leppäkoski et al., 2002]. Полученные данные по распространению чужеродных видов рыб в Ивановской обл. показали, что все 14 чужеродных видов обитают в основном в антропогенно-трансформированных водоёмах, в частности Горьковском и Увдовском водохранилищах.

Регионом-донором для большинства чужеродных видов являются бассейны Каспийского, Чёрного и Азовского морей – 6 видов (черноморско-каспийская тюлька, бычок-пе-

сочник, бычок-кругляк, каспийский бычок-головач, бычок-цуцик, звёздчатая пуголовка). Из бассейнов Балтийского, Белого морей и озёрных экосистем верховьев Волги происходят – 5 видов (речной угорь, европейская корюшка, европейская ряпушка, обыкновенный сиг, европейская речная камбала). Дальний Восток и Сибирь являются регионом-донором для 3 видов (карась серебряный, пелядь, ротан).

Таким образом, все виды-вселенцы ихтиофауны Ивановской обл. являются представителями евразийской ихтиофауны. Однако в настоящее время в Волгореченском рыбном хозяйстве разводят африканского клариевого сома – *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) и американского сомика – *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819) [Волгореченскрыбхоз..., 2020], поэтому в непосредственной близости к водоёмам Ивановской обл. присутствуют популяции, по крайней мере, двух видов, регионы-доноры которых находятся на другом континенте.

Проникновение в водоёмы региона чужеродных видов может оказывать определённое влияние на ряд аборигенных видов рыб. Обитатель небольших водоёмов карась золотой – *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) находится в угрожаемом состоянии из-за проникновения в водоёмы ротана и карася серебряного. Карась серебряный гибридизирует с аборигенным для водоёмов европейской части России золотым карасём [Hanfling et al., 2005; Smartt, 2005] и, так как обладает более широким спектром питания и быстрым ростом [Интегрированная база данных..., 2020], вытесняет золотого карася. В результате вселения ротана в водохранилища Ярославской обл. в сообществах с небольшим числом видов ротан стал доминирующим видом [Шляпкин, Тихонов, 2001]. Другими исследователями отмечено, что сообщества с исходно многокомпонентной структурой, включающей щуку, окуня и другие виды, гораздо более устойчивы к появлению ротана [Еловенко, 1980; Кудерский, 1980]. В Ивановской обл. карась золотой стал малочисленным или исчез во многих водоёмах. По данным обследования водоёмов, ихтиофауна значительной части прудов, торфяных и песчаных карьеров региона представлена ротаном и карасём серебряным.

Также на территории области всего в нескольких небольших карстовых водоёмах обитает озёрный голянь *Phoxinus phoxinus* (Pallas, 1814), который является редким аборигенным видом на территории области и включён в Красную книгу Ивановской области [Красная книга..., 2017]. В случае проникновения ротана в водоёмы обитания голяня – его популяция может быть уничтожена. Таким образом, ряд аборигенных видов находятся в угрожаемом состоянии из-за проникновения в водоёмы региона чужеродных видов, в особенности ротана и карася серебряного, включённых в Перечень инвазионных видов – приоритетных мишеней России [Вехов, Решетников, Дгебуадзе, 2018].

В настоящее время виды-вселенцы составляют значительную долю в составе ихтиофаун ряда регионов Верхней Волги. Так по данным Нижегородской лаборатории ФГНУ ГосНИОРХ [Клевакин и др., 2005], в водоёмах Нижегородской обл. обитает 63 вида рыб и миног, из которых «новых» – 22 вида. По данным Карабанова и др. [Karabanov et al., 2018], в мелководной части Верхней Волги вселенцы представлены 8 видами из общего количества в 25 видов, обнаруженных на мелководьях. Чужеродная ихтиофауна Ивановской обл. представлена 14 видами, что составляет 22.6% от полного состава ихтиофауны региона (62 вида, включая класс миноги) или 28.6% от «стабильно обитающей» части (49 видов).

Из всех чужеродных видов рыб региона (14) натурализовались 9 (64.3%). В целом по бассейну Волги, по литературным данным, доля натурализовавшихся вселенцев сходна – из всех выявленных по бассейну чужеродных видов натурализовалось 27 видов, или 62% видов [Слынько и др., 2010]. От полного состава ихтиофауны Ивановской обл. эти 9 натурализовавшихся видов составляют 14.5%, а если брать за основу для расчёта только «стабильно обитающую» часть ихтиофауны области (49 видов), то доля натурализовавшихся составляет 18.4%.

Два вида (серебряный карась, ротан) не только натурализовались, но даже полностью интегрировались во многие местные биотопы, их доля от полного состава ихтиофауны составляет 3.2%, а от «стабильно обитающей»

части ихтиофауны – 4.1%. Их следует также отнести к видам, оказывающим негативное воздействие на аборигенные виды рыб, в том числе включённые в Красную книгу Ивановской области. Эти два вида составляет долю в 14.3% от чужеродных видов и 22.2% от количества натурализовавшихся видов. Чужеродные виды ихтиофауны более успешно осваивают искусственные водоёмы (водохранилища, пруды, обводнённые карьеры).

Заключение

Значительная часть чужеродных видов, проникших в водоёмы Ивановской обл. успешно натурализовалась. Из них только два вида (ротан, карась серебряный) полностью интегрировались во многие местные биотопы, широко распространились в водных объектах региона.

Количество чужеродных видов в ихтиофауне региона, вероятно, будет увеличиваться, так как ряд видов успешно расселяются по водоёмам бассейна Волги и уже находятся в непосредственной близости от территории Ивановской обл.

Изучение особенностей внедрения инвазионных видов в состав водных природных сообществ и оценка их дальнейшего распространения важны для прогноза и поиска путей управления процессами инвазии чужеродных видов в фауну региона, а также для разработки стратегии сохранения биологического разнообразия.

Благодарности

Автор благодарит А.Л. Повалихина, А.В. Барина, В.Н. Мельникова, М.Ю. Торопова, поделившихся своими фаунистическими наблюдениями.

Финансирование работы

Обследование водоёмов проведено в рамках выполнения Муниципальных контрактов по Комплексному экологическому обследованию особо охраняемых природных территорий Ивановской обл.: № 13 от 01.04.2013; № 24 от 01.06.2013; № 11 от 01.09.2013; № 94 от 01.11.2013; № 22 от 01.06.2014; № 177 от 01.11.2014; № 41 от 01.12.2014; № 37 от 01.02.2016; № 7 от 01.05.2016; № 10

от 01.05.2016; № 13 от 01.05.2016; № 140 от 01.06.2016; № 141 от 01.06.2016; № 13 от 15.08.2016; № 205 от 01.12.2016; № 24 от 15.08.2017; государственному контракту № 20/21 от 04.06.2021 на оказание услуг по научным исследованиям – подготовке материалов по ведению Красной книги Ивановской области.

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

- Альбицкий Ф.А. Животный мир области // В кн.: Растительность и животный мир области. Ивановская промышленная область. Выпуск второй / Под ред. Ф.А. Альбицкого, В.М. Пчёлкина. Иваново: Государственное изд-во, Ивановское областное отделение, 1931. 48 с.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 2. 251 с.
- Барин С.Н. Инвентаризация видового списка миног и рыб Ивановской области // Вестник ИвГУ. Иваново: ИвГУ, 2018. Вып. 2. С. 5–9.
- Барин С.Н., Торопов М.Ю. Новый вид-интродуцент (бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*) на территории Ивановской области // Молодая наука в классическом университете. Иваново: ИвГУ, 2005. С. 31.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи. М., 1916. 634 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран: В 2 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 468 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран: В 2 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 469–925.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Боровикова Е.А., Карабанов Д.П., Комарова А.С., Малина Ю.И., Малин М.И. Популяции ряпушки (*Coregonus albula* (L.)) реки Волга и водоёмов волжского бассейна // Сб. тезисов докладов Всерос. конф. «Волга и её жизнь» / Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, 22–26 октября 2018 г. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 10.
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Труды биологической станции «Борок». 1950. Вып. 1. С. 236–275.
- Вехов Д.А., Решетников А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. *Carassius auratus* complex // В кн.: Самые опасные инвазионные

- виды России (ТОП-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяна, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. С. 528–537.
- Водные объекты, расположенные на особо охраняемых природных территориях Ивановской области. Вып. 1: Озёра: Валдайское, Высоковское, Серковское, Красный Остров, Рубское, Святое, болото Ламненское, Увдовское водохранилище / Под ред. Е.А. Борисовой. Иваново: ПресСто, 2013. 88 с.
- Волга и её жизнь // Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Волгореченскрыбхоз (Электронный документ) // (<https://volgorechenskrybhoz-cs2163052.tiu.ru>). Проверено 14.07.2020.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Глобальные изменения и инвазии чужеродных видов в бассейне Волги // Сб. тезисов докл. Всерос. конф. «Волга и её жизнь» / Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, 22–26 октября 2018 г. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 36.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ивановской области в 2019 г. Иваново, 2020. 170 с.
- Еловенко В.Н. О роли ротана в водных экосистемах Верхней Волги // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1980. С. 57–62.
- Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоёмы Европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1517–1522.
- Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюллетень МОИП. 1940. Т. 49, вып. 1. С. 19–32.
- Ивановская область. Административно-территориальное деление по состоянию на 1.06.1981 г. Иваново, 1982. 360 с.
- Интегрированная база данных (БД) по разнообразию позвоночных животных России (Электронный ресурс) // (<http://www.sevin.ru/vertebrates>). Проверено 14.07.2020.
- Карабанов Д.П., Павлов Д.Д., Никитин Э.В., Соломатин Ю.И., Кострыкина Т.А., Смирнов А.К., Столбунов И.А. Анализ видового состава, проблемы идентификации и путей расселения чужеродных видов рыб в бассейне реки Волги // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 3. С. 7–17.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 431 с.
- Клевакин А.А., Блинов Ю.В., Минин А.Е., Пестова Ф.С., Постнов Д.И. Рыболовство в Нижегородской области / Комитет охраны природы и управления природопользованием Нижегородской области, Нижегородская лаборатория ФГНУ ГосНИОРХ. Нижний Новгород, 2005. 96 с.
- Клевакин А.А., Логинов В.В. Встречаемость чужеродных видов рыб на водозаборах реки Ока, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ // Эколого-биологические особенности Чебоксарского водохранилища и водоёмов его бассейна. СПб., 2015. С. 29–55.
- Кожевников Г.П., Лесникова Т.В. Горьковское водохранилище // Известия Государственного научно-исследовательского института озёрного и речного рыбного хозяйства. 1975. Т. 102. С. 87–104.
- Красная книга Ивановской области: В 2 т. Т. 1: Животные // Под ред. В.Н. Мельникова. Иваново: Научный консультант, 2017. 240 с.
- Кудерский Л.А. Ротан в прудах Горьковской области // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоёмов. Л.: ГосНИОРХ, 1980. Вып. 25. С. 28–33.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 1 (5). С. 6–85.
- Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 404 с.
- Михайлова Н.Д. Гидробиологическая характеристика озёр Святого и Рубского (Ивановская область) // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоёмов. 1975. № 16. С. 48–51.
- Никольский Г.В. Краткий обзор ископаемой четвертичной фауны пресноводных рыб СССР // Известия Всесоюзного географического общества. 1945. № 5. С. 288–292.
- Паршуков Г.А. Рыбообразные и рыбы Ивановской области // Сб. статей: Природа Ивановской области. Ярославль: Верхне-Волжское кн. изд-во, 1976. С. 166–175.
- Постнов Д.И. Закономерности формирования и рациональное использование биологических ресурсов Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2013. 24 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 297 с.
- Рыбаков Б.А. Торговля и торговые пути: В 2-х т. Т. 1: История культуры Древней Руси. Домонгольский период / Под ред. Б.Д. Грекова, М.И. Артамонова, Н.Н. Воронина. М.; Л.: АН СССР, 1951. С. 315–369.
- Сабанев Л.П. Рыбы России. Жизнь и ловля (уженье) наших пресноводных рыб. В 2-х т. М.: Физкультура и спорт, 1982. Т. 1. 383 с. Т. 2. 575 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилищах Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 73–87.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.Н., Яковлев В.Н. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // Каталог растений и животных бассейна Волги. Ярославль: ИБВВ РАН, 2000. С. 252–277.
- Тихий М.И. Результаты акклиматизации рыб // Известия ВНИОРХ. 1953. Т. 32. С. 99–118.

- Шляпкин И.В., Тихонов С.В. Распространение и биологические особенности ротана *Perccottus glenii* Dybowski в водоёмах Верхнего Поволжья // Мат-лы Американско-российского симпозиума по инвазивным видам. Ярославль, 2001. С. 203–204.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1960. 230 с.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 53–69.
- Hanfing B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // *Freshwater Biology*. 2005. Vol. 50. P. 403–417.
- Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I., Borovikova E.A., Gerasimov Yu.V., Kodukhova Yu.V., Smirnov A.K., Stolbunov I.A. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (Results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // *Transactions of IBIW RAS*. 2018. No. 82 (85). P. 67–80.
- Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S. *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. 583 p.
- McNeely J.A., Mooney H.A., Neville L.E., Schei P., Waage J.K. *A Global Strategy on Invasive Alien Species*. IUCN Gland, Switzerland, and Cambridge, UK, in collaboration with the Global Invasive Programme, 2001. 55 p.
- Moyle P.B., Light T. Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? // *Ecology*. 1996. Vol. 77. No. 6. P. 1666–1670.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Smartt J. A possible genetic basis for species replacement: preliminary results of interspecific hybridisation between native crucian carp *Carassius carassius* (L.) and introduced goldfish *Carassius auratus* (L.) // *Aquatic Invasions*. 2005. Vol. 2(1). P. 59–62.
- Vermeij G.J. An agenda for invasion biology // *Biological Conservation*. 1996. Vol. 78. P. 3–9.

ALIEN SPECIES AS PART OF THE ICHTHYOFAUNA OF THE IVANOV REGION

© 2022 Barinov S.N.

Ivanovo regional branch of the public-state association
«All-Russian physical culture and sports society «Dynamo», Ivanovo 153002, Russia
barinowsergei@mail.ru

The review of data on alien species of ichthyofauna of the Ivanovo Region, Russia, is presented. In the composition of the ichthyofauna of the Ivanovo Region, 14 alien species were recorded, nine species of which were successfully naturalized in natural communities. Of those ones that naturalized successfully, only 2 species have fully integrated into the structure of the biotopes of the territory under consideration and inflict harm to the aboriginal ichthyofauna.

Keywords: introduction, naturalization, invasions, fish.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ К НАТУРАЛИЗАЦИИ *MAGNOLIA SIEBOLDII* S.L. В РОССИИ

© 2022 Богачёв И.Г.*, Творогов С.П., Каменева Л.А.

ФГБУН Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, 690024, Россия
ily-bogachev@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.04.2021. После доработки 23.01.2022. Принята к публикации 14.02.2022

Изучен инвазионный потенциал *Magnolia sieboldii* К. Koch на территории Ботанического сада-института Дальневосточного отделения Российской академии наук (БСИ ДВО РАН). Организован мониторинг с 2015 г. появления самосева в естественных экосистемах. Проанализированы его возрастная структура и морфометрические показатели. Показана зависимость массового появления сеянцев от фенологических сдвигов, вызванных современными климатическими изменениями. Использован метод моделирования потенциальных местообитаний для описания изменения границ естественного ареала за период от последнего ледникового максимума до будущего в краткосрочной перспективе (2070 г.). Установлена тенденция к его расширению в северо-восточном направлении, и в том числе, потенциал к расселению данного вида по территории российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: изменение климата, моделирование экологических ниш, Приморский край.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-31-40

Введение

Магнолии давно и успешно используются в декоративном садоводстве: в настоящее время насчитывается более 1000 зарегистрированных сортов [Magnolia Society International, 2021]. Несмотря на популярность магнолий, интродуцированных в различных странах, опубликовано незначительное число исследований их натурализации [Bellemare, Deeg, 2015; Kwon, Oh., 2015; Kwon et al., 2019]. Род *Magnolia* L. насчитывает более 220 видов, распространённых в Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америке [Azuma et al., 2001; Xia et al., 2008; Yan et al., 2008; Palmarola et al., 2016].

Осуществляя плановые работы по поддержанию коллекции магнолий Ботанического сада-института Дальневосточного отделения Российской академии наук в городе Владивостоке (БСИ ДВО РАН), в 2015 г. мы обнаружили самосев магнолии Зибольда (*Magnolia sieboldii* К. Koch.) на территории сада, в том числе в естественных экосистемах.

M. sieboldii (подрод *Magnolia*, секция *Rhytidospermum*, подсекция *Oyama*) – многоствольное листопадное дерево или крупный кустарник до 5 м высотой с широкой кроной. Естественный ареал вида носит дизъюнктивный характер и располагается в трёх

областях: на п-ове Корея до горы Пектусан на севере, недалеко от границы с Китаем [Tang et al., 2011; Woody Plants, 2021] и в южной части Японского Архипелага и провинции Аньхой, Гуанси, Сычуань в Китае [Flora of China, 2021].

В пределах естественного ареала, основные местообитания *M. sieboldii* приурочены к лесным сообществам гор и предгорий на высотах от 100 до 2000 м над уровнем моря. Наиболее часто вид встречается в высотном поясе смешанных хвойно-широколиственных лесов, где большие площади приходится на вторичные дубовые леса. В поясе смешанных полувечнозелёных лесов *M. sieboldii*, в условиях более высокой конкуренции, нередко находится в угнетённом состоянии [Kim et al., 2015].

M. sieboldii описана Ф. Зибольдом и Й.Г. Цукарини (Siebold P.F. and Zuccarini J.G.) в 1846 г. В Европу впервые завезена в 1865 г., в России культивируется со второй половины XX в. [Гинкул, 1939; Callaway, 1994; Романов и др., 2005].

Впервые, для создания коллекции в БСИ ДВО РАН, *M. sieboldii* была получена семенами из ботанического сада города Пхеньян (КНДР) в 1972 г. [Петухова, 2003].

В 1980-е г. в БСИ были предприняты попытки интродуцировать три вида магнолии *M. sieboldii* K. Koch., *M. kobus* DC., *M. obovata* Thunb. в сообщества хвойно-широколиственного леса на территории БСИ, для чего были расчищены площадки 10 × 10 м, и высажены саженцы. В результате большинство растений погибло [Петухова, 2003] и в настоящее время остались единичные экземпляры, находящиеся в угнетённом состоянии.

На данный момент взрослые экземпляры в коллекции ежегодно цветут и плодоносят. Ранее нами были проанализированы существенные сдвиги фенологического ритма *M. sieboldii*, связанные с текущими изменениями климата [Каменева и др., 2018]. Обсуждению последствий этого явления посвящено большое число исследований [Семенов и др., 2004, 2006; Парилова и др., 2006; Menzel et al., 2006; Karolewski et al., 2007; Krajmerova et al., 2009; Gaira et al., 2014; Chen et al., 2015].

Выход интродуцированных видов растений за пределы культурного ареала и их спонтанная натурализация – один из признанных факторов воздействия человека на природные сообщества. Внедрение чужеродных растений в естественные экосистемы способствует снижению биоразнообразия, которое, в свою очередь, несёт негативные экологические, социальные и экономические последствия. Данное явление также может служить и одним из индикаторов глобальных климатических изменений [Richardson, Pysek, 2000; Donaldson et al., 2013; Kwon, Oh, 2015; Яценко, Виноградова, 2018]. Изучение видов, потенциально способных к натурализации в нашем регионе, позволит дополнить картину происходящих изменений восточноазиатского биома смешанных хвойно-широколиственных лесов.

Цель работы – прогнозировать возможность дальнейшего распространения чужеродного вида *M. sieboldii* на территории российского Дальнего Востока при помощи моделирования потенциальных местообитаний (Species distribution modeling, SDM).

Материалы и методы исследований

БСИ ДВО РАН расположен в городе Владивостоке, в южной части Приморского края.

Эта территория имеет неоднородный рельеф. В его центральной и восточной части находится горная система Сихотэ-Алинь, переходящая в равнину (Суйфуно-Ханкайская депрессия) на юго-западе. Климат формируется под влиянием холодного арктического воздуха в зимнее время, и тёплого влажного морского воздуха в летний период. Массы воздуха перемещаются зимой из глубин охлаждённого Азиатского материка в сторону океана, а летом с океана на материк. В западных районах климат континентальный, с холодной зимой и жарким летом. В восточных районах зима мягкая, с более высокими температурами, а летний период характеризуется большим количеством осадков и повышенной влажностью [Туркения, 2010]. Топографическая неоднородность определяет на территории края особые климатические условия. Режим выпадения атмосферных осадков в многолетнем, годовом, сезонном и даже месячном диапазонах крайне нестабилен.

Самосев *M. sieboldii* на территории БСИ ДВО РАН впервые отмечен в 2015 г., после чего был организован его мониторинг. В 2020 г. мы проанализировали возраст самосева и определили его морфометрические показатели: высоту и диаметр у основания.

Для построения SDM были использованы методы моделирования распространения видов [Babak, Miguel, 2016]. Для этого из базы данных GBIF [2020] и Chinese virtual herbarium [2020] собраны записи географических координат локалитетов из нативной части ареала – мест произрастания *M. sieboldii* s.l. (*Magnolia sieboldii* subsp. japonica K. Ueda, *Magnolia sieboldii* subsp. sinensis (Rehder & E.H. Wilson) Spongberg) (рис. 1). При построении модели использованы координаты с точностью до 500 м на местности.

Для моделирования климатической ниши были выбраны 6 наиболее информативных и наименее взаимосвязанных показателей из более чем 30 биоклиматических предикторов: тепловой индекс Кира (WKI, Kira's warmth index) – сумма среднемесячных температур больше 5 °С; Холодовой индекс Кира (CKI, Kira's coldness index) – сумма среднемесячных температур меньше 5 °С; индекс континентальности (Co, Continentality index)

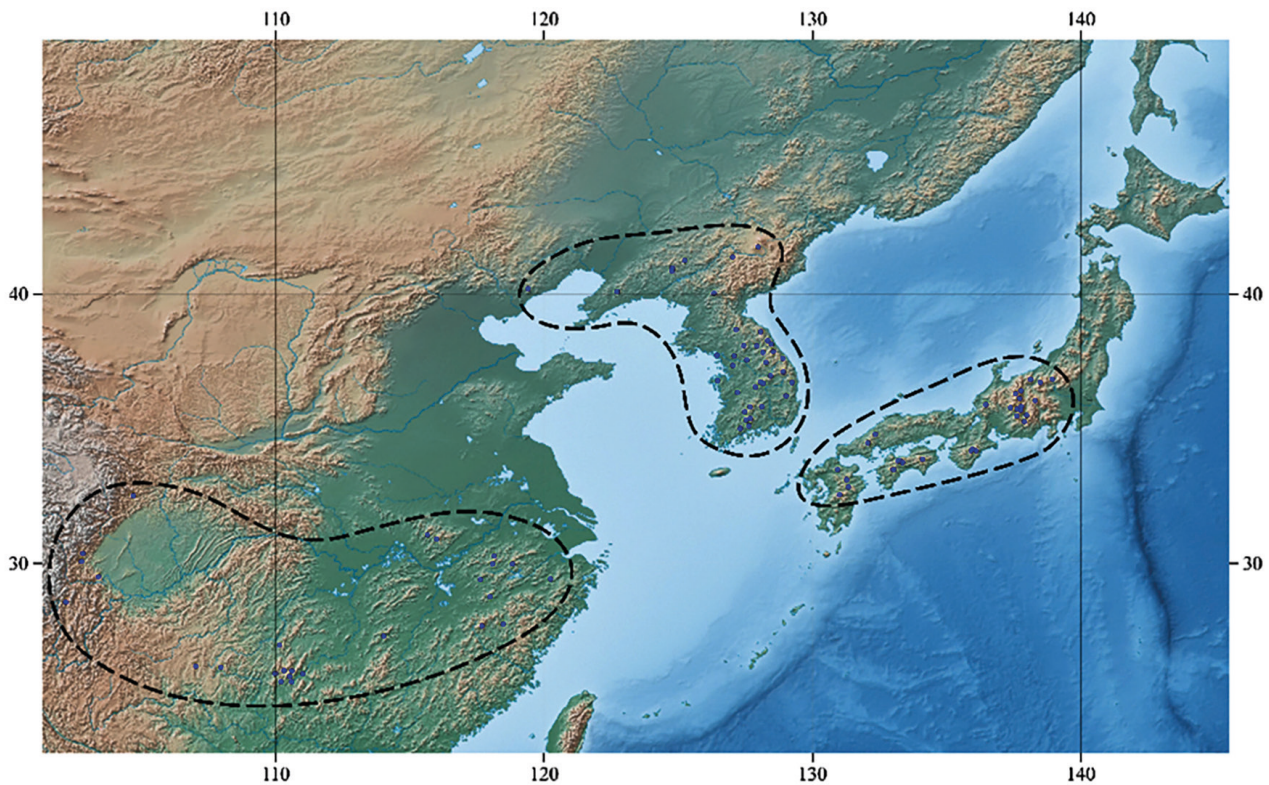


Рис. 1. Распространение *M. sieboldii* s.l.

– разница между средними температурами холодного и тёплого месяца; количество осадков за тёплый период (Pr_w) – общее количество осадков при температуре выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$; количество осадков за холодный период при температуре ниже $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Pr_c); высота над уровнем моря (Elev.). Данные для среднемесячных температур и месячного количества осадков взяты из климатической базы CHELSA [Karger et al., 2017] с высоким пространственным разрешением (30 угловых секунд) [CHELSA, 2020].

Фильтрация данных для обеспечения равномерного распределения выполнена при помощи пакетов ‘Coordinate cleaner’ и ‘spThin’ [Aiello-Lammens et al., 2015; Zizka et al., 2019]. Итоговый объём выборки составил 100 записей. Для решения проблемы мультиколлинеарности между предикторными переменными был применён VIF-тест (Variance Inflation Factor) [Quinn, Keough, 2002].

Для оценки изменения климатических условий использованы модели MIROC-ESM (Model for Interdisciplinary Research on Climate) для последнего ледникового максимума (LGM, Last glacial maximum) [CHELSA,

2020], а также модели будущих климатических изменений (RCP, Representative Concentration Pathways) на 2070 г. (rcp_2.6, rcp_8.5) [Braconnot et al., 2007; Van Vuuren et al., 2011; CHELSA, 2020].

Расчёты выполнены при помощи пакета ‘sdm’ [Babak et al., 2016]. Случайным образом были сгенерированы 5000 фоновых точек (точек псевдоотсутствия). Построение моделей проведено при помощи алгоритмов регрессионного анализа и машинного обучения MARS (Multivariate Adaptive Regression Spline), GAM (Generalized Additive Model), GLM (Generalized Linear Model), BRT (Boosted Regression Tree), RF (Random Forest) с изъятием из выборки 30% тестовой части при пятидесятикратной репликации [McCullagh, Nelder, 1989; Hastie, Tibshirany, 1990; Friedman, 1991, 2001; Breiman, 2001]. Итоговая SDM потенциальных ареалов для разных временных периодов получена при помощи консенсусной модели, построенной по средневзвешенным показателям статистического критерия TSS (True Skill Statistics).

Итоговая оценка пригодности модели произведена с помощью индекса Бойса [Boyce et

al., 2002; Hirzel et al., 2006], для вычисления которого используются только точки присутствия вида. Использование индекса Бойса более корректно по сравнению с использованием статистического критерия AUC (Area Under Curve) [Lobo et al., 2008].

Построение моделей распространения вида проведено в программной среде R на основе данных точек находок и предикторных переменных. При помощи функции 'getVarImp' оценён вклад каждого фактора среды в построение итоговой модели.

Результаты

На территории БСИ ДВО РАН найдено 137 сеянцев *M. sieboldii* возрастом от 1 до 5 лет. Все растения нормально развиты, без каких-либо отклонений и повреждений, вполне зимостойки. Располагаются на опушках, в естественных экосистемах, в питомниках и вблизи материнских растений (рис. 2).

Помимо одиночных всходов, молодые растения образуют и плотные группы, что позво-

ляет предположить, в том числе, зоохорный характер распространения. Запасы семян, сделанных птицами и мелкими грызунами, неоднократно были найдены нами на территории БСИ. Весной оставшиеся нетронутыми семена при благоприятных условиях прорастают. Возрастная структура популяции неоднородна: преобладают растения в возрасте 5 лет и менее 1 года (рис. 3). Полученные данные не позволяют сделать выводы о динамике расселения, однако установлено, что массовое появление самосева начиналось в 2014–2015 гг. Важно отметить, что на коллекционных растениях устойчивое формирование всхожих семян отмечается с 1993 г. и только в 2013–2014 гг. сложились оптимальные условия для их самостоятельного прорастания в открытом грунте.

Таким образом, совокупность экземпляров *M. sieboldii* на территории БСИ мы можем рассматривать как ценопопуляцию в начале её развития.

Анализ многолетних фенологических наблюдений *M. sieboldii* в условиях куль-

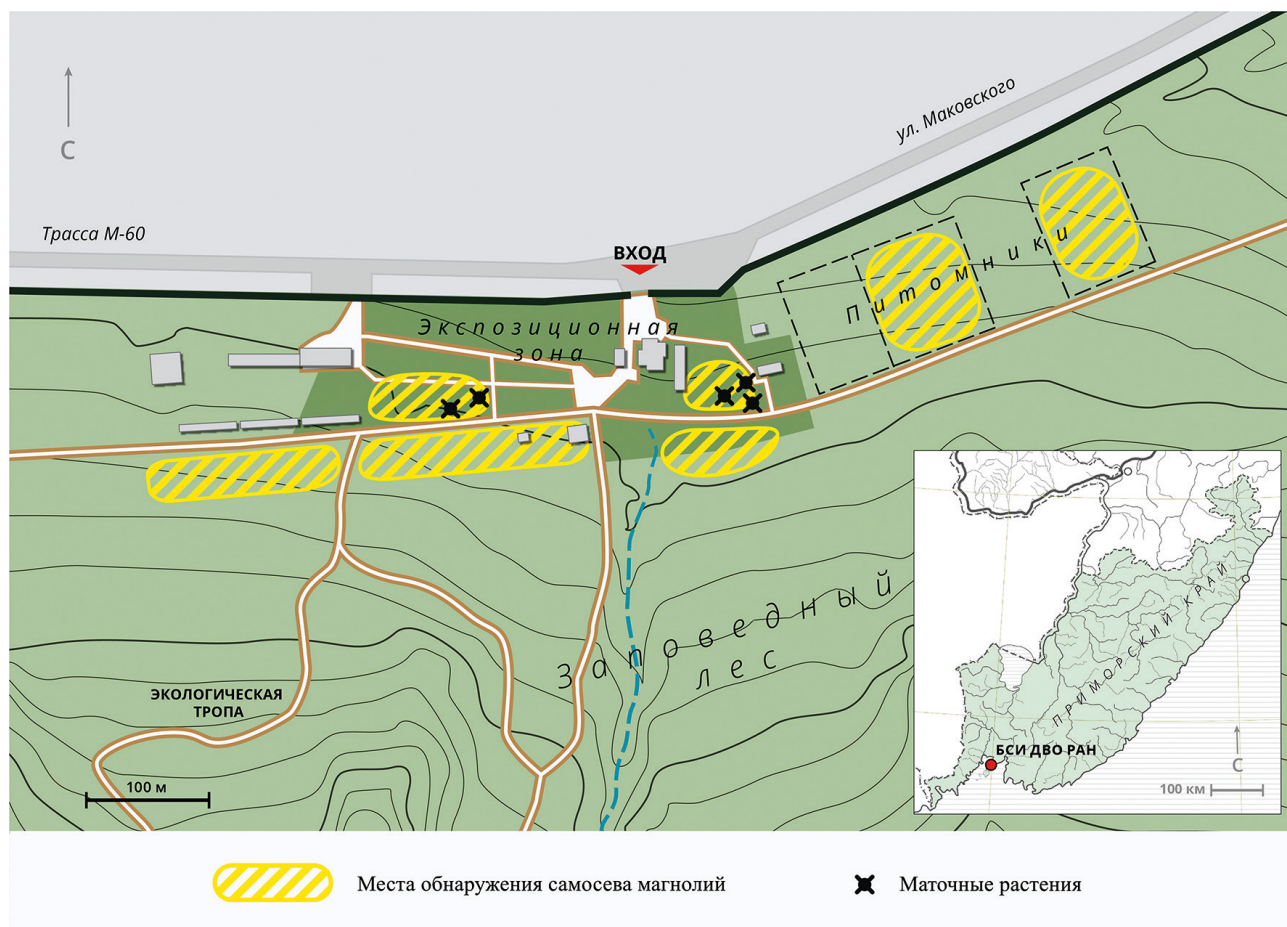


Рис. 2. Места обнаружения *M. sieboldii* на территории Ботанического сада-института ДВО РАН в результате самосева.

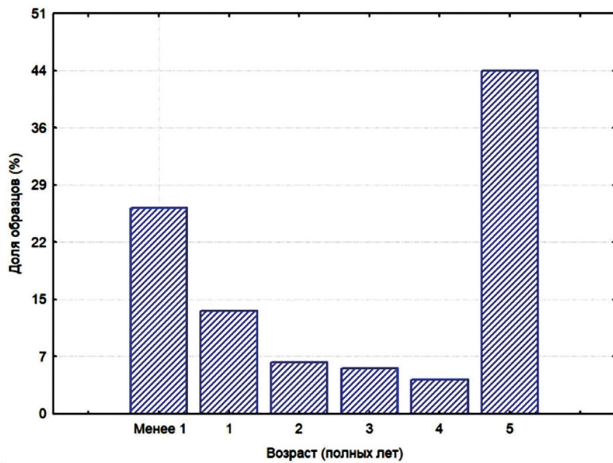


Рис. 3. Возрастная структура популяции *M. sieboldii*.

туры БСИ ДВО РАН позволил установить зависимость наступления вегетации и продолжительности фенологических фаз от меняющихся климатических параметров. Установлено, что продолжительность вегетационного периода с 1983 г. по 2020 г. увеличилась в среднем на 14 дней за счёт смещения начала вегетационного периода (фаза набухания почек) на более ранние даты. Время окончания вегетации за этот период существенно

не изменилось. Наиболее сильные изменения в фенологическом спектре отмечены для периода цветения (рис. 4). В 2017–2020 гг., по сравнению с периодом 1980-х гг., его начало отмечалось на 17–20 дней раньше, а его продолжительность увеличилась, с 30–40 дней до 80–88 дней. Созревание плодов впервые отмечено в 1988 г., и к 2020 г. сместилось на более ранние сроки (на 10–15 дней). Таким образом, изменения климатических условий в годы наблюдений (повышение температуры в зимние месяцы, более ранний переход среднесуточных температур через 0 °С) способствовали преодолению репродуктивного барьера.

Построенные модели, обладают высокой прогностической точностью, основанной на статистических показателях AUC, TSS и индексе Бойса, для итоговой консенсусной модели. (табл. 1).

Модели потенциальных ареалов для временных периодов LGM (21 тыс. лет назад), современности и 2070 г. (рис. 5) показывают потенциальное распространение вида на юго-востоке Китая, Корейском п-ове и

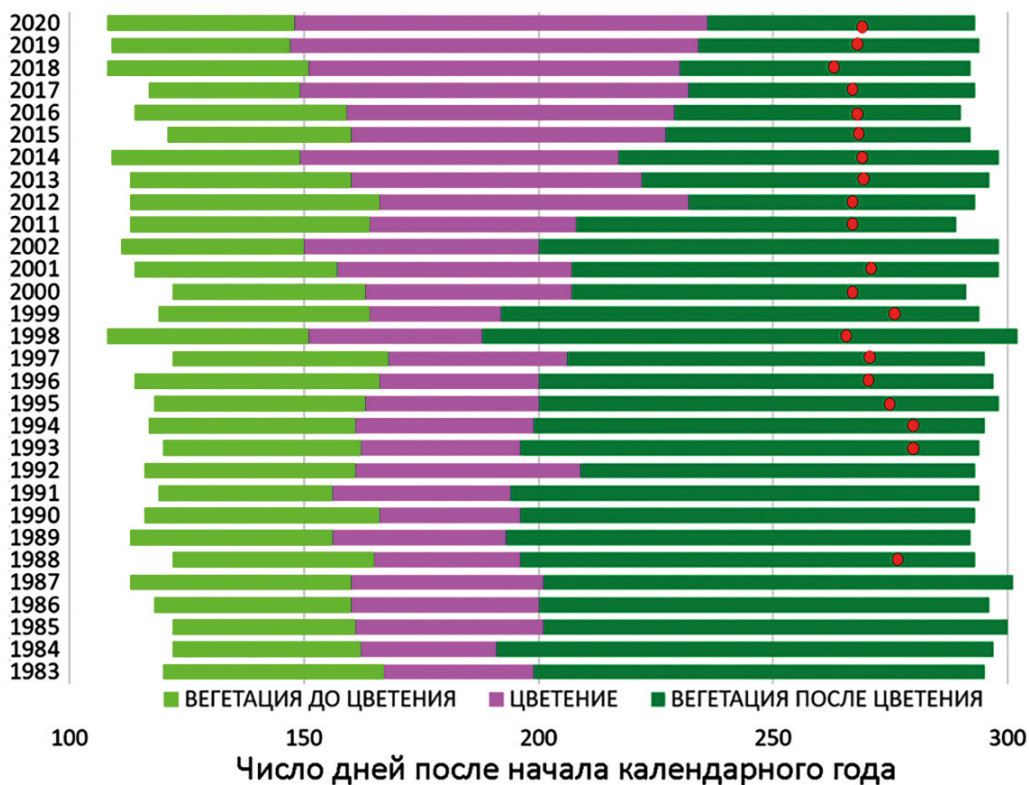


Рис. 4. Фенологический спектр *Magnolia sieboldii* в условиях БСИ ДВО РАН. Красные точки обозначают дату массового созревания плодов.

Таблица 1. Статистические показатели методов моделирования.

Методы	Статистические показатели		
	AUC	TSS	Индекс Бойса
BRT	0.93	0.76	0.981
GAM	0.95	0.79	
GLM	0.9	0.72	
Mars	0.95	0.8	
RF	0.95	0.78	

Примечание: BRT – Boosted Regression Tree, GAM – Generalized Additive Model, GLM – Generalized Linear Model, MARS – Multivariate Adaptive Regression Spline, RF – Random Forest, AUC – Area Under Curve, TSS – True Skill Statistics.

Японских островах, в пределах Восточноазиатской флористической области. Согласно полученным моделям (рис. 5 А), плейстоценовый максимум *M. sieboldii* пережила в рефугиумах в южной части Японского архипелага и в горных районах северо-восточного Китая. Фрагменты ареала отмечаются на юге Корейского п-ова и на суше, ныне являющейся шельфом Жёлтого моря. Модель современ-

ного распространения, в целом, соответствует актуальному распространению *M. sieboldii* и показывает потенциально подходящие местообитания вида на Корейском п-ове и в северо-восточном Китае, на значительном удалении от юга Приморского края. Прогнозные модели при обоих рассмотренных климатических сценариях (рис. 5 С, D) расширяют ареал вида в северном направлении и пока-

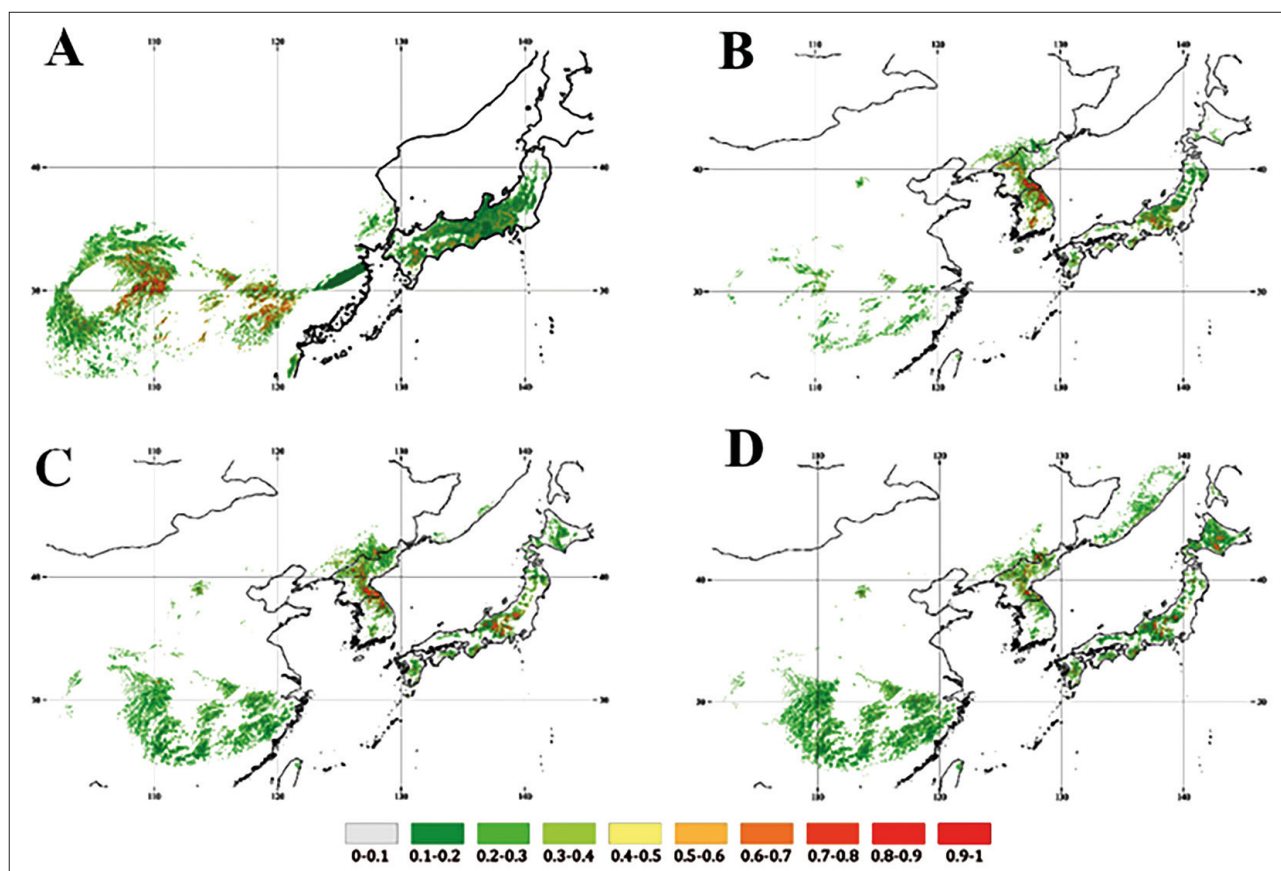


Рис. 5. Модели потенциального распространения *M. sieboldii* s.l. А – в период последнего ледникового максимума (LGM), В – в современных климатических условиях, С – согласно сценарию RCP 2.6 на 2070 г., D – согласно сценарию RCP 8.5 на 2070 г.

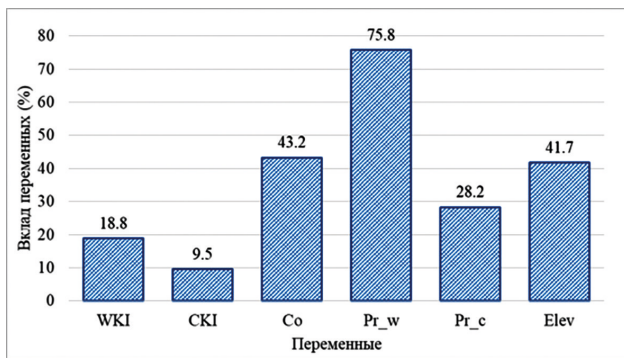


Рис. 6. Процентный вклад переменных в построение итоговой модели (WKI – тепловой индекс Кира; CKI – холодовой индекс Кира; Co – индекс континентальности; Pr_w – общее количество осадков при температуре выше 0 °C; Pr_c – количество осадков при температуре ниже 0 °C; Elev – высота над уровнем моря).

зывают потенциально подходящие условия для распространения *M. sieboldii* в юго-восточном Приморье к 2070 г.

Оценка вклада факторов в модели распространения (рис. 6) показывает, что распространение *M. sieboldii* контролируется в наибольшей степени уровнем осадков в периоды с температурой воздуха выше 0 °C. Меньший вклад в общую модель имеют также индекс континентальности (резкая сезонность температурных режимов не способствует выживанию магнолии) и высота над уровнем моря (параметр связан с градиентом тепла на региональном уровне, и фактически является прокси-переменной теплового режима). В число статистически значимых параметров вошли также количество осадков в месяцы со среднемесячной температурой воздуха <0 °C (количество осадков, выпадающих в виде снега, – фактор, контролирующий промерзание почв), тепловым индексом Кира (параметр, отражающий длительность вегетационного периода) и холодовым индексом Кира (длительность периода с температурами ниже вегетационных).

Обсуждение

Пропорционально скорости вовлечения новых растительных объектов в культуру в регионах возрастает число чужеродных потенциально инвазионных видов, способных внедриться в естественные растительные сообщества. С увеличением населения и глубины трансформации природной среды процес-

сы инвазий стали ускоряться на российском Дальнем Востоке [Vinogradova et al., 2020]. Декоративное садоводство является одним из основных факторов, способствующих этому. Особую роль в этом процессе играют ботанические сады, поскольку растения для коллекций отбираются с учётом отдельных положительных признаков (активный рост, потенциал к успешному размножению), которые, с другой стороны, могут способствовать их внедрению в аборигенную флору. Таким образом, становится очевидна необходимость контроля и анализа инвазионного потенциала привлекаемых в культуру видов.

В мировом масштабе выход интродуцированных растений за пределы коллекций ботанических садов – нередкое явление. В исследованиях, посвящённых роду *Magnolia* [Bellemare, Deeg, 2015; Kwon, Oh, 2015; Kwon et al., 2019] анализируется динамика, структура инвазионных популяций, оцениваются потенциальные последствия. В своей работе для решения этих задач мы пошли по пути анализа математических моделей распространения вида. Согласно сценариям RCP 2.6 (рис. 3 C) и RCP 8.5 (рис. 3 D) на 2070 г., при изменении климатических условий нами спрогнозировано расширение ареала *M. sieboldii* в северо-восточном направлении. Причём сценарий RCP 8.5 предполагает гораздо большее продвижение ареала на территорию Приморского края вдоль морского побережья. Тенденцию к расширению ареала на север мы можем отметить при сравнении результатов моделирования в период последнего ледникового максимума (LGM) (рис. 3 A) с современными условиями (рис. 3 B). Результаты моделирования показывают, что некоторая часть современного шельфа Восточно-Китайского, Жёлтого и Японских морей были пригодны для обитания *M. sieboldii*. Похожие результаты были получены при моделировании потенциальных ареалов и других мезофитных видов лесов Восточной Азии: *Cryptomeria japonica* (Thunb. ex L. f.) D. Don [Kimura et al., 2014], *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. [Sakaguchi et al., 2010], *Pterocarya rhoifolia* Siebold & Zucc. [Sugahara et al., 2017], *Pinus koraiensis* [Корзников и др., в печати]. Обширные области в

восточной части предгорий Тибета в период последнего ледникового максимума (LGM) (рис. 3 А) также показаны как пригодные для *M. sieboldii*. Современный же контур территории оптимальных климатических условий значительно сместился на восток, главным образом, из-за усиления сезонной контрастности климата в континентальных районах. Территория, где сейчас расположен Корейский п-ов, являющийся в настоящее время основой ареала вида, в построении модели LGM содержит лишь незначительное количество пригодных местообитаний на северной границе распространения. В рамках этой модели обширные горные районы о. Хонсю соответствуют районам с оптимальными климатическими условиями для вида, но изменение климата в этих районах отразилось в поднятии верхней границы леса (рис. 3 В). Однако в прогнозных моделях на 2070 г. по сценариям RCP 2.6 (рис. 3 С) и RCP 8.5 (рис. 3 D) значительные дальнейшие изменения контура территории оптимальных климатических условий в этом районе не отмечены. Таким образом, мы можем увидеть природу современной дизъюнкции ареала *M. sieboldii*, причиной которой является изменение границ суши.

Естественными физическими и экологическими преградами для продвижения вида на территорию Приморского края являются плоскогорье Чанбайшань, хребет Бэkdудэган, пойма р. Туманной и Приханкайская низменность. Этот барьер посредством преднамеренной интродукции был преодолен. Таким образом, препятствием для успешной инвазии *M. sieboldii* в Приморском крае остался только ценотический барьер. Его преодоление, на данный момент, нам представляется мало возможным с учётом экологической роли в аборигенных растительных сообществах, а также её слабой конкурентоспособности и малой генетической пластичности [Kikuchi, Osone, 2021], характерной для многих реликтовых видов. Приведённые нами наблюдения за коллекционными экземплярами показывают динамику развития интродуцированной популяции от гибели высаженных на подготовленные площади сформировавшихся растений до появления самосева в растительных сообществах. С учётом наиболее вероятного

прогноза изменения климата возрастает и потенциал дальнейшего распространения вида за пределы существующего ареала, в том числе и по территории юга российского Дальнего Востока.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН БСИ ДВО РАН согласно плану НИР по проекту № ААА-А-А20-120042090002-0 «Интродукция и сохранение *ex situ* и *in vitro* генетических ресурсов растений Восточной Азии».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что не имеют конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Гинкул С.Г. Магнолиевые в советских субтропиках. Батуми: Госиздат Аджарии, 1939. 46 с.
- Каменева Л.А., Кокшеева И.М., Творогов С.П., Богачёв И.Г. Фенологический ответ *Magnolia sieboldii* K. Koch. на климатические изменения // Бюлл. МОИП. 2018. Т. 123. С. 57–64.
- Корзников К.А., Петренко Т.Я., Кислов Д.Е., Беляева Н.Г., Крестов П.В. Ретроспективное и прогнозное моделирование климатического ареала кедра корейского (*Pinus koraiensis*) (в печати).
- Парилова Т.А., Кастрикин В.А., Бондарь Е.А. Многолетние тенденции сроков наступления фенофаз растений в условиях потепления климата (Хинганский заповедник, Среднее Приамурье) // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М.: WWF России, 2006. С. 47–51.
- Петухова И.П. Магнолии в условиях юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 100 с.
- Романов М.С., Карпун Ю.Н., Бобров А.В. Итоги и перспективы интродукции представителей *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) в России // Общие вопросы ботаники. 2005. С. 29–51.
- Семёнов С.М., Кухта Б.А., Гельвер Е.С. О нелинейности климатогенных изменений сроков фенологических явлений у древесных растений // Доклады РАН. 2004. Т. 396. № 3. С. 427–429.
- Семёнов С.М., Ясюкевич В.В., Гельвер Е.С. Выявление климатогенных изменений. М.: Метеорология и гидрология, 2006. 324с.

- Туркения В.Г. Микроклимат муссонной зоны Дальнего Востока: Учебное пособие. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2010. 96 с.
- Яценко И.О., Виноградова Ю.К. Инвазионная активность древесных растений в Главном Ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук // Российский журнал биологических инвазий. 2018. №4. С. 117–131.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A. et al. // spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // Ecography. 2015. Vol. 38. P. 541–545.
- Azuma H., Garsia-Franco J.G., Rico-Gray V., Their L.B. Molecular phylogeny of the *Magnoliaceae*: the biogeography of tropical and temperate disjunction // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. No. 1. P. 2275–2285.
- Babak N., Miguel B. Araújo sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling // Ecography. 2016. Vol. 39. No. 4. P. 368–375.
- Bellemare J., Deeg C. Horticultural Escape and Naturalization of *Magnolia tripetala* in Western Massachusetts: Biogeographic Context and Possible Relationship to Recent Climate Change // Rhodora. 2015. Vol. 117. No. 971. P. 371–383.
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K. Evaluating resource selection functions // Ecol. Modell. 2002. 157, 281–300.
- Braconnot P., Otto-Bliesner B., Harrison S. et al. Results of PMIP2 coupled simulations of the Mid-Holocene and Last Glacial Maximum. Part 1: Experiments and large-scale features // Clim. Past. 2007. Vol. 3. P. 261–277.
- Breiman L. Random Forests // Machine Learning. 2001. Vol. 45. P. 5–32.
- Callaway D.J. The world of Magnolias. Portland, OR: Timber Press, 1994. 260 p.
- CHELSEA. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // (<https://chelsea-climate.org/>). Accepted 02.10.2020.
- Chen F., He Q., Yu S.L., Zhang R.B. Climatic signals in tree rings of *Juniperus turkestanica* in the Gulcha River Basin (Kyrgyzstan), reveals the recent wetting trend of high Asia // Dendrobiology. 2015. Vol. 74. P. 35–42.
- Chinese virtual herbarium // (<https://www.cvh.ac.cn/>). Accepted 01.10.2020.
- Donaldson J.E., Richardson D.M., Wilson J.R.U. Scale-area curves: a tool for understanding the ecology and distribution of invasive tree species // Biol. Invasions. 2013. Vol. 16. No. 3. P. 553–563.
- Flora of China // (http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=317301). Accessed on 03.03.2021.
- Friedman J. Multivariate Adaptive Regression Splines // Ann. Stat. 1991. Vol. 19. P. 1–67.
- Friedman J. Greedy function approximation: a gradient boosting machine // Ann. Stat. 2001. Vol. 29. P. 1189–1232.
- Gaira K.S., Rawal R.S., Rawat B., Bhatt I.D. Impact of climate change on the flowering of *Rhododendron arboretum* in central Himalaya, India // Current Science. 2014. Vol. 106. P. 1735–1738.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility // (<https://www.gbif.org/>). Accepted 01.10.2020.
- Hastie T.J., Tibshirany R.J. Generalized additive models. Chapman and Hall. 1990. 335 p.
- Hirzel A.H., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // Ecol. Modell. 2006. 199, 142–152.
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J. et al. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // Sci. Data. 2017. Vol. 4. P. 1–20.
- Karolewski P., Grzebyta J., Oleksyn J., Giertych M.J. Temperature affects performance of *Lymantria dispar* larvae feeding on leaves of *Quercus robur* // Dendrobiology. 2007. Vol. 58. P. 43–49.
- Kikuchi S., Osone Y. Subspecies divergence and pronounced phylogenetic incongruence in the East-Asia-endemic shrub *Magnolia sieboldii* // Annals of Botany. 2021. Vol. 127. No. 1. P. 75–90.
- Kim D.-W., Han B.-H., Kim J.-Y., Yeum J.-H. Plant Community Structure of *Abies holophylla* Community from Sinseongam to Jungdaesa in Odaesan National Park // Korean Journal of Environment and Ecology. 2015. Vol. 29. No. 6. P. 895–906.
- Kimura M.K., Uchiyama K., Nakao K. et al. Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica* // Annals of Botany. 2014. Vol. 114. No. 8. P. 1687–1700.
- Krajmerova D., Longauer R., Pacalaj M., Gomory D. Influence of provenance transfer on the growth and survival of *Picea abies* provenances // Dendrobiology. 2009. Vol. 61. P. 17–23.
- Kwon O., Byeon J., Park E., Oh C. Emergence and settlement of *Magnolia kobus* in urban forests of Seoul, Korea // Forest Science and Technology. 2019. Vol. 15. No. 2. P. 63–69.
- Kwon O.J., Oh C.H. Naturalization of landscaping woody plant, *Magnolia* Potentially invasive species // J. Mt. Sci. 2015. Vol. 12. No. 1. P. 30–38.
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A., Real R. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models // Global Ecology and Biogeography. 2008. Vol. 17. No. 2. P. 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Magnolia Society International // (<https://www.magnoliasociety.org/> 2021). Accessed on 03.03.2021.
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N. et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern // Global Change Biology. 2006. Vol. 12. P. 1969–1976.
- McCullagh P., Nelder J.A. Generalized Linear Models 2nd Edition. Chapman and Hall, CRC. 1989. 532 p.
- Palmarola A., Romanov M.S., Bobrov A.V., Gonzalez-Torres L.R. Magnolias Cuba: Talauma – Cuban magnolia taxonomy and nomenclature // Journal of the National Botanical Garden. 2016. Vol. 37. P. 1–10.
- Quinn G.P., Keough M.J. Experimental Design and Data Analysis for Biologist. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 537p.
- Richardson M.K., Pysek P. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. No. 6. P. 93–107.

- Sakaguchi S., Sakurai S., Yamasaki M. et al. How did the exposed seafloor function in postglacial northward range expansion of *Kalopanax septemlobus*? Evidence from ecological niche modelling // *Ecological Research*. 2010. Vol. 25. No. 6. P. 1183–1195.
- Sugahara K., Kaneko Y., Sakaguchi S. Quaternary range-shift history of Japanese wingnut (*Pterocarya rhoifolia*) in the Japanese Archipelago evidenced from chloroplast DNA and ecological niche modeling // *Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 22. No. 5. P. 282–293.
- Tang L., Li A., Shao G. Landscape-level Forest Ecosystem Conservation on Changbai Mountain, China and North Korea (DPRK) // *Mountain Research and Development*. 2011. Vol. 31. No. 2. P. 169–175.
- Van Vuuren D.P., Edmonds J., Kainuma M. et al. The representative concentration pathways: an overview // *Clim. Change*. 2011. Vol. 109. P. 5–31.
- Vinogradova Y.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O.A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // *Botanica Pacifica*. 2020. Vol. 9. No. 1. P. 103–129.
- The Woody Plants of Korea // (<http://florakorea.myspecies.info/en/taxonomy/term/5403/media>). Accessed on 03.03.2021.
- Xia H., Liu Y., Nooteboom H.P. Magnoliaceae. Flora of China. Beijing: Science Press. St. Louis: China & Missouri Botanical Garden Press, 2008. P. 48–91.
- Yan S.-X., Li Y.-H., Wei F.-Y. Distribution of *Magnoliaceae* Plants in China // *J. of Wuhan Botanical Research*. 2008. Vol. 26. No. 4. P. 379–384.
- Zizka A., Silvestro D., Andermann T. et al. Coordinate Cleaner: standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases // *Methods Ecol. Evol.* 2019. Vol. 10. P. 744–751.

CLIMATIC PREREQUISITES FOR NATURALIZATION OF *MAGNOLIA SIEBOLDII* S.L. IN RUSSIA

© 2022 Bogachev I.G.*, Tvorogov S.P., Kameneva L.A.

FGBUN Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, 690024, Russia;

*ily-bogachev@yandex.ru

The article presents the results of the study of the invasive potential of *Magnolia sieboldii* K. Koch on the territory of the Botanical Garden - Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (BSI FEB RAS). Since 2015, we have observed the emergence of self-seedlings of *M. sieboldii* in natural ecosystems. This invasive population has a heterogeneous structure and morphometric parameters. Our results show the dependence of the mass appearance of seedlings on phenological shifts caused by modern climatic changes. We used a method of modeling potential habitats to describe changes in the boundaries of the natural range for the period from the last glacial maximum to the future in the short term (2070). A tendency for expansion of *M. sieboldii* range in the northeastern direction, including potential to distribution of this species over the territory of the Russian Far East has been established.

Key words: climate change, modeling of ecological niches, Primorsky-Territory.

НОВЫЙ ВИД АМФИПОДЫ *MELITA* LEACH, 1814 (CRUSTACEA: AMPHIPODA: MELITIDAE) ДЛЯ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

© 2022 Гринцов В.А.*, Бондаренко Л.В.**, Тимофеев В.А.***

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь 299011, Российская Федерация

*vgrintsov@gmail.com; **bondarenko.luda@gmail.com; ***tamplier74@mail.ru

Поступила в редакцию 28.01.2021. После доработки 12.01.2022. Принята к публикации 27.01.2022

В сентябре 2019, марте, июле и ноябре 2020 гг. в Керченском проливе обнаружены амфиподы, относящиеся к роду *Melita* (Melitidae, Amphipoda). Материал собран в образованиях, сформированных полихетой *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), на глубине от 0.1 до 0.2 м. Особи, найденные в данном проливе, не принадлежат к известному в Чёрном море виду *Melita palmata* (Montagu, 1804), но соответствуют морфологическим признакам рода *Melita*. Обнаруженный вид максимально близок к виду *Melita setiflagella* Yamato, 1988, природный ареал которого расположен в эстуариях рек Японии. Инвазивный ареал охватывает прибрежные воды атлантического побережья Европы, тихоокеанского и атлантического побережий США и атлантического побережья Аргентины. Предположительно этот вид-вселенец случайно интродуцирован в акваторию Чёрного моря с балластными водами или путём переноса с обрастанием судовых поверхностей. *M. cf. setiflagella* образовал устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию в Керченском проливе. В связи с этим важно отслеживать распространение данного вида с целью прогноза последствий для местных видов и экосистем.

Ключевые слова: биологические инвазии, интродукция, *Melita*, Керченский пролив, Чёрное море, Азовское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-41-54

Введение

Фауна амфипод Чёрного моря, несмотря на очень хорошую изученность, пополняется новыми видами. Разноногие раки составляют наиболее богатый формами отряд высших ракообразных. По литературным данным [Ревков, 2003], в Чёрном море зарегистрировано 111 видов амфипод. За последнее время их видовой состав заметно изменился, в реестр вошли 11 новых видов и 2 рода [Grintsov, Sezgin, 2011]. Мировая фауна рода *Melita* (Melitidae, Amphipoda) включала к 12.03.2020 63 вида [World Register..., 2020], большинство из которых встречаются на мелководье морских вод, а некоторые – в солоноватой и пресной воде [Jarrett, Bousfield, 1996; Krapp-Schickel, Sket, 2015]. *Melita setiflagella* впервые описана из вод Японии [Yamato, 1988]. В дальнейшем, этот вид, обнаруженный в устье р. Фудзи-Гава (Япония), идентифицирован Кимом [Kim et al., 1992]. В летний сезон её находят на макрофитах *Gracilaria asiatica* [Yamauch et al., 2006].

В связи с огромными издержками, связанными с последствиями биологических инвазий, интерес к результатам их воздействия на морское биоразнообразие и экосистемы в последние годы резко возрос. Чужеродные виды – одна из наиболее серьёзных угроз для сохранения естественного биоразнообразия в природе [Coblentz, 1990; Wilcove et al., 1998; Mooney, Cleland, 2001; Shea, Chesson, 2002; Rikke et al., 2008].

Цель настоящего исследования – описание морфологии и экологии представителя рода *Melita*, впервые обнаруженного в территориальных водах Российской Федерации (Керченский пролив, Чёрное море).

Материал и методика

Работа основана на материалах бентосных съёмов, выполненных в районе Керченского пролива на глубинах от 0.1 до 0.2 м. Сбор осуществляли ручным дночерпателем в сентябре 2019, а также марте, июле и ноябре

2020 гг. Пробы промывали в ёмкости с пресной водой, в результате чего ракообразные, обитающие в рифах, образованных трубками полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), покидали свои убежища, изымались и фиксировались в 96%-м растворе этанола. В наших исследованиях живые особи после сбора материала находились в аквариуме с морской водой в течение четырёх месяцев. Материал собран как для морфологических исследований, так и для генетического анализа. Выборка составила более 700 экземпляров. Обнаруженные нами амфиподы, с характерными признаками вида *Melita setiflagella*, найденного в устьях рек Японии и Кореи, идентифицированы с помощью литературных источников [Yamato, 1988; Kim et al., 1992]. Для сравнения использовали данные по *Melita nitida* [Jarrett, Bousfield, 1996].

У исследованных особей *Melita cf. setiflagella* исследованы следующие морфологические параметры: форма и размеры тела, головы, антенн, ротовых органов, переёна, коксальных пластинок, члеников гнатопод и переопод, жабр, плеона, эпимеральных пластинок, уросомы, уропод и тельсона. На всех частях тела указывали расположение шипов, жгутиков и щетинок. Описаны половые различия.

Для фотографирования взрослых самцов и самок *M. cf. setiflagella* использовали микроскоп Hitachi SU 3500. Образцы для анализа ДНК хранятся в 96%-м этаноле в коллекции генетических образцов лаборатории экологии прибрежных донных сообществ ИО РАН.

Результаты

Таксономическая, морфологическая и экологическая характеристики представителя рода *Melita*

Идентифицированный вид относится к **Phylum** Arthropoda, **Subphylum** Crustacea, **Class** Malacostraca, **Order** Amphipoda, **Family** Melitidae, **Genus** *Melita*, **Species** *Melita cf. setiflagella*.

В пробах отмечены как самцы, так и самки *Melita cf. setiflagella*, среди которых присутствуют особи с яйцами. Длина тела амфипод варьировала от 2 до 11 мм (рис. 1).

Морфологические особенности *M. cf. setiflagella*. Самец. Длина тела 7 мм. Длина антенны 1.0–4.5 мм. Соотношение 1-го, 2-го и 3-го члеников стебелька 1:2.2:0.8. Жгутик длиннее стебелька и состоит из 26 члеников. Дополнительный жгутик имеет 2 полных членика и 1 рудиментарный. Длина антенны 2.0–3.2 мм. Стебелёк длиннее жгутика, 4-й и 5-й членики равны по длине. Жгутик включает 10 члеников. Гланд конический, достигает 2/3 длины 3-го членика стебелька (рис. 2 А, В1, В2, В3).

Голова. Глаза овальные, тёмные в этаноле (рис. 3). Ротрум крошечный. Межантеннальный синус равномерно выпуклый, закруглённый, с выемкой, формирующей дополнительную лопасть вентрально.

Ротовые органы. Верхняя губа трапециевидная, её дистальный край мелко опушённый. Щупик мандибулы трёхчленистый, 2-й и 3-й членики снабжены по всей их длине длинными щетинками (рис. 4 А, В).

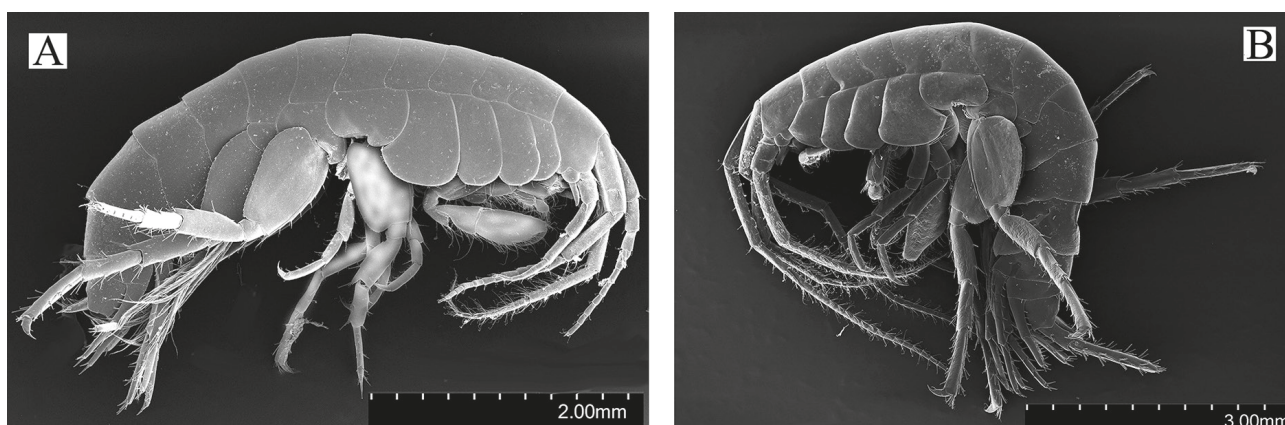


Рис. 1. А – самка *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. cf. setiflagella*.

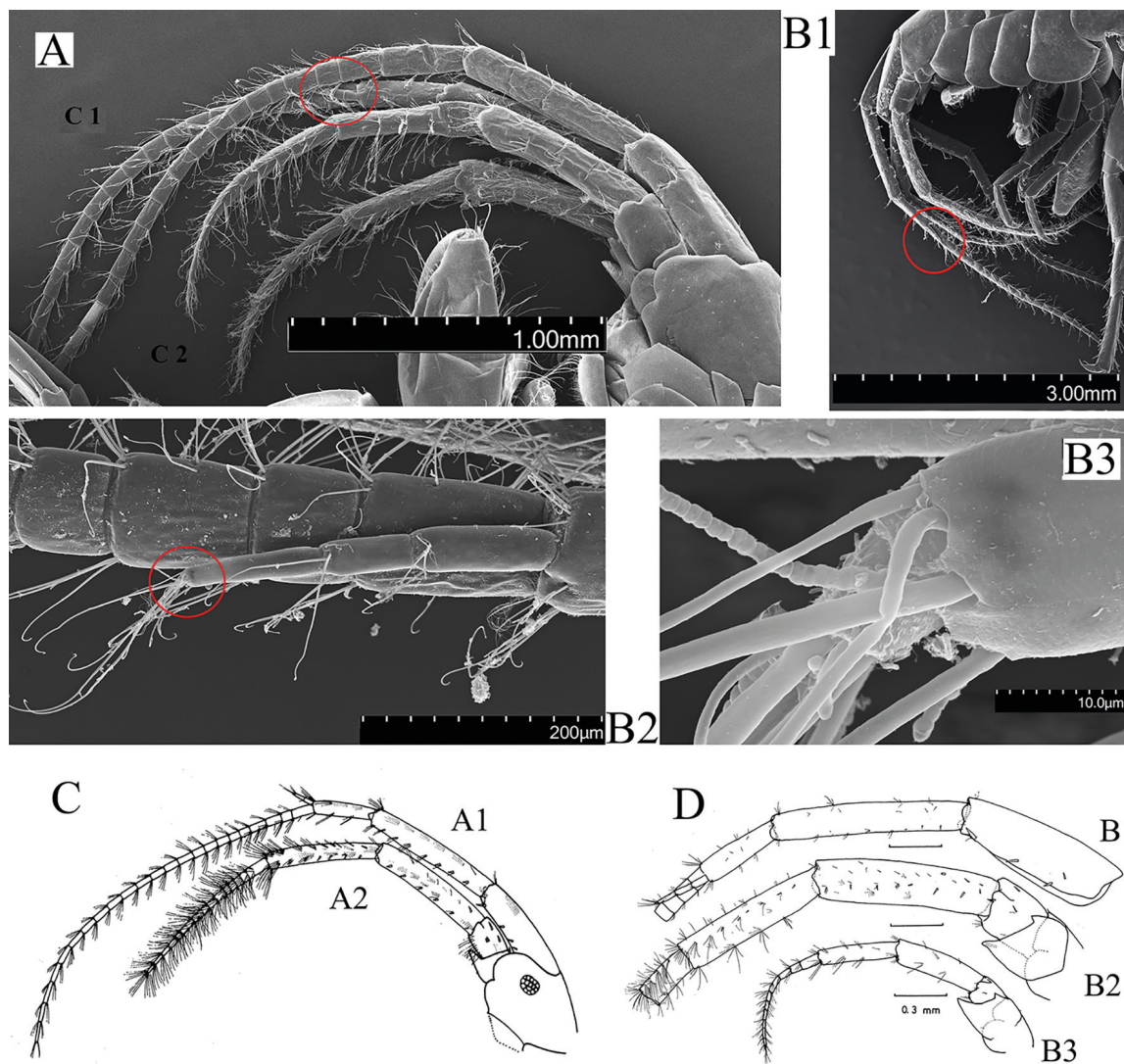


Рис. 2. Антенны: А – самец № 3 *M. cf. setiflagella* (C1 – первая, C2 – вторая); В – самец № 4 *M. cf. setiflagella* (B1, B2 и B3 – дополнительный жгутик на первой антенне и его концевой членик); С – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996] (A1 – первая, A2 – вторая антенны); D – *M. setiflagella* по [Yamato, 1988] (B1 и B2 – первая и вторая антенны самца, B3 – вторая антенна самки).

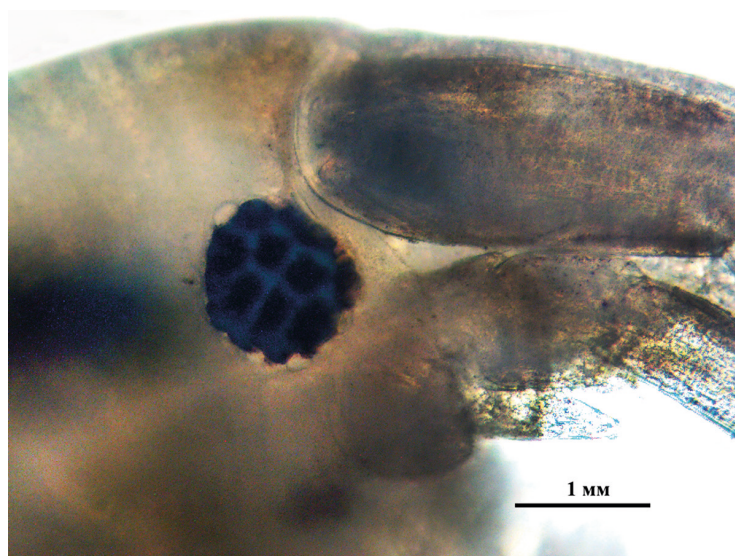


Рис. 3. Глаз *M. cf. setiflagella* – самка № 4.

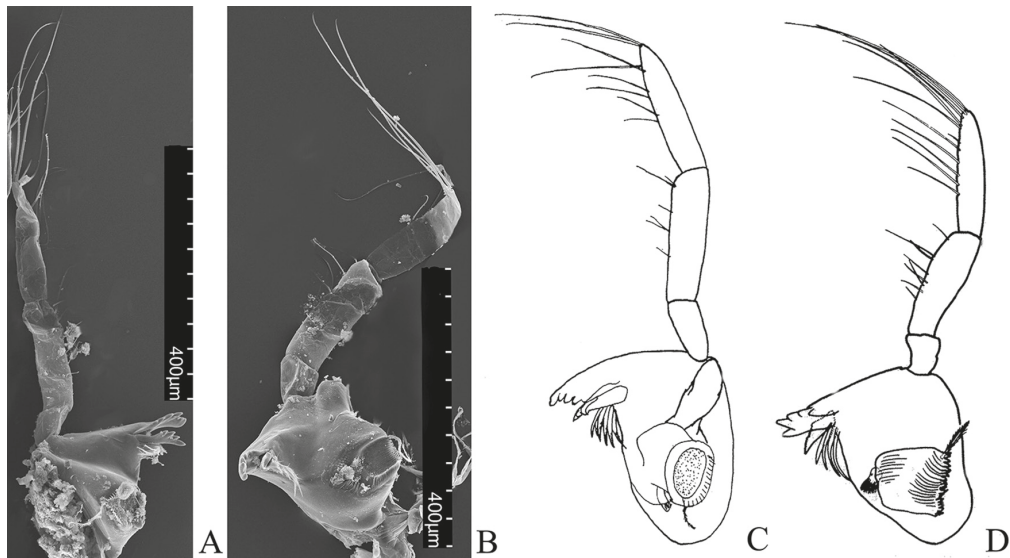


Рис. 4. Мандибулы: А – левая у самца № 3 *M. cf. setiflagella*; В – правая у самца № 3 *M. cf. setiflagella*; С – правая у самца № 1 *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; D – правая у самца *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

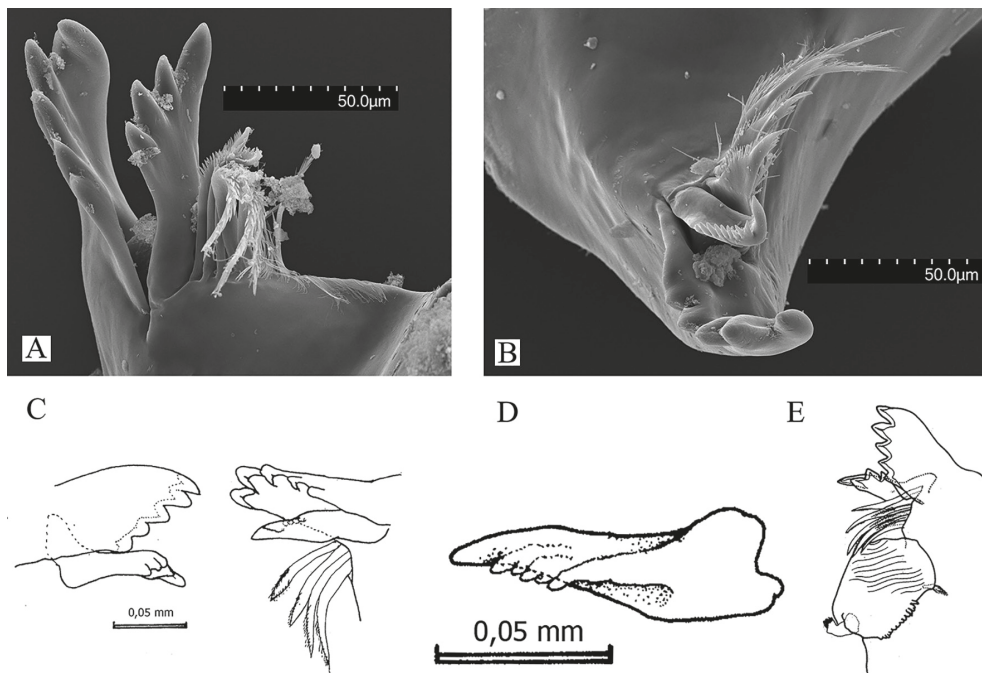


Рис. 5. Фрагменты мандибул: А – левая у самца № 3 *M. cf. setiflagella*; В – правая у самца № 3 *M. cf. setiflagella*; С – левая и правая у самца № 1 *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; D – правая у самца (3) *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; E – левая у самца *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

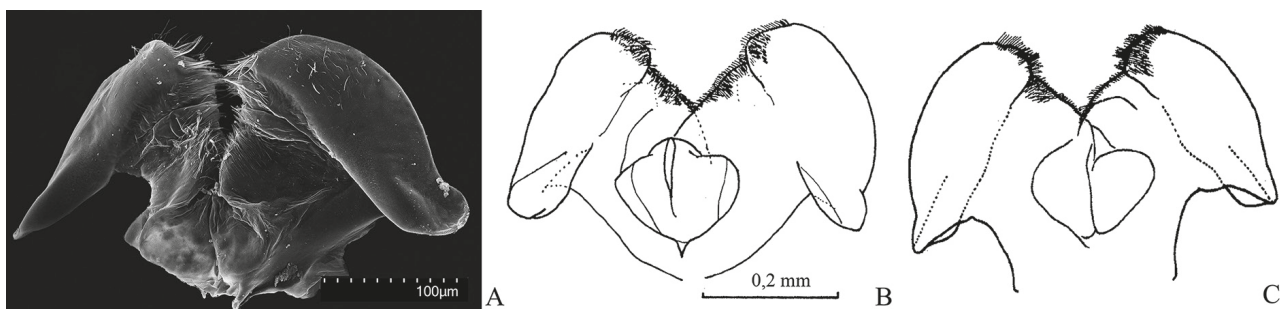


Рис. 6. Нижняя губа: А – самец № 3 *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; С – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

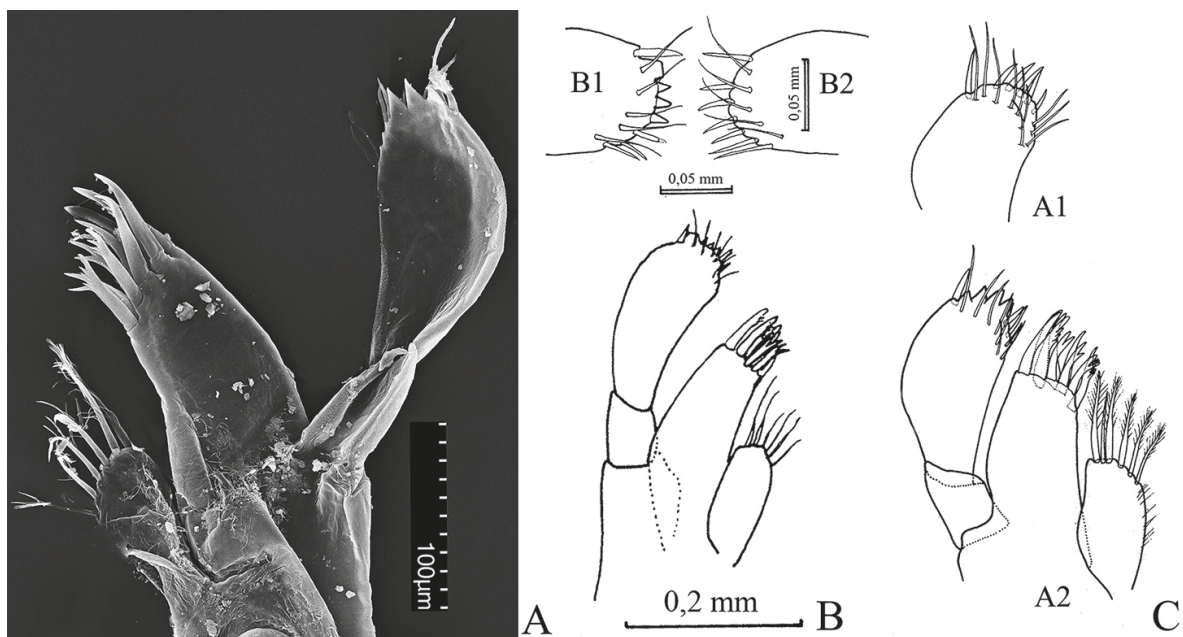


Рис. 7. Максилла 1: А – самец № 3 *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988] (В1 – правая, В2 – левая); С – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996] (А1 – левая, А2 – правая).

Фрагменты мандибул представлены на фотографиях (рис. 5).

Нижняя губа с хорошо развитыми внутренними лопастями (рис. 6 А).

Максилла 1 с хорошо развитым двухчленистым щупиком, членики широкие, 2-й членик слегка расширен медиально, внутренняя лопасть вооружена щетинками дистально (рис. 7 А).

Максилла 2 имеет на внешней лопасти ряд терминальных и субтерминальных щетинок дистально (рис. 8 А).

Максиллипед с хорошо развитыми внешними и внутренними лопастями, щупик четырехчленистый, третий членик расширен дистально и образует закруглённую лопасть в месте крепления дактилуса. Дактилус в виде когтя, хорошо развит (рис. 9 А).

Перейон. Членики не вооружены шипами или зубцами. Коксальная пластинка 1 почти прямоугольная, с закруглёнными дистальными углами. Коксальная пластинка 2 слегка вытянута, с параллельными боковыми краями и слегка закруглёнными дистальными углами.

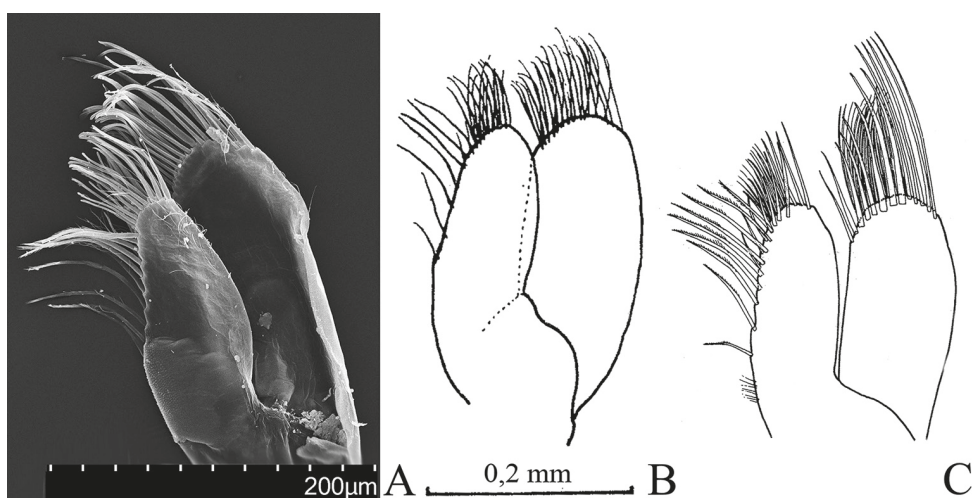


Рис. 8. Максилла 2: А – самец № 3 *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; С – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

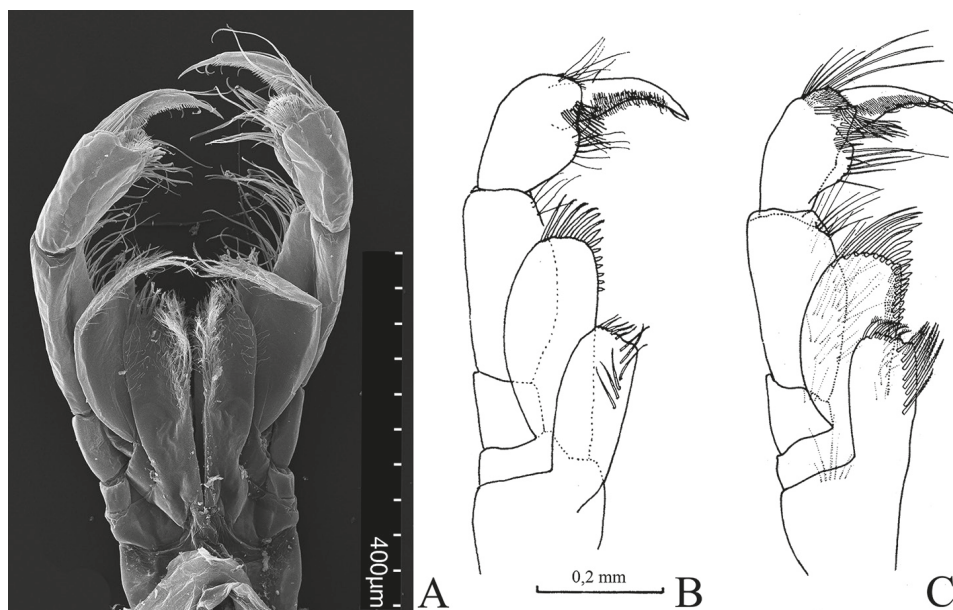


Рис. 9. Максиллипед: А – самец № 3 *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; С – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

Коксальная пластинка 3 прямоугольная с закруглёнными дистальными углами (рис. 10).

Форма коксальных пластин переоподы 6 *M. cf. setiflagella* у самок и самцов демонстрируют половой диморфизм и соответствую-

ет таковому *M. setiflagella* по [Yamato, 1988] (рис. 11).

Задний край коксальной пластинки 4 с выемкой. Коксальные пластинки 5 и 7 характерные для рода.

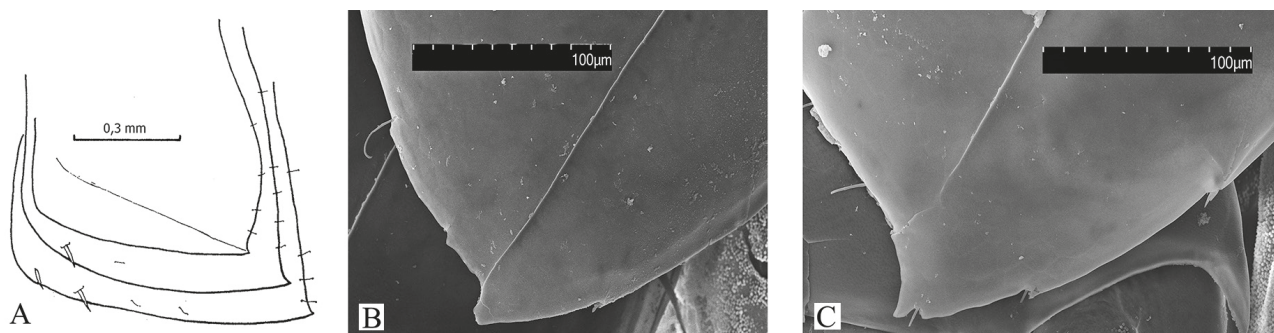


Рис. 10. Эпимеры: А – 1–3-й у самца *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; В – 2-й у самца № 2 *M. cf. setiflagella*; С – 3-й у самца № 2 *M. cf. setiflagella*.

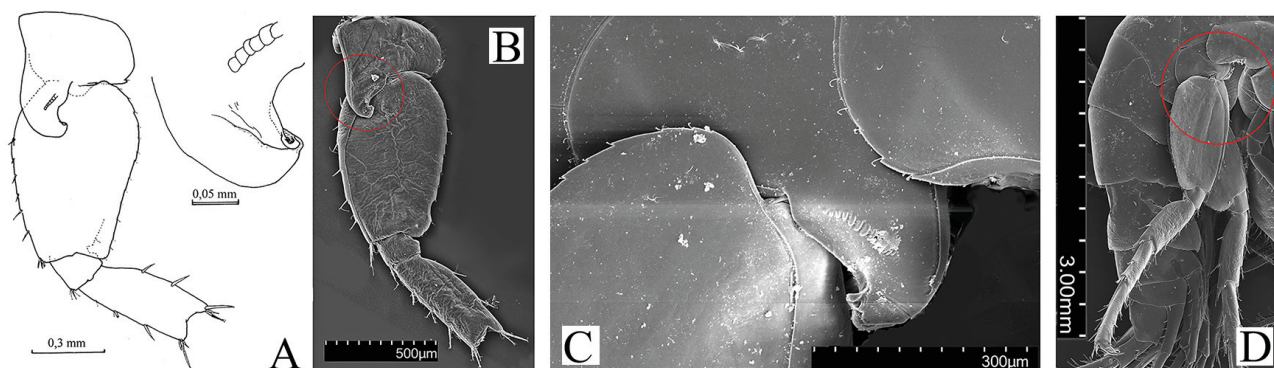


Рис. 11. Коксальная пластина переоподы 6: А – самка *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; В – самка № 3 *M. cf. setiflagella*, С – самка *M. cf. setiflagella*, D – самец *M. cf. setiflagella*.

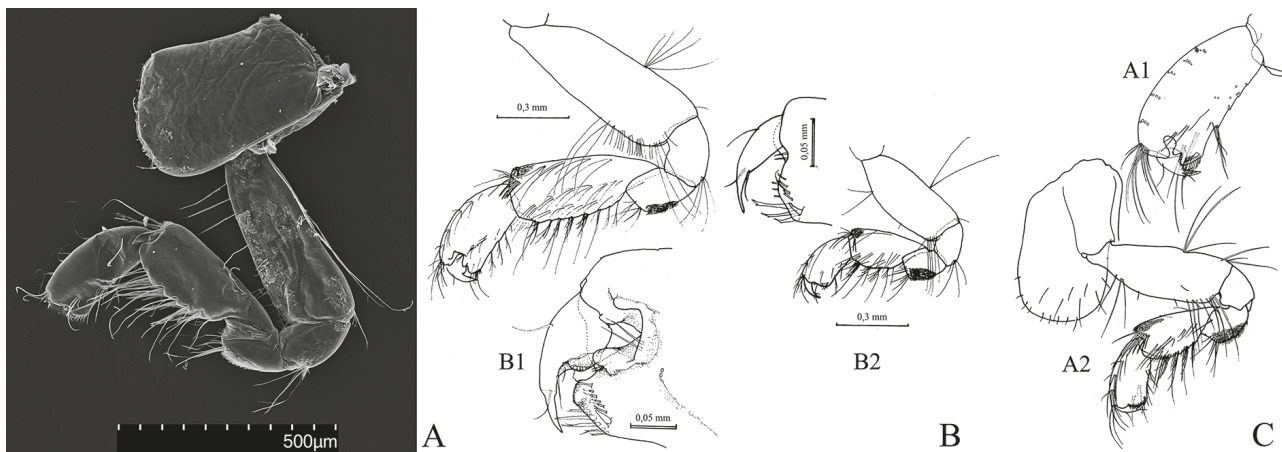


Рис. 12. Гнатопод 1: А – самка № 3 *M. cf. setiflagella*; В – *M. setiflagella* по [Yamato, 1988] (В1 – самец, В2 – самка); С – *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996] (А1 – самец, А2 – самка).

Гнатопод 1. Базиподит расширяется дистально; ишиум и мерус одинаковой длины; карпус удлинён и дистально расширен, чуть короче и уже базиподита; проподус в 2 раза короче карпуса, почти овальный с небольшим краем ладони со стороны когтя; дактилус маленький, характерный для рода (рис. 12 А).

Гнатопод 2 значительно превосходит гнатопод 1 по величине. Базиподит резко расширяется дистально; ишиум и мерус равны по длине, мерус дистально имеет выступ; карпус короткий, соотношение длины и ширины составляет 1:0.8; проподус значительно больше карпуса, вытянут, по форме близок к прямоугольному, пальмарный край слегка короче заднего края проподуса, вооружён рядом коротких шипиков; дактилус длиннее пальмарного края, слегка загнут вдоль плоскости проподуса, субтерминально с небольшим зубцом (рис. 13 А, В).

Переоподы 3, 4. Базиподит удлинён и загнут, слегка расширяется дистально; ишиум короткий; мерус значительно длиннее ишиума, слегка расширяется дистально; карпус короче меруса, имеет форму вытянутого слегка изогнутого прямоугольника; проподус по форме почти идентичен карпусу, но чуть длиннее; дактилус типичный для рода, в 2 раза короче проподуса. Переоподы 5, 6 и 7 сходны по строению, но их длина возрастает от пятого к седьмому. Базиподит расширенный, лопастевидный, постеро-дистальный угол слегка закруглён, задний край с маленькими зубчиками; ишиум типичный для рода; мерус в 3 раза

длиннее ишиума, слегка расширен медиально; карпус чуть короче меруса, слегка изогнут и расширен терминально; проподус значительно длиннее карпуса; дактилус в 3 раза короче проподуса, типичный для рода. Все членики, за исключением дактилуса, вооружены шипами. Жабры большие, овальные.

Плеон. Все сегменты плеона лишены зубцов и шипов, присутствует только крошечная фестончатость по постеро-дорсальному краю у 1-го и 2-го сегментов плеона. Эпимеральные пластинки увеличиваются в размере от 1-й к 3-й, все вооружены по заднему краю зубчиками, наибольший из которых расположен в постеро-дистальном углу.

Уросом. Первый и третий сегменты лишены зубцов и шипов. Второй сегмент вооружён субдорсально двумя группами шипов без каких-либо дополнительных выступов (рис. 14 А, В, С).

Уропод 1. Стебелёк длиннее ветвей, вооружён шипами преимущественно по внешнему краю и одним большим шипом терминально между ветвями. Ветви равной длины, вооружены шипами по внешнему и внутреннему краям, а также терминально (рис. 15 А).

Уропод 2. Стебелёк равен по длине внутренней ветви, вооружён шипами преимущественно по внешнему краю. Внешняя ветвь короче внутренней, вооружена шипами преимущественно по внешнему краю и терминально. Внутренняя ветвь вооружена шипами преимущественно по внутреннему краю и терминально (рис. 16 А).

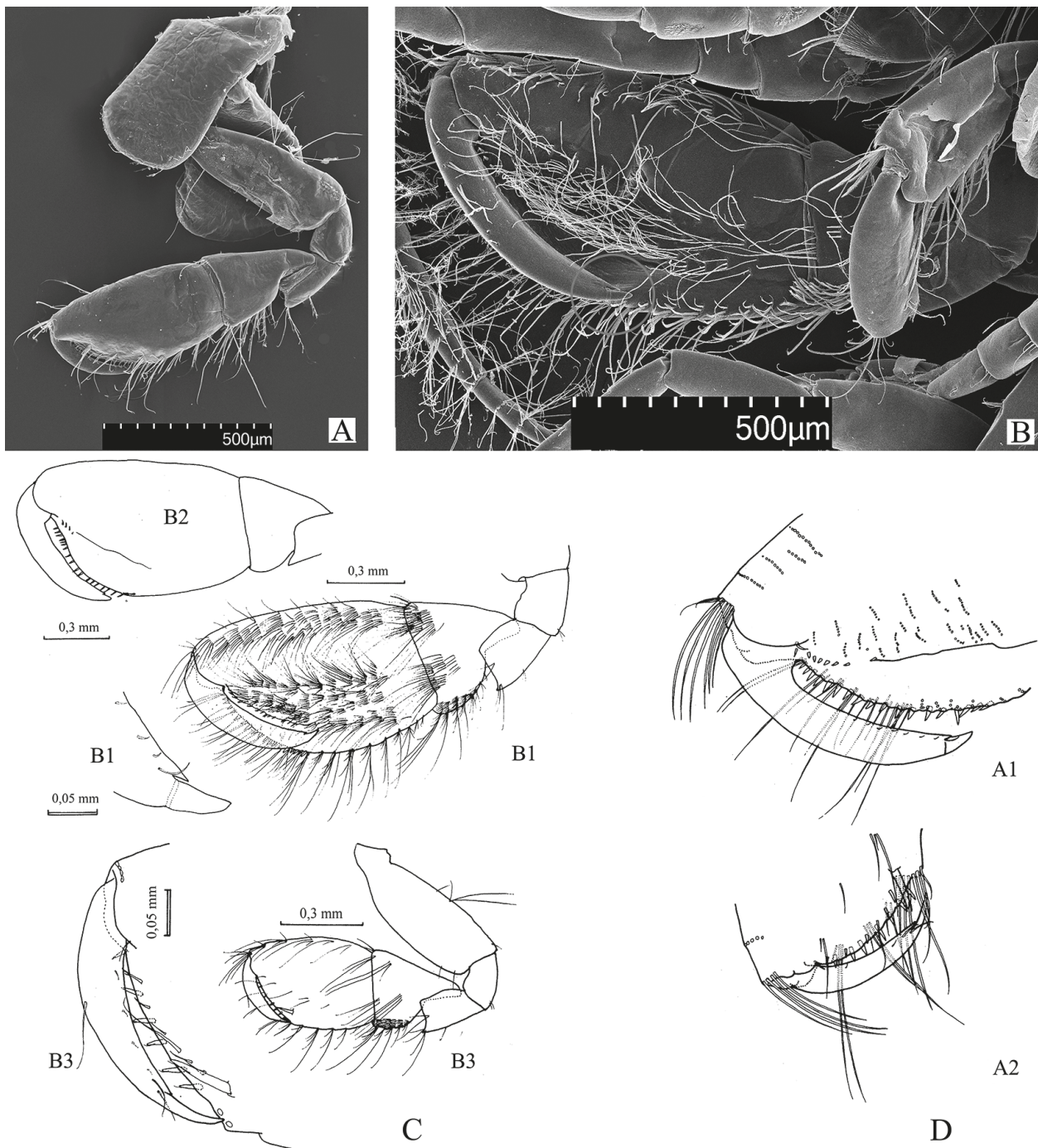


Рис. 13. Гнатопод 2: А – самка № 3 *M. cf. setiflagella*; В – самка № 3 *M. cf. setiflagella* (внутренняя сторона); С – *M. setiflagella* по [Yamato, 1988] (В1 – самец, В2 – самец (2), В3 – самка); D – *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996] (А1 – самец, А2 – самка).

Уропод 3. Стебелёк в 2 раза короче внешней ветви, вооружён парой шипов на внешней стороне ближе к дистальному краю. Внутренняя ветвь почти овальная, в 3 раза короче стебелька, вооружена по внутреннему краю дистально 1–3 шипами. Внешняя ветвь включает один членик, удлинённая, вооружена шипами и редкими щетинками латерально и терминально (рис. 17 А, В).

Тельсон разделён до основания на 2 доли. Каждая из долей вооружена шипами терминально и субтерминально (рис. 18 А, В).

Самка. Длина 4.5 мм. В марсупиуме 4 яйца. Признаки полового диморфизма: гнатопод 1, ладонь проподуса типичного строения для самок данного рода. Коксальная пластинка переподы 6 имеет характерную для самок форму с загнутым выступом, поверхность имеет ряд

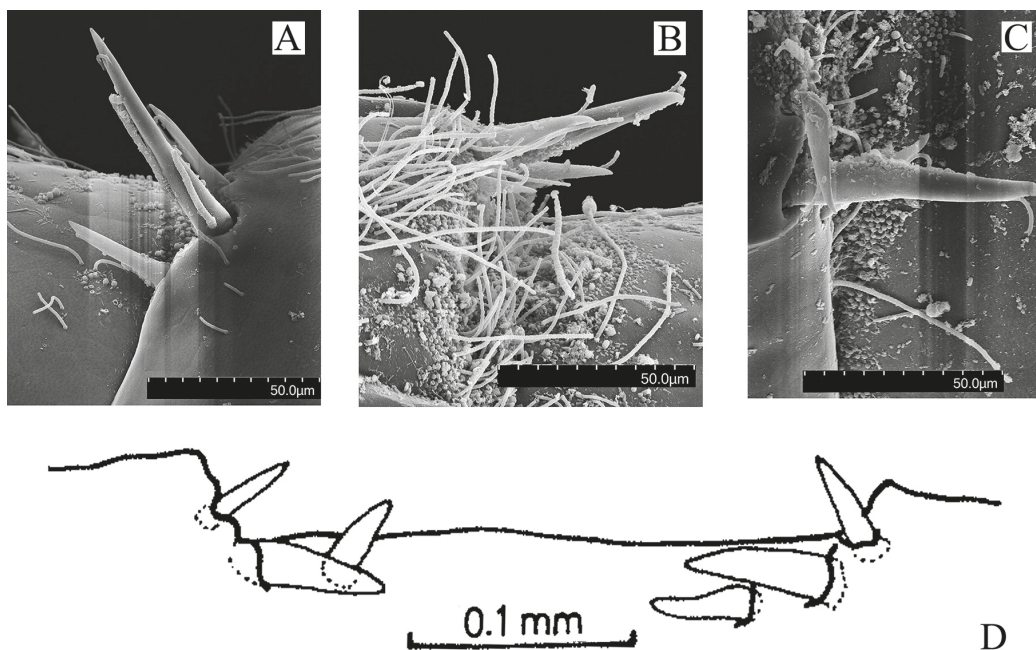


Рис. 14. Вооружение уросома: А – правая сторона у самца № 2 *M. cf. setiflagella*; В – правая сторона у самца № 3 *M. cf. setiflagella*; С – левая сторона у самца № 3 *M. cf. setiflagella*; D – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988].

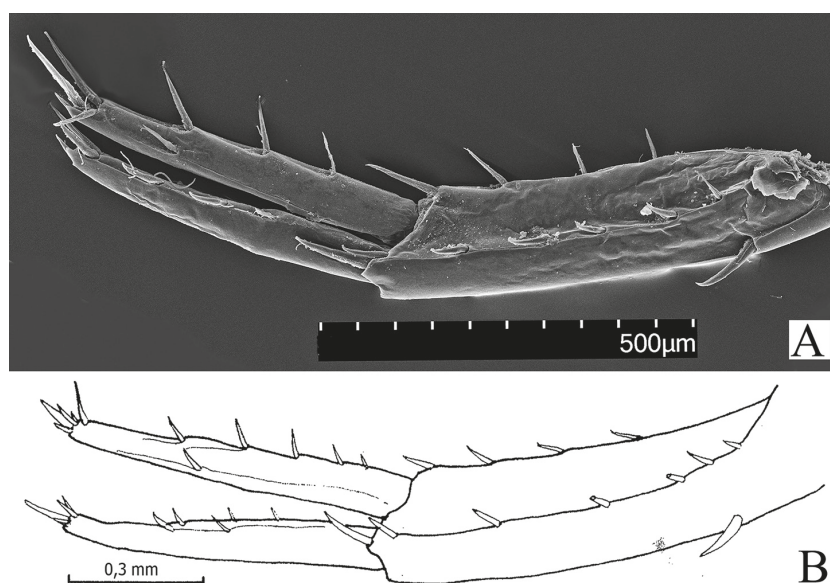


Рис. 15. Уропод 1: А – самка № 2 *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988].

насечек. Переоподы 7, базиподит с лопастью, сужающейся дистально (грушевидный).

Онтогенетическая изменчивость. В зависимости от размера особи число члеников дополнительного жгутика антенны 1 может колебаться от двух полных члеников плюс один рудиментарный до 3 полных плюс 1 рудиментарный. С увеличением размеров особей число члеников дополнительной антенны 1 возрастает.

Температура воды в исследуемой акватории в разные сезоны варьировала от 9.8 до 24 °С, солёность на момент сбора материала составила 16‰, грунт глинистый, с охристым наилком и мелким гравием. Рифы, образованные трубками полихеты *F. enigmaticus*, расположены группами вдоль уреза воды на глубине от 0.1 до 0.2 м. Данные колониальные поселения служат средообразующим компонентом. Их населяют большое количество

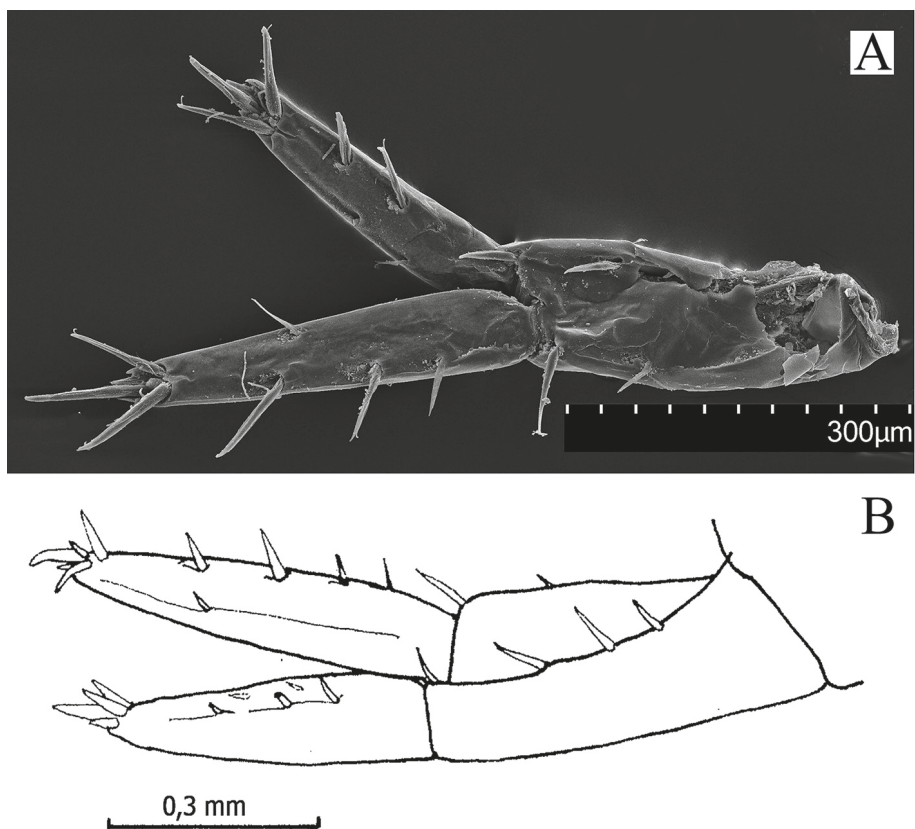


Рис. 16. Уропод 2: А – самка № 2 *M. cf. setiflagella*; В – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988].

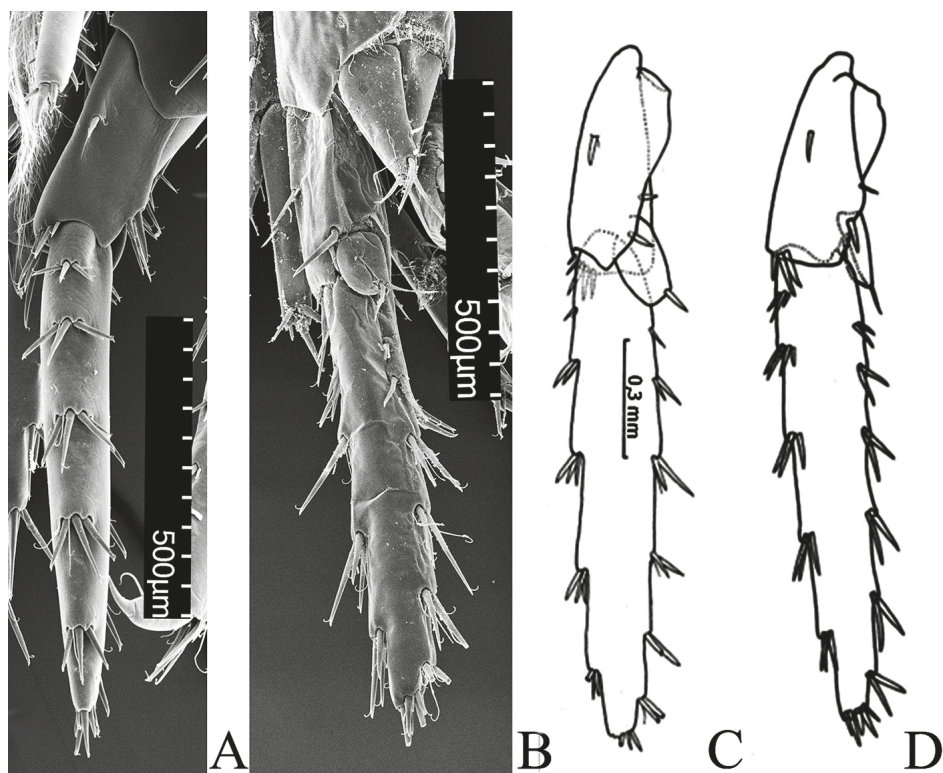


Рис. 17. Уропод 3: А – самец № 2 *M. cf. setiflagella*; В – самка № 2 *M. cf. setiflagella*; С – самец *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; D – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

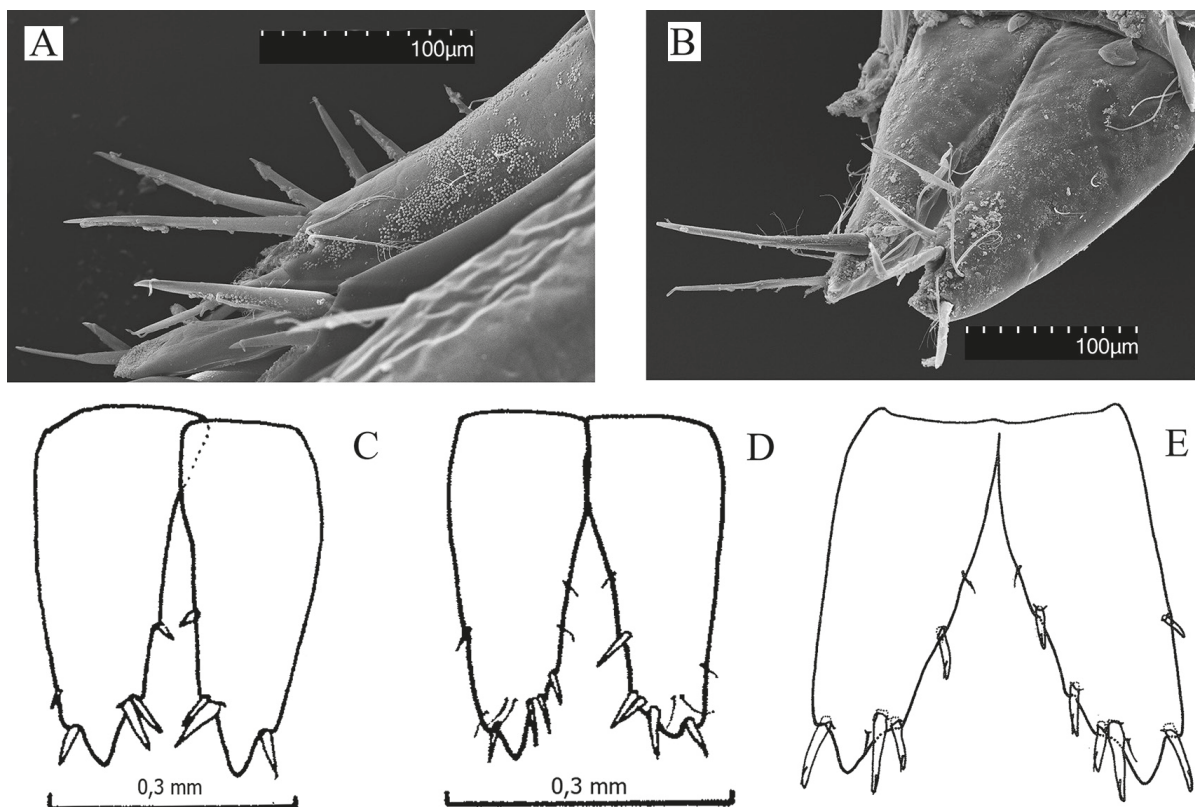


Рис. 18. Тельсон: А – самец № 2 *M. cf. setiflagella*; В – самец № 3 *M. cf. setiflagella*; С – самец № 1 *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; D – самец № 2 *M. setiflagella* по [Yamato, 1988]; Е – самец *M. nitida* по [Jarrett, Bousfield, 1996].

полихет, моллюсков, ракообразных, асцидий, для которых рифы – укрытие и источник питания. На участках акватории, где рифы отсутствовали, амфиподы *Melita cf. setiflagella* встречались в небольших количествах, либо вовсе отсутствовали.

Наличие самок с яйцами и размножающихся особей свидетельствует о возможности формирования самовоспроизводящейся популяции этого вида в Керченском проливе. Присутствие данного вида в исследуемом районе отмечено нами в разные сезоны года. Количество особей *M. cf. setiflagella* осенью было выше, чем весной, что, по-видимому, может быть связано с периодом их размножения. Доказательством того, что такая популяция сформировалась, может быть только регулярное обнаружение всех основных возрастных групп вида и свидетельства их размножения в этом районе.

Обсуждение результатов

Известно [Грезе, 1985], что в Чёрном и Азовском морях фауна амфипод рода *Melita*

представлена одним видом *M. palmata* (Montagu, 1804). Обнаруженные в 2019–2020 гг. в Керченском проливе особи к данному виду не принадлежат, но соответствуют признакам рода *Melita*. Найденный нами вид максимально близок к *M. setiflagella* Yamato, 1988 из эстуариев рек Японии [Yamato, 1988]. У Кавказского побережья был найден другой представитель данного рода – *M. nitida* [Copilaş-Ciocianu et al., 2020], однако полное описание этого вида в цитируемой работе отсутствует.

При описании *M. setiflagella* Ямато [Yamato, 1988] указывает на характерный признак вида – плотное опушение второй антенны. Но при этом упоминаются ещё два вида с таким признаком: *M. nitida* Smith, 1873 и *M. elongata* Sheridan, 1979. В связи с этим, признак опушения второй антенны, указанный в работе [Copilaş-Ciocianu et al., 2020], совершенно недостаточный аргумент для утверждения, что там был найден именно вид *M. nitida*. Ямато [Yamato, 1988] указывает, что у вида *M. setiflagella* наблюдается интенсивное опушение жгутика антенны 2, но

не пятого сегмента стебелька антенны, тогда как в переописании *M. nitida* [Mills, 1964] указывается тоже на плотное опушение пятого сегмента стебелька второй антенны. Ямато [Yamato, 1988] описывает характерный вырез у *M. setiflagella* в нижней части антеннального угла головы. В последующих работах оба вида: *M. setiflagella* и *M. nitida* упоминаются как очень сходные и, возможно, могут быть синонимами [Jarrett, Bousfield, 1996; Faasse, van Moorsel, 2003; Krapp-Schickel, Sket, 2015].

Очень похожий вид, *M. mirzajani* Krapp-Schickel & Sket, 2015, был описан из акватории порта Бандар-э-Анзали (Каспийское море, Иран) [Krapp-Schickel, Sket, 2015]. *M. nitida* и *M. mirzajani* обитают в одинаковых биотопах с пониженной солёностью и высоким уровнем антропогенного влияния. Они очень похожи морфологически. Учитывая это сходство, авторы [Copilaş-Ciocianu et al., 2020] предполагают, что *M. mirzajani* может оказаться синонимом *M. nitida*.

Исходя из вышесказанного, можно предположить, что *M. setiflagella* и *M. mirzajani* действительно синонимы *M. nitida*. Отсюда таксономический статус обнаруженных в районе Керчи особей возможно идентифицировать как *M. cf. setiflagella*. Решить вопрос видовой принадлежности данных амфипод, обнаруженных в разных акваториях, помогут дальнейшие исследования с подробным морфологическим и генетическим анализами.

По данным Кима [Kim et al., 1992], в устье р. Фудзи-Гава, где обнаружены амфиподы этого вида, грунт состоял из ракуши, мидий и илистого песка. В летний сезон *M. setiflagella* обнаружена на *Gracilaria asiatica* [Yamauch et al., 2006]. Мы встретили амфипод рода *Melita* преимущественно в колониальных поселениях, образованных трубками полихет *F. enigmaticus*, прикреплённых к твёрдому субстрату. Следовательно, этот вид не очень требователен к выбору биотопа.

Взрослые особи *M. setiflagella*, обнаруженные в лимане Сендал (Япония), обитали при солёности, от 3 до 30‰ [Matsumasa, Kurihara, 1988]. В оз. Накауми вид найден при солёности от 14 до 30‰ [Yamauch et al., 2006]. В месте наших находок солёность на момент сбора амфипод была 16‰.

Возможные способы расселения в Черноморско-Азовском бассейне.

M. cf. setiflagella могла проникнуть в Керченский пролив двумя способами:

1. *Естественное расширение ареала вида с морскими течениями.* Этот вариант наименее вероятен для данного региона в связи с особенностями общего циклонического круговорота вод Чёрного моря [Книпович, 1932], который не благоприятствует пассивному расселению данного вида из западных областей на восток. Его распространение таким способом более вероятно в южном направлении к турецкому побережью и далее вдоль прибрежной полосы на восток в сторону вод Грузии и юго-восточной части побережья Краснодарского края России. Возможно, что *M. cf. setiflagella* уже распространилась в акватории Чёрного моря, хотя пока не встречена по тем или иным причинам (отсутствие исследований в местах обитания, ошибочная идентификация, ночной образ жизни, сезонные колебания численности и т. п.).

2. *Антропогенное вселение вида с балластными водами судов.* Предположительно этот вид случайно интродуцирован в воды Чёрного моря в связи с высоким уровнем судоходства в данном регионе [Фащук, Петренко, 2008]. Появление *M. cf. setiflagella* в Керченском проливе вероятнее всего связано с транспортным потоком, поскольку точка сбора проб расположена вблизи стоянки крупнотоннажных судов и находится в районе активного судоходства. Морское движение в проливе достаточно интенсивное: более 2000 крупнотоннажных (до 100 тыс. тонн) и малотоннажных судов (до 5 тыс. тонн) в год, не считая большого скопления транспорта на перегрузочном рейде у входа в пролив [Фащук, Петренко, 2008].

Вывод

Можно заключить, что амфиподы, найденные в Керченском проливе (Чёрное море) на рифах, сформированных полихетой *F. enigmaticus*, относятся к роду *Melita* (Melitidae, Amphipoda). В результате проведённых исследований возможно указать статус вида как *M. cf. setiflagella*.

Благодарности

Авторы благодарны сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ РАН В.Г. Копий, Д.В. Подзоровой, С.Е. Литвинюку, А.С. Кандаурову за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ РАН № 121030100028-0 и № 121030300149-0.

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

- Грезе И.И. Высшие ракообразные. Бокоплавы // Фауна Украины. Киев: Наукова думка, 1985. Т. 26, вып. 5. 172 с.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской Экспедиции, М.: ЦНИИРХ, 1932. Т. 10. 274 с.
- Ревков Н.К. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Чёрного моря // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 209–218.
- Фашук Д.Я., Петренко О.А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2008. № 1. С. 15–22.
- Coblentz В.Е. Exotic organisms: a dilemma for conservation biology // *Conservation Biology*. 1990. 4. P. 261–265.
- Copilaş-Ciocianu D., Berchi G., Mumladze L. First survey of shallow-water Amphipoda along the Georgian Black Sea coast reveals new faunistic records and the unexpected Atlantic invader *Melita nitida* // *Mediterranean Marine Science*. 2020. 21(2). P. 460–463. Doi: <https://doi.org/10.12681/mms.22844>.
- Faasse M., van Moorsel G. The North-American amphipods, *Melita nitida* Smith, 1873 and *Incisocalliope aestuarius* (Watling and Maurer, 1973) (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea), introduced to the Western Scheldt estuary (The Netherlands) // *Aquatic Ecology*. 2003. 37. P. 13–22. Doi: [10.1023/A:1022120729031](https://doi.org/10.1023/A:1022120729031).
- Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. Sevastopol: DigitPrint, 2011. 151 p.
- Jarrett N.E., Bousfield E.L. The amphipod superfamily Hazdioidea on the Pacific Coast of North America: Family Melitidae. The *Melita* group: systematics and distributional ecology. *Amphipacifica* 2, 1996. Part 1. 74 p.
- Kim Chang Bae, Kim Won, Kim Hoon Soo. Three Species of the Genus *Melita* from Korea (Crustacea, Amphipoda, Melitidae) // *The Korean Journal of Systematic Zoology. Special Issue*. 1992. No. 3. P.113–120.
- Krapp-Schickel T., Sket B. *Melita mirzajanii* n. sp. (Crustacea: Amphipoda: Melitidae), a puzzling new member of the Caspian fauna // *Zootaxa*. 2015. 3948. P. 248–262. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3948.2.6>.
- Matsumasa M., Kurihara S. Distribution patterns of benthic small crustaceans and the environmental factors in brackish shallow-water lagoon, Gamo-Lagoon // *Benthos Res*. 1988. 33/34. P. 33–41.
- Mills E.L. Noteworthy Amphipoda (Crustacea) in the collection of the Yale Peabody Museum. Postilla, 1964. 79. 41 p.
- Mooney H.A., Cleland E.E. The evolutionary impact of invasive species // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2001. 98. P. 5446–5451.
- Rikke K., Preisler K., Wasson W., Wolff J., Megan C., Tyrrell D. Invasions of Estuaries vs the Adjacent Open Coast: A Global Perspective // In: *Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies* / Eds Rilov G., Crooks J.A. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2008. 204. P. 587–617.
- Shea K., Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. 17. P. 170–176.
- Wilcove D., Rothstein D., Dubow J., Phillips A., Losos E. Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, over-exploitation, and disease // *BioScience*. 1998. 48. P. 607–616.
- World Register of Marine Species // (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101679>). 12.03.2020
- Yamato S. Two species of the genus *Melita* (Crustacea: Amphipoda) from Brackish Waters in Japan // *Publ. SetoMar. Biol. Lab*. 1988. 33(1/3). P. 79–95.
- Yamauch T., Ariyama H., Mukai T., Yamauch K. Gammaridean fauna on a red alga *Gracilaria asiatica* and a green alga *Enteromorpha prolifera* in a brackish lake, Nakaumi, western Honshu, Japan // *Japanese Journal of Limnology*. 2006. 67. P. 223–229.

A NEW SPECIES OF THE AMPHIPOD *MELITA* LEACH, 1814 (CRUSTACEA: AMPHIPODA: MELITIDAE) FOR THE AZOV-BLACK SEA BASIN

© 2022 Grintsov V.A.*, Bondarenko L.V.***, Timofeev V.A.***

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

*vgrintsov@gmail.com; **bondarenko.luda@gmail.com; ***tamplier74@mail.ru

Amphipods of the genus *Melita* (Melitidae, Amphipoda) were found in the Kerch Strait (Black Sea) in September 2019 and March, July, November 2020. The material was collected in the formations formed by the polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923). The depth ranged from 0.1 to 0.2 m. The individuals found in this site do not belong to the species *Melita palmata* (Montagu, 1804) known in the Black Sea, but they correspond to the morphological characters of the genus *Melita*. The species discovered is as close as possible to the species *Melita setiflagella* Yamato, 1988, whose natural range is located in the estuaries of rivers in Japan. Invasive range covers coastal waters of the Atlantic coast of Europe, the Pacific and Atlantic coasts of the United States and the Atlantic coast of Argentina. Presumably, this invader was accidentally introduced into the Black Sea with ballast waters or by transfer with fouling of ship surfaces. *M. cf. setiflagella* formed a stable self-reproducing population in the Kerch Strait. Therefore, it is important to monitor the distribution of this amphipod in order to predict the consequences for endemic species and local ecosystems.

Key words: biological invasions, introduction, *Melita*, Kerch Strait, Black Sea, Azov Sea.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *HERACLEUM PERSICUM*, *H. MANTEGAZZIANUM* И *H. SOSNOWSKYI* НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА ВИДОВ В ЕВРОПЕ

© 2022 Захожий И.Г.*, Далькэ И.В.**, Чадин И.Ф., Канев В.А.

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
Сыктывкар 167982, Россия;
*zakhozhii@ib.komisc.ru; **dalke@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 25.02.2021. После доработки 16.12.2021. Принята к публикации 27.01.2022

Представлены результаты анализа собственных и литературных данных о распространении *Heracleum mantegazzianum*, *H. persicum* и *H. sosnowskyi* на периферии северной границы вторичного ареала видов в Европе. Наиболее северные места произрастания *H. persicum* локализованы в прибрежных районах Скандинавского п-ова (до 71° с. ш.). В Фенноскандии *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* обнаружены вплоть до 69° с. ш. Естественный градиент климатических ресурсов в пределах субарктического и умеренного поясов позволил выявить факторы, ограничивающие дальнейшее расселение этих видов на севере Европы и определить пределы толерантности растений по отношению к этим факторам. Вблизи северной границы вторичного ареала инвазионных борщевиков среднесезонные значения длительности безморозного периода составляют 80–150 дней. Высокая вероятность холодового повреждения вегетирующих растений отмечена для территорий, расположенных выше 66° с. ш. на севере Финляндии и в континентальной части Европейского Севера России. Биологический минимум суммы среднесуточных температур воздуха ≥ 5 °С составляет 1150 °С, а минимальная потребность растений в сумме активных температур ≥ 10 °С более 450 °С. Обеспеченность территорий тепловым ресурсом, превышающим данный уровень, обеспечивает натурализацию инвазионных борщевиков в климатических условиях Субарктики. Сохранению жизнеспособности растений в районах с минимальными температурами воздуха в зимний период ниже –30 °С способствует наличие устойчивого снежного покрова высотой более 25 см, предотвращающего вымерзание почек возобновления и проростков. В качестве климатических маркеров, характеризующих условия перезимовки растений, предложено использовать климатические индексы, рассчитываемые на основании данных о температуре воздуха и высоте снежного покрова или количестве осадков в зимний период. Недостаточная обеспеченность растений теплом, промерзание почв до критических для зимующих органов растений температур, возвратные и ранние осенние заморозки являются факторами, лимитирующими расселение и натурализацию инвазионных борщевиков в градиенте экологических условий потенциальных местообитаний на севере Европы.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, *Heracleum persicum*, инвазия, северная граница распространения, климатические условия.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-55-70

Введение

Вопросы распространения чужеродных видов растений привлекают широкое общественное и научное внимание вследствие неблагоприятного воздействия инвазивных видов на аборигенные экосистемы и затраты значительных ресурсов на борьбу с ними [Simberloff, 2009; Pimentel, 2011; Pluess et al., 2012; Далькэ и др., 2018]. В настоящее время продолжается изучение инвазии *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, *Heracleum persicum* Desf.

ex Fisch., С.А.Мей. & Авé-Лал. и *Heracleum sosnowskyi* Manden. – представителей секции Pubescentia рода *Heracleum*, получивших широкое распространение в Европе. На основании сходств габитуса (высота растений до 4–5 м, длина листьев до 3 м), отношения растений к экологическим факторам местообитаний, а также благодаря высокому инвазионному потенциалу эти виды объединяют в комплекс инвазионных (гигантских, или высокорослых) борщевиков [Nielsen et al., 2005;

Ecology and management..., 2007]. Сложность в определении видовой принадлежности высокорослых борщевиков [Jahodová et al., 2007], их способность к гибридизации с другими видами рода *Heracleum* [Stewart, Grace, 1984; Rijal et al., 2015] также позволяют рассматривать данные виды как единую группу при оценке их инвазионного потенциала и разработке мероприятий по борьбе с нежелательными зарослями растений [Nielsen et al., 2005].

История интродукции в значительной степени обусловила специфику современного расселения отдельных представителей комплекса инвазионных борщевиков в Европе. *H. persicum* широко расселился в Северной Европе (Норвегия, Финляндия, Швеция) [Nielsen et al., 2005]. Экспансия *H. mantegazzianum* отмечается на значительной территории Европейского континента: от Скандинавского п-ова на севере до Апеннинского п-ова на юге. Западная граница инвазионного ареала вида включает Британские острова [Nielsen et al., 2005; Ecology and management..., 2007], восточная граница проходит в средней полосе России [Нотов, 2005]. В Восточной Европе большее распространение получил *H. sosnowskyi*, где этот вид обнаружен от Польши, Болгарии и стран Балтии на Западе [Ecology and management..., 2007; Vladimirov et al., 2019] до Уральских гор на Востоке [Абрамова, 2011]. Южная граница распространения *H. sosnowskyi* на территории России расположена выше 50° с. ш. [Афонин и др., 2017], наиболее северные находки отмечены на Кольском п-ове [Меньшакова, 2011].

Ведущая роль климата в распространении растений общепризнана. Результаты многочисленных исследований свидетельствуют о влиянии температурного режима, количества атмосферных осадков, содержания элементов минерального питания в почве на возможность вторжения инвазионных видов и изменение их ареалов. Особый интерес представляют взаимодействия между элементами глобального изменения климата, которые могут способствовать биологическим вторжениям [Dukes, Mooney, 1999; Simberloff, 2000; Clements, Ditommaso, 2011; Allen, Bradley, 2016]. В ряде работ были предприняты по-

пытки оценки климатических условий, определяющих расселение видов рода *Heracleum*. Установлено, что в Центральной Европе (Чехия) одними из ключевых факторов для успешного возобновления *H. mantegazzianum* являются температурный режим зимнего периода и количество осадков [Руšek et al., 1998]. В ходе экспериментальных исследований, проведённых в высотном градиенте на территории Англии, показано, что при снижении теплообеспеченности растений суммой средних суточных температур ≥ 5 °C до уровня 1000 °C наблюдаются угнетение накопления *H. mantegazzianum* биомассы, а формирование в данных условиях растениями жизнеспособных семян авторам представляется маловероятным [Willis, Hulme, 2002]. На территории Европейской части России, в южной части вторичного ареала *H. sosnowskyi*, фактором, лимитирующим расселение вида, является влагообеспеченность. Частота встречаемости *H. sosnowskyi* ниже 60° с. ш. уменьшается с понижением количества выпадающих на данной территории осадков, а южная граница распространения вида на Европейской территории России совпадает с изолинией гидротермического коэффициента равного 1.25 [Афонин и др., 2017].

Вместе с тем, имеющиеся данные о роли экологических факторов в распространении комплекса инвазионных борщевиков на территории Европы [Руšek et al., 1998; Willis, Hulme, 2002; Афонин и др., 2017] и Северной Америки [Page et al., 2006] недостаточны для оценки влияния климатических условий на расширение инвазионного ареала этих видов в северном направлении.

Характерным признаком инвазионных видов является незавершенность процесса их расселения. Считают, что большинство натурализованных неофитов ещё не вошли в равновесное состояние, и будут продолжать расширять свои ареалы в течение не менее 150 лет [Williamson et al., 2009]. Ожидают, что современные климатические изменения могут привести к изменению ареалов инвазионных видов [Dukes, Mooney, 1999; Clements, Ditommaso, 2011]. Поэтому определение потенциальных границ инвазионного ареала и факторов, от которых зависит расселение

видов, представляет особый интерес, как для фундаментальной науки, так и для практического управления чужеродными видами [Willis, Hulme, 2002; Simberloff, 2009; Pluess et al., 2012].

Цель настоящей работы – охарактеризовать экологические условия на северной границе современного инвазионного ареала *H. persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*, выявить факторы, ограничивающие дальнейшее расселение этих видов на севере Европы и определить пределы толерантности растений по отношению к этим факторам.

Материалы и методы

Сбор сведений о находках инвазионных видов рода *Heracleum*

Сведения о распространении *H. persicum* и *H. mantegazzianum* на севере Европы получены из литературных источников [Rušek et al., 2010; Gederaas et al., 2012; Rijal et al., 2015; Rijal et al., 2017]. Географические координаты мест обнаружения гигантских борщевиков (табл. 1) были взяты из базы данных Глобального информационного фонда по биоразнообразию (Global Biodiversity Information Facility – GBIF) [GBIF..., 2020]. При критическом анализе сведений о находках растений из базы данных GBIF предпочтение было отдано местам обитания, указанным ранее в литературных источниках и/или верифицированным нами при визуальной оценке пространственно-привязанных фотографий, доступных в режиме просмотра улиц картографического сервиса Google Maps [2021].

Часть данных о находках *H. sosnowskyi* на Севере Европейской части России также была получена на основании анализа пространственно-привязанных фотографий, картографических сервисов Яндекс. Карты [2021] и Google Maps. Для участков, на которых присутствие растений *H. sosnowskyi* было визуально подтверждено, с помощью встроенных возможностей картографических сервисов фиксировали координаты места и дату проведения съёмки. Реализованный подход к сбору данных позволил уточнить географическое положение мест обнаружения *H. sosnowskyi* в городах Мурманск, Архангельск

и Апатиты. Помимо этого, в 2016 и 2018 гг. на севере Европейской части России (выше 66° с. ш.) выполнен комплекс полевых исследований. В Республике Коми были обследованы территории городских округов Инта и Воркута (пос. Мескашор и пос. Сивомаскинский), где *H. sosnowskyi* культивировали в качестве кормовой культуры [Хантимер, 1974]. Общая протяжённость маршрутов полевых наблюдений в окрестностях г. Инта составила 120 км, на территории пос. Мескашор и Сивомаскинский – 22 км. Все данные о находках *H. sosnowskyi*, собранные авторами в ходе полевых работ и с помощью анализа данных сервисов Google Maps и Яндекс.Карты были опубликованы в GBIF [Dalke et al., 2019].

Получение и обработка метеоданных

Многолетние (1989–2019 гг.) метеоданные суточного разрешения для районов обнаружения инвазионных видов рода *Heracleum* в Северной Европе получали из базы данных GHCN-Daily Национального центра экологической информации США [Menne et al., 2012]. Географические координаты гидрометеорологических станций, данные которых были использованы в работе, и их удалённость от мест обнаружения борщевиков приведены в табл. 1.

Исходные данные из базы GHCN-Daily трансформировали в табличный формат с датами наблюдений в строках и метеоданными в столбцах. Использовали переменные TMAX (максимальная температура за сутки, °C), TMIN (минимальная температура за сутки, °C), PRCP (количество осадков, мм), SNWD (высота снежного покрова, см). Для каждого дня дополнительно вычисляли переменную TAVG (средняя температура за сутки, °C). Трансформацию данных автоматизировали с помощью скрипта, написанного на языке программирования Python [Chadin, 2021a].

Для характеристики экологических условий в местах произрастания растений использовали климатические параметры и индексы (отношения). Накопление тепла в течение года оценивали в виде суммы среднесуточных температур воздуха $\geq 5^\circ\text{C}$ ($\text{SAT}_{\geq 5}$) и $\geq 10^\circ\text{C}$ ($\text{SAT}_{\geq 10}$) [Селянинов, 1937]. Дополнительно

Таблица 1. Места находок инвазивных борщевиков вблизи северной границы вторичного ареала и географическое положение ближайших гидрометеорологических станций (ГМС).

№	Вид, идентификатор находки вида в GBIF	Населённый пункт и координаты находки (с. ш., в. д.)	Название ближайшей ГМС (расстояние до места ближайшей находки борщевика)	Код станции GHCN-D*	Координаты ГМС (с. ш., в. д.)	Высота над уровнем моря, м
1	<i>H. persicum</i> gbifid = 2332845068	Гамвик 71.0833, 28.1857	SLETTNES FYR (3 км)	NOE00109777	71.0839, 28.2178	8
2	<i>H. persicum</i> gbifid = 2400590081	Вардэ 70.3722, 31.0963	VARDOE (1 км)	NOE00105494	70.3703, 31.0990	14
3	<i>H. persicum</i> gbifid = 1323758612	Тромсё 69.6418, 18.9249	TROMSO (1 км)	NO000001026	69.6539, 18.9281	100
4	<i>H. persicum</i> gbifid = 2400590081 <i>H. mantegazzianum</i> gbifid = 1603087669	Муонио 67.9562, 23.6833 Киттиля 67.7888, 25.2541	MUONIO_ALAMUONIO <i>H. persicum</i> (1 км) <i>H. mantegazzianum</i> (70 км)	FIE00146423	67.9681, 23.6803	254
5	<i>H. mantegazzianum</i> gbifid = 1323856589	Соданкюля 67.4190, 26.5872	SODANKYLA_AWS (6 км)	FI000007501	67.3678, 26.6328	179
6	<i>H. mantegazzianum</i> gbifid = 2876124595	Кандалакша 67.1514, 32.4060	KANDALAKSA (2 км)	RSM00022217	67.1692, 32.3542	26
7	<i>H. sosnowskyi</i> gbifid = 2236595237	Мурманск 68.9601, 33.0756	MURMANSK (1 км)	RSM00022113	68.9667, 33.0497	57
8	<i>H. sosnowskyi</i> gbifid = 1316549054	Инта 66.0499, 60.1657	PETRUN (54 км)	RSM00023324	66.4715, 60.7541	58
9	<i>H. sosnowskyi</i> gbifid = 2236595238	Архангельск 64.4592, 40.6447	ARHANGELSK (6 км)	RSM00022550	64.5042, 40.7269	8

Примечание: * – код ГМС в базе данных GHCN-Daily Национального центра экологической информации США [Menne et al., 2012].

рассчитывали количество календарных дней с $TAVG \geq 5^\circ C$ – переменная $DAYS_SAT_5$ и количество календарных дней с $TAVG \geq 10^\circ C$ – переменная $DAYS_SAT_{10}$. Переменную TDIF вычисляли как разницу между самой высокой и самой низкой температурой воздуха в году.

Условия перезимовки растений оценивали по абсолютному минимуму температуры воздуха в течение года (AMAT, $^\circ C$) и показателю, предложенному П.И. Колосковым – средней высоте снежного покрова в третьей декаде февраля (SNDP, см) [Синицына и др., 1973].

Индекс суровости зимы, предложенный А.М. Шульгиным (WSI) рассчитывали по формуле:

$$WSI = \frac{T_{\text{mean min}}}{H_{\text{mean snow}}} \quad (1)$$

где: $T_{\text{mean min}}$ – среднее из абсолютных ежедневных минимумов температуры воздуха в течение января и февраля, $H_{\text{mean snow}}$ – средняя высота снежного покрова за этот же период [Синицына и др., 1973].

В использованном нами наборе данных сведения о высоте снежного покрова были доступны не для всех метеостанций. Поэтому для оценки суровости зимы дополнительно использовали индекс ID^w , по величине равный обратному значению индекса сухости D^w [Каверин и др., 2019], рассчитанный по формуле:

$$D^w = \frac{FDD}{R^w} \quad (2)$$

где: FDD – сумма отрицательных температур за год, $^\circ C$; R^w – сумма осадков за холодный период года (период, использованный для расчёта FDD), мм.

Другой способ оценки суровости зимнего периода был основан на использовании температуры воздуха и продолжительности холодов [Urban et al., 2018]. Индекс суровости зимы (WOW) рассчитывали как:

$$WOW = (1 - 0.25 \times Tw) \times 0.8325 + 0.0144 \times NDw + 0.0087 \times NDf + 0.0045 \times NDvf - 0.0026 \times ST \quad (3)$$

где: Tw – средняя зимняя температура воздуха, $^\circ C$; NDw – количество зимних дней (со среднесуточной температурой $\leq 0^\circ C$); NDf – количество холодных дней (с максимальной температурой $< 0^\circ C$); NDvf – количество

очень морозных дней (с минимальной температурой $< -10^\circ C$); ST – сумма среднесуточных значений температуры $< 0^\circ C$.

За последний заморозок в году принимали дату до июля, когда TMIN опускалась ниже $0^\circ C$. Дату после июля, когда TMIN опускалась ниже $0^\circ C$ считали за первый заморозок. Продолжительность безморозного периода рассчитывали как количество дней между первым и последним заморозком в году.

Статистический анализ метеоданных проводили с использованием среды R [R Core Team, 2017]. Выборки были описаны с использованием среднего, стандартного отклонения, минимальных и максимальных значений. Для обработки, группировки и упорядочивания климатических индексов использовали графики типа «ящик с усами», созданные с помощью функции boxplot среды R. Исходный код программы на языке R, использованной для проведения расчётов, и набор исходных данных опубликован в открытом доступе [Chadin, 2021б].

Результаты

Находки инвазионных борщевиков на северной границе вторичного ареала. Согласно опубликованным данным [Pušek et al., 2010; Gederaas et al., 2012; Rijal et al., 2015; Rijal et al., 2017], наиболее северные места произрастания *H. persicum* локализованы в прибрежных районах северной и центральной Норвегии (до 71° с. ш.) и на севере Финляндии (до 68° с. ш.). Северная граница распространения *H. mantegazzianum* охватывает южную и центральную часть Скандинавского полуострова (Норвегия, Швеция, Финляндия) (табл. 1, рис. 1).

Растения *H. mantegazzianum* обнаружены вплоть до 69° с. ш. Места обнаружения инвазионных борщевиков, выявленные в ходе визуального анализа панорамных снимков картографического сервиса Google Maps, локализованы на антропогенно-трансформированных территориях, в населённых пунктах, вдоль дорог.

Наиболее северные находки *H. sosnowskyi* описаны на Кольском п-ове около 68° с. ш. [Аврорин и др., 1964; Меньшакова, 2011]. Также

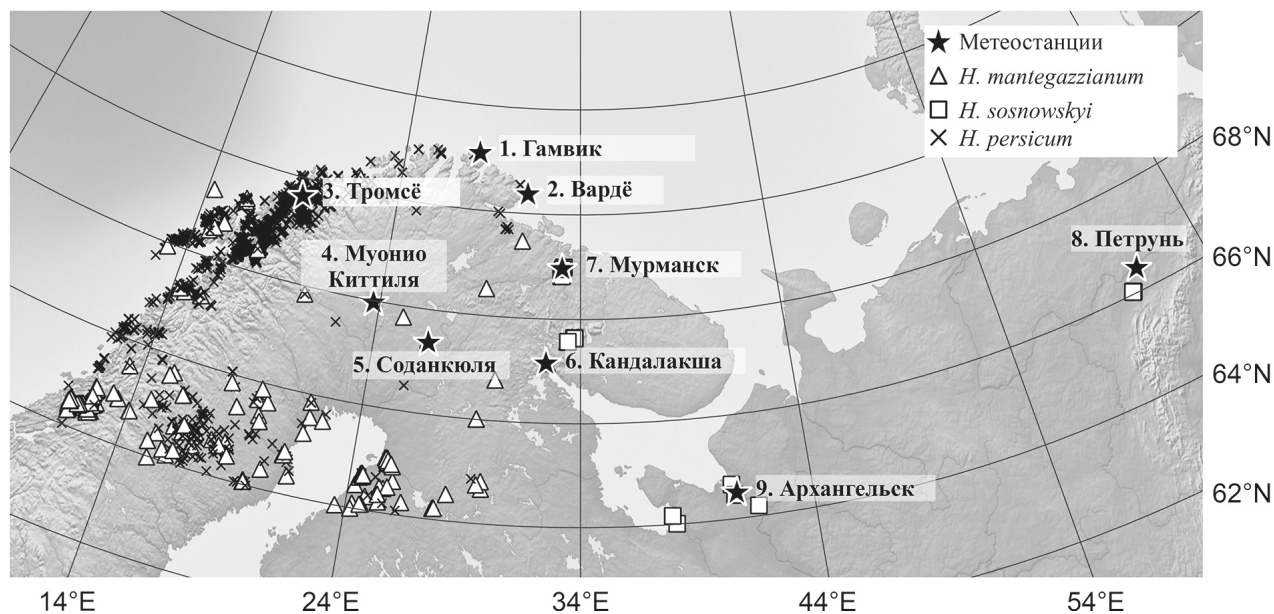


Рис. 1. Места находок *Heracleum mantegazzianum*, *Heracleum persicum* и *Heracleum sosnowskyi* вблизи северной границы вторичного ареала видов в Европе и расположение гидрометеорологических станций (отмечены звёздочками). Места находок растений указаны согласно GBIF.org [2020].

растения обнаружены выше 64° с. ш. на территории Архангельской обл. [Dalke et al., 2019]. С помощью сервисов Google Maps и Яндекс.Карты нами с точностью до 30–100 м определены географические координаты зарослей *H. sosnowskyi* в городах Мурманск, Апатиты и Архангельск (табл. 1). Анализ изображений зарослей *H. sosnowskyi*, выявленных на территории Мурманской и Архангельской областей, свидетельствует, что растения приурочены к селитебным территориям или локализованы в сегетальных местообитаниях.

В результате проведённых нами в континентальной части Европейского Севера России полевых работ *H. sosnowskyi* был обнаружен севернее 66° с. ш. в окрестностях г. Инты (66.0499 с. ш., 60.1657 в. д.). Активное расселение *H. sosnowskyi* было отмечено в черте городской застройки, на необработываемых садовых участках и по обочинам дорог. Наибольшие по площади заросли были локализованы на залежах. Растения были представлены особями всех возрастных состояний: проростки, ювенильные, вегетативные и генеративные особи. В климатических условиях данного региона растения плодоносят и способны к самоподдержанию ценопопуляций.

Также поиск растений был проведён севернее г. Инта – в пос. Мескашор (66.6095

с. ш., 62.5291 в. д.) и пос. Сивомаскинский (66.6755 с. ш., 62.5777 в. д.) где в 1950-х гг. при разработке приёмов улучшения пойменных лугов *H. sosnowskyi* пытались внедрить как силосную культуру [Хантимер, 1974]. Результаты маршрутных исследований свидетельствуют об отсутствии в настоящее время *H. sosnowskyi* в составе растительных сообществ на изученной территории.

Сравнение климатических условий в местах произрастания инвазионных борщевиков. В 1989–2019 гг. в пределах северной границы распространения инвазионных борщевиков среднее за год число дней со среднесуточной температурой воздуха $\geq 5^\circ\text{C}$ (DAYS_SAT₅) составляло от 116 до 150 дней (табл. 2).

Наименьшее поступление тепла отмечено на северо-восточном побережье Скандинавского п-ова (Гамвик и Вардё, Норвегия), где средние значения SAT₅ не превышали 1200 °C. С продвижением вглубь территории полуострова обеспеченность растений теплом возрастает, и величина SAT₅ составляет 1400–1500 °C. На этом же уровне находятся значения SAT₅ на Кольском п-ове и в континентальной части Европейского Севера России. Среднее за год число дней со среднесуточной температурой воздуха $\geq 10^\circ\text{C}$

Таблица 2. Климатические показатели в местах обнаружения инвазионных борщевиков вблизи северной границы вторичного ареала (1989–2019 гг.)

№	Название ГМС	Населённый пункт	SAT _s , °C	DAYS_SAT _s , дни	SAT ₁₀ , °C	DAYS_SAT ₁₀ , дни	AMAT, °C	AVG_SNWD, см
1	SLETTNES_FYR	Гамвик	1157±164 816–1556	131±15 100–170	454±174 151–1004	37±13 13–78	-15.0±2.2 -20.9...-11.8	нет данных
2	VARDO	Вардэ	1172±194 730–1601	131±17 92–168	494±218 187–1185	41±17 16–94	-14.5±2.4 -21.5...-10.5	нет данных
3	TROMSO	Тромсё	1499±160 1232–1882	147±14 122–186	929±186 578–1339	72±13 48–100	-13.8±1.8 -18.3...-10.7	62±30 18–154
4	MUONIO ALAMUONIO	Муонио Киттиля	1438±168 1051–1743	126±12 101–144	1062±185 678–1520	76±12 50–109	-36.0±3.7 -46.2...-28.0	60±10 43–84
5	SODANKYLA_AWS	Соданкюля	1465±169 1072–1732	125±12 95–153	1111±182 786–1392	78±12 55–98	-36.9±3.6 -49.5...-30.6	59±10 41–76
6	KANDALAKSA	Кандалакша	1576±175 1287–1900	136±12 114–157	1180±177 887–1543	84±11 64–104	-32.4±3.8 -40.3...-27.4	50±10 36–75
7	MURMANSK	Мурманск	1469±207 1095–1899	134±15 108–163	1006±224 658–1670	73±15 48–113	-28.7±3.9 -39.4...-21.0	26±12 10–58
8	PETRUN	Инга	1392±204 1057–1950	116±14 94–143	1031±223 643–1674	68±13 42–101	-44.1±3.8 -52.4...-37.3	47±15 24–73
9	ARHANGELSK	Архангельск	1907±297 681–2309	150±20 60–174	1538±282 507–1942	101±17 35–126	-34.8±3.3 -41.3...-27.8	39±10 20–54

Примечание: * – код ГМС в базе данных GHCN-Daily Национального центра экологической информации США [Menne et al., 2012], SAT₅ – сумма активных температур ≥5 °C; SAT₁₀ – сумма активных температур ≥10 °C; SAT₅_DAYS – количество дней с SAT₅; SAT₁₀_DAYS – количество дней с SAT₁₀; AMAT – минимальная температура воздуха в течение года; AVG_SNWD – средняя высота снежного покрова. В числителе приведено среднее значение ± стандартное отклонение, в знаменателе – минимальное и максимальное значение климатических показателей.

(DAYS_SAT₁₀) было существенно ниже – от 37 дней (Гамвик и Вардё, Норвегия) до 101 дня (Архангельск, Россия). За вегетационный период к растениям поступало от 454 до 1538 °C SAT₁₀. Теплообеспеченность растений существенно варьировала по годам. Значительные отклонения SAT₅ и SAT₁₀ от средних значений прослеживаются на всей рассматриваемой территории (табл. 2).

Характерной особенностью климатических условий северной части Скандинавского п-ова является значительная (75–94 дня) разница в количестве дней со среднесуточной температурой воздуха ≥ 5 °C и ≥ 10 °C. По мере увеличения континентальности климата данное различие сокращается в два раза. Разница рассматриваемых периодов определяет значительное расхождение показателей теплообеспеченности растений на уровне SAT₅ и SAT₁₀.

Продолжительность безморозного периода в пределах рассматриваемой территории варьирует в широких пределах [Zakhozhiy et al., 2021]. Наибольшие среднесуточные значения периода от последнего возвратного до первого осеннего заморозка составляют 140–150 дней (Гамвик, Вардё и Тромсё, Норвегия). Чаще всего наступление последнего заморозка здесь отмечается во второй декаде мая, а вероятность заморозков в июне – менее 6%. Осенние заморозки начинаются преимущественно в конце сентября – октябре. С продвижением от морского побережья вглубь территории длительность безморозного периода сильно сокращается. Наиболее неблагоприятные условия, с точки зрения возможности холодового повреждения вегетирующих растений, складываются на севере Финляндии (Муонио, Киттиля, Соданкюля) и в континентальной части Европейского Севера России (Инта). На этих территориях среднесуточные значения продолжительности безморозного периода составляют 80–92 дня, с отклонениями в разные годы от 50 до 126 дней. При этом вероятность заморозков в июне составляет 29–77%, а первые заморозки наступают уже в августе. Места обитания инвазионных борщевиков на Кольском п-ове и в Архангельской обл. (Россия) по средним срокам наступления заморозков и продолжи-

тельности безморозного периода занимают промежуточные положения между величинами этих климатических характеристик для севера прибрежной части Скандинавского п-ова и континентальной части Европейского Севера России [Zakhozhiy et al., 2021].

Периферия северной границы расселения инвазионных борщевиков крайне неоднородна по температурному режиму зимнего периода. Среднесуточные значения абсолютной минимальной температуры воздуха (АМАТ) в местах обитания инвазионных борщевиков в прибрежных районах Норвегии находятся на уровне не ниже –15 °C (табл. 2). С продвижением вглубь Скандинавского п-ова величина АМАТ снижается до –35...–37 °C (Муонио, Киттиля, Соданкюля, Финляндия). Наиболее низкие средние значения абсолютной минимальной температуры воздуха в зимний период отмечены в континентальной части Европейского Севера России (Инта). Величина TDIF, отражающая разницу между максимальной и минимальной температурой воздуха в течение года и характеризующая континентальность климата, варьирует от 27 °C для прибрежной территории северо-запада Норвегии до 64 °C в материковой области на севере Европейской части России (рис. 2).

В пределах рассматриваемой территории, за исключением прибрежных районов северо-востока Скандинавского п-ова (Гамвик и Вардё, Норвегия), зимний период характеризуется наличием устойчивого снежного покрова мощностью более 25 см. В наиболее холодных районах со значениями абсолютных минимальных температур воздуха в течение года ниже –30 °C средняя высота снежного покрова в январе-феврале составляет 39–60 см. По данным ГМС SLETTNES_FYR и VARD0 (Норвегия) средние значения величины АМАТ составляют –12...–13 °C (табл. 2).

Значения индексов WSI и WOW свидетельствуют, что северная часть вторичного ареала инвазионных борщевиков характеризуется значительной географической дифференциацией суровости зимнего сезона, чётко прослеживающейся при продвижении от побережья Баренцева моря во внутренние районы Скандинавского п-ова и континентальную часть Европы (рис. 2).

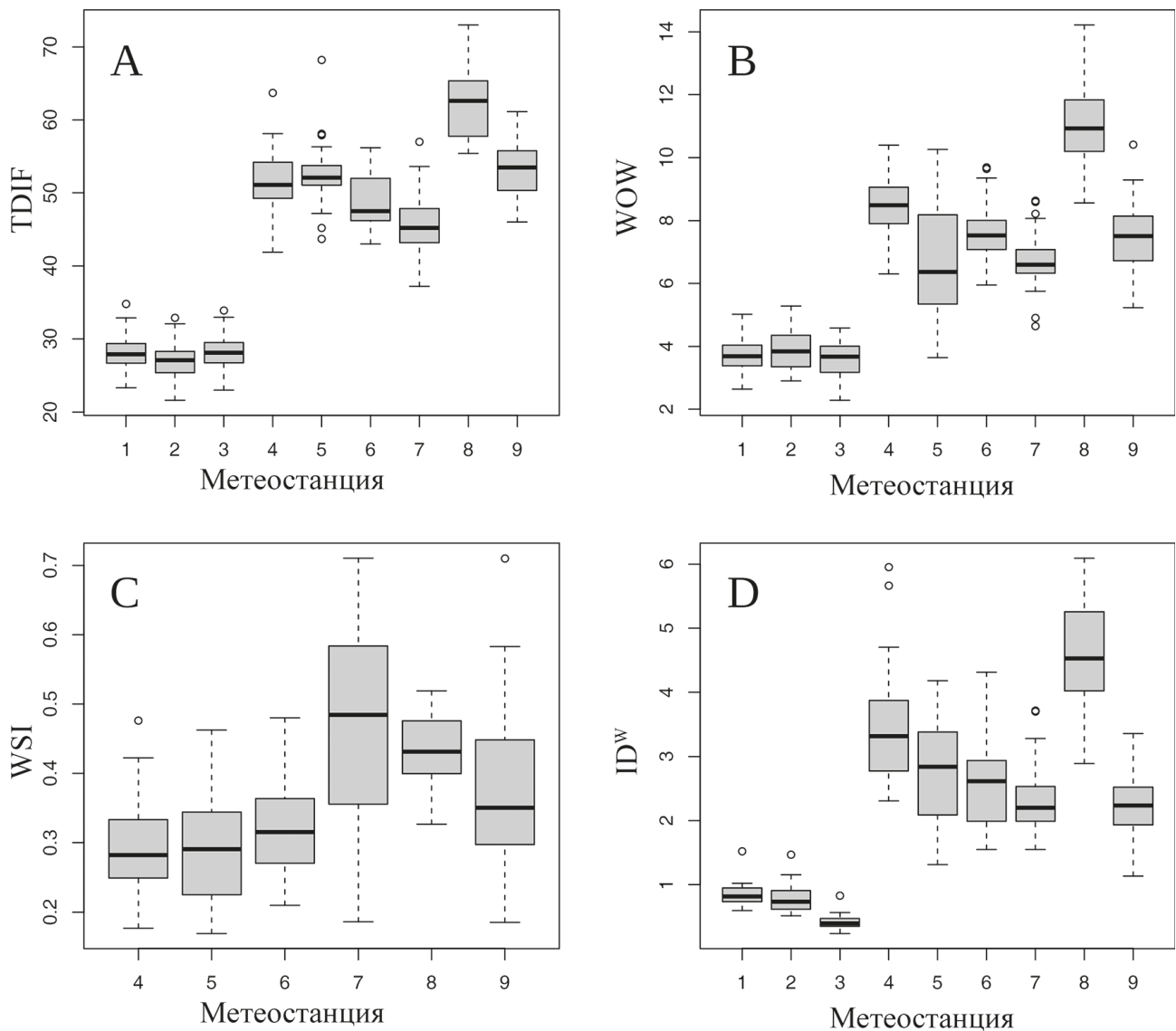


Рис. 2. Климатические индексы в местах находок *Heracleum mantegazzianum*, *Heracleum persicum* и *Heracleum sosnowskyi* вблизи северной границы вторичного ареала видов в Европе. А – разница между самой высокой и самой низкой температурой воздуха в году TDIF, В – индекс суровости зимы WOW, С – индекс суровости зимы WSI, D – индекс суровости зимы ID^w. Индексы рассчитаны для периода с 1989 по 2019 г. на основании метеоданных суточного разрешения базы данных GHCN-Daily Национального центра экологической информации США [Menne et al., 2012]. Метеостанции: 1 – SLETTNES_FYR, 2 – VARDO, 3 – TROMSO, 4 – MUONIO_ALAMUONIO, 5 – SODANKYLA_AWS, 6 – KANDALAKSA, 7 – MURMANSK, 8 – PETRUN, 9 – ARHANGELSK.

Для рассматриваемой территории величина индекса WSI, являющегося отношением температуры воздуха к высоте снежного покрова, варьировала в широком диапазоне. Значения индекса WSI в местах находок борщевиков в Норвегии и Финляндии не превышали 0.4. На территории России суровость зимнего сезона возрастает, и средние значения индекса WSI составляют 0.55–0.57 в Инте и Мурманске. Сходная закономерность изменения климатических характеристик обнаруживается и при анализе условий зимнего

периода на основании оценки индекса ID^w, основанного на сопоставлении суммы отрицательных температур воздуха и количества осадков в зимний период (рис. 2).

Анализ величин климатического коэффициента (WOW) подтверждает описанную выше тенденцию. Суровость зимнего периода на северной границе вторичного ареала инвазионных борщевиков, оценённая по значению индекса WOW, возрастает от 4 до 11 в ряду: Тромсё – Гамвик – Вардё < Мурманск < Соданкюля – Архангельск – Кандалакша

< Муонио < Инта, по мере удаления от морского побережья Норвегии вглубь рассматриваемой территории. Наибольшая вариабельность показателя индекса WOW (от 8 до 14) была отмечена в Инте (рис. 2).

Обсуждение

Находки инвазионных борщевиков на северной границе вторичного ареала. Периферия северной границы вторичного ареала инвазионных борщевиков охватывает значительные территории, расположенные в субарктическом и умеренном климатических поясах с контрастными климатическими условиями. В настоящее время все три вида встречаются выше 68° северной широты. *H. mantegazzianum* и *H. persicum* описаны в составе адвентивного компонента флоры Скандинавского п-ова (Норвегия, Финляндия, Швеция), наиболее северные места находок *H. sosnowskyi* отмечены на Кольском п-ове в России.

Вблизи северной границы вторичного ареала местообитания инвазионных борщевиков приурочены, как правило, к трансформированным территориям. Наиболее благоприятные условия для расселения и самовозобновления растений складываются на заброшенных сельскохозяйственных землях, в черте городской застройки, вблизи дорог и на территориях частных домовладений [Ecology and management..., 2007; Chadin et al., 2017]. По всей видимости, в процессе натурализации инвазионных борщевиков в холодном климате существенную роль играют микроклиматические и эдафические условия местообитаний, формирующиеся в процессе антропогенной трансформации почвенного и растительного покрова. Снижение фитоценотической конкуренции со стороны видов аборигенной флоры, изменение физико-химических свойств почвы и увеличение доступности элементов минерального питания, поступающих в результате хозяйственной деятельности человека, могут способствовать внедрению борщевиков в сформировавшиеся биоценозы. Помимо этого, мы не исключаем возможность положительного влияния на натурализацию растений отепляющего эффекта

надземных и подземных сооружений (зданий, тепловых сетей, инженерно-технических коммуникаций) в черте городской застройки, которые могут повлиять на сезонные изменения термического режима почв и воздуха.

Анализ климатических показателей местообитаний на северной границе инвазионного ареала. Климат является важнейшим природным фактором, определяющим возможность того или иного вида растений успешно существовать на конкретной территории. Анализ экологических условий в местах произрастания инвазионных борщевиков в субарктическом и умеренном поясах свидетельствует о значительных отличиях обеспеченности растений теплом в период вегетации. В пределах Скандинавского и Кольского полуостровов среднее за год число дней со среднесуточной температурой воздуха ≥ 10 °C варьирует в широком диапазоне, а теплообеспеченность растений SAT_{10} отличается более чем в два раза (табл. 2). Учитывая относительно высокое число дней со среднесуточной температурой воздуха ≥ 5 °C и количества поступающего за это время тепла: SAT_5 от 1157 (Гамвик, Норвегия) до 1907 °C (Архангельск, Россия), одной из адаптационных стратегий растений на периферии северной границы вторичного ареала может быть расширение температурного диапазона роста и развития растений в сторону низких положительных температур. Ранее нами было показано, что метаболическая активность проростков и терминальных почек растений *H. sosnowskyi* поддерживается на относительно высоком уровне до 5 °C, что обеспечивает адаптацию к низким температурам и высокие темпы роста ранней весной [Далькэ и др., 2020]. В осенний период вплоть до установления снежного покрова или наступления сильных заморозков вегетирующие растения *H. sosnowskyi* способны поддерживать интенсивность фотосинтеза в диапазоне 4–10 мкмоль CO_2/m^2c при температурах 5–10 °C (собственные неопубликованные данные), что сопоставимо со скоростью ассимиляции CO_2 листьев в летний период [Tappeiner, Cernusca, 1998; Dalke et al., 2015]. Фенологические наблюдения, проведённые в Центральной

Европе, показывают, что *H. mantegazzianum* вегетирует в весенний период при средней температуре воздуха 5 °C [Otte, Franke, 1998]. Снижение уровня SAT₅ до 1100 °C служит причиной подавления накопления биомассы, но не приводит к полной остановке роста и развития растений в условия Англии [Willis, Hulme, 2002].

В умеренном климате прохождение полного цикла развития и формирование семян у представителей секции Pubescentia рода *Heracleum* отмечается при достижении уровня SAT₁₀ выше 1500 °C [Александрова, 1971; Интродукция борщевиков..., 1980]. Вместе с тем, регулярное плодоношение *H. sosnowskyi* отмечено для растений на Кольском п-ове (Мурманск), где среднемноголетнее значение SAT₁₀ меньше 1010 °C [Аврорин, 1964; Меньшакова, 2011]. В ходе полевых исследований плодоносящие растения обнаружены нами в Инте (Россия), где диапазон SAT₁₀ варьирует от 643 до 1674 °C. Многочисленные данные о находках *H. persicum* вплоть до 71° с. ш. в Норвегии (диапазон SAT₁₀ от 151 до 1339 °C) также подтверждают возможность перехода инвазионных борщевиков к цветению и плодоношению при более низкой обеспеченности тепловыми ресурсами в условиях Субарктики [Alm, 2013]. Расширение температурного диапазона роста и развития, более ранние сроки прохождения растениями отдельных фенофаз могут являться общей стратегией для представителей секции Pubescentia рода *Heracleum* при адаптации к холодному климату.

Мы полагаем, что обеспеченность растений суммами активных температур выше 5 и 10 °C на уровне 1150 °C и 450 °C, соответственно, является минимальным показателем термических ресурсов территории, необходимым для роста и развития инвазионных борщевиков. Падение теплообеспеченности ниже указанных значений можно рассматривать как один из ключевых факторов, лимитирующих расселение *H. mantegazzianum*, *H. persicum* и *H. sosnowskyi* вблизи северной границы вторичного ареала.

К неблагоприятным метеорологическим явлениям, которые интенсивностью, продолжительностью и временем возникновения

представляют угрозу для растений, относят, помимо прочих, сильные морозы и заморозки. В литературе имеются сведения о возможности вымерзания культивируемых растений *H. sosnowskyi*, *H. lehmannianum* и *H. ponticum* в малоснежные зимы с продолжительными оттепелями [Александрова, 1971]. Заморозки и крайне неблагоприятные погодные условия осеннего периода (отсутствие снежного покрова, температура воздуха ниже -15 °C) явились причиной гибели искусственных посевов *H. sosnowskyi* в лесотундровой зоне Республики Коми [Хантимер, 1974].

Данные табл. 2, рис. 2 и [Zakhozhiy et al., 2021] указывают на возможность существования инвазионных борщевиков в значительном диапазоне абиотических факторов среды. Минимально необходимая для роста и развития растений средняя продолжительность безморозного периода составляет 80–90 дней. При этом растения оказываются устойчивы к частому возврату заморозков в начале вегетационного периода и раннему наступлению заморозков осенью. В местах обитания инвазионных борщевиков на севере Финляндии и в континентальной части Европейского Севера России вероятность последних заморозков сохраняется до второй декады июня, а первые заморозки отмечаются уже в первой половине августа. При этом по данным метеостанции PETRUN сила заморозков в отдельные годы может достигать -5 °C как в июне, так и в августе. На территории Финляндии (данные метеостанций MUONIO_ALAMUONIO и SODANKYLA_AWS) отмечено снижение температуры воздуха до -3 °C и -4 °C в июне и августе, соответственно. Можно предположить, что вблизи северной границы современного вторичного ареала инвазионные борщевики существуют на пределе своего адаптационного потенциала. Ухудшение погодных условий вегетационного периода, в том числе увеличение повторяемости, силы и продолжительности заморозков, могут быть причиной повреждения или гибели растений.

Условия перезимовки растений, зависят от множества факторов, в том числе температуры воздуха и высоты снежного покрова, которые определяют тепловой режим и глубину сезонного промерзания почв. Согласно получен-

ным данным, места обитания борщевиков с абсолютными минимальными температурами воздуха зимой ниже $-28\text{ }^{\circ}\text{C}$, характеризуются наличием устойчивого снежного покрова толщиной 26–60 см (табл. 2). В качестве возможных климатических маркеров, отражающих суровость зимнего периода для зимующих органов растений, нами были рассмотрены индексы WOW, WSI и ID^w (рис. 2). Климатические коэффициенты, рассчитываемые на основании сопоставления данных о температуре воздуха (WOW) и высоте снежного покрова (WSI) или количестве осадков в зимний период (ID^w) позволили оценить географическую дифференциацию суровости зимнего периода в пределах рассматриваемой территории. Наиболее суровые условия зимнего периода (значения индекса WOW выше 10) отмечаются в континентальной части рассматриваемой территории (Инта, Россия), где среднеголетние значения абсолютной минимальной температуры воздуха находятся на уровне $-44\text{ }^{\circ}\text{C}$. Суровыми условиями зимнего периода характеризуются и внутренние области Скандинавского и Кольского полуостровов. Места обитания растений вблизи морского побережья Норвегии относятся к районам с достаточно тёплыми зимами, среднеголетние значения минимальной температуры воздуха не опускаются ниже $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$, а значения индекса WOW не превышают 4.

Анализ величин индексов WSI и ID^w подтверждает эти выводы. Наиболее неблагоприятные условия для перезимовки растений складываются в континентальной части северной границы вторичного ареала инвазионных борщевиков (Инта, Россия) и на северном побережье Кольского п-ова (Мурманск, Россия). В отдельные годы значения индекса WSI здесь оказываются близки к 1 (рис. 2), что указывает на суровые условия для перезимовки растений [Синицына, 1973]. Несколько мягче условия зимнего периода на внутренней территории Скандинавского и Кольского полуостровов. Судя по величинам климатических индексов WSI и ID^w характерных для морского побережья Норвегии, данная область может быть отнесена к территории с невысоким риском вымерзания зимующих органов растений.

Теоретическое обоснование возможности применения индекса WSI для оценки суровости зимнего периода и возможности вымерзания зимующих органов растений можно получить при анализе экспериментальных данных работы [Далькэ и др., 2019]. Из представленных авторами сведений следует, что при падении температуры воздуха ниже $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ снежный покров мощностью более 20 см способствует удержанию температуры почвы на глубине залегания терминальных и пазушных почек *H. sosnowskyi* на уровне не ниже $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$, что обеспечивает сохранение жизнеспособности меристем. Удаление снежного покрова в условиях снижения температуры воздуха до $-31\text{ }^{\circ}\text{C}$ приводит к снижению температуры почвы на глубине 15 см до $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ и гибели подземных органов зимующих растений *H. sosnowskyi*. Сходная с описанной ситуация, приводящая к повреждению растений, может складываться и при отсутствии снежного покрова в весенний или осенний периоды на фоне аномально-холодной погоды [Александрова, 1971; Хантимер, 1974; Мишуров и др., 1999]. Таким образом, на территориях, индекс суровости климата WSI которых близок к 1 или превышает 1, складываются неблагоприятные условия перезимовки инвазионных борщевиков. По всей видимости, наличие устойчивого снежного покрова, мощности которого достаточно для стабилизации температуры почвы на уровне, предотвращающем повреждение почек возобновления и проростков, является крайне важным фактором, способствующим выживанию инвазионных борщевиков в районах с низкими отрицательными температурами воздуха в зимний период.

Заключение

Географическое положение северной границы вторичного ареала инвазионных борщевиков в Европе отражает значительный адаптационный потенциал видов к условиям холодного климата. Места находок растений характеризуются малой продолжительностью вегетационного периода и низкой обеспеченностью растений тепловым ресурсом, значительной вариабельностью (нестабильностью) условий вегетацион-

ного сезона в разные годы. Минимальные среднесуточные значения длительности безморозного периода на периферии северной границы вторичного ареала составляют 80–90 дней, а вероятность заморозков остаётся высокой даже в июне. Биологический минимум суммы среднесуточных температур воздуха ≥ 5 °C равен 1150 °C, а потребность в сумме активных температур ≥ 10 °C превышает 450 °C. Мы полагаем, что увеличение холодостойкости и расширение температурного диапазона роста и развития растений в сторону низких положительных температур может быть важной адаптационной стратегией, обеспечивающей выживание инвазивных борщевиков в климатических условиях Субарктики. Сохранение жизнеспособности растений в районах с минимальной температурой воздуха в зимний период ниже -30 °C определяется наличием устойчивого снежного покрова, предотвращающего вымерзание почек возобновления и проростков растений. В качестве возможных климатических маркеров, отражающих суровость зимнего периода и характеризующих условия перезимовки растений, могут быть применены климатические индексы, рассчитываемые на основании сопоставления данных о температуре воздуха и высоте снежного покрова (WSI) или количестве осадков в зимний период (ID^w).

Снижение обеспеченности растений тепловым ресурсом ниже указанных величин, промерзание почв до критических для зимующих растений температур, возвратные весенние и ранние осенние заморозки являются факторами, лимитирующими расселение инвазивных борщевиков в градиенте экологических условий потенциальных местообитаний.

К факторам, сдерживающим увеличение занятых к настоящему времени инвазивными борщевиками на севере Европы площадей, следует отнести и ограниченность биотопов с подходящими эдафическими условиями, опосредованную слабой антропогенной трансформацией территории Субарктики. Помимо этого, дальнейшее расселение растений на Севере Европы ограничено естественными географическими барьерами – акваториями Норвежского и Баренцева морей и горными системами Фенноскандии и Урала.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках НИ-ОКТР «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (рег. № 1021062311434-4-1.6.11;1.6.19) и проекта РФФИ «Моделирование потенциальных ареалов инвазивных видов *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum mantegazzianum* на территории Восточной Европы» (№ 20-54-18002 Болг_a).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.М. Чужеродные виды растений на Южном Урале. Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции // Матер. I Междунар. науч. конф. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИР, 2011. С. 5–10.
- Аврорин Н.А., Андреев Г.Н., Головкин Б.Н., Кальнин А.А. Переселение растений на Полярный Север. Результаты интродукции травянистых растений в 1932–1956 гг. 1964. Ч. 1. 498 с.
- Александрова М.И. Некоторые виды борщевика в среднетаёжной зоне Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киров, 1971. 26 с.
- Афонин А.Н., Лунева Н.Н., Ли Ю.С., Коцарева Н.В. Эколого-географический анализ распространения и встречаемости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в связи со степенью аридности территорий и его картирование для европейской территории России // Экология. 2017. № 1. С. 66–69. doi: 10.7868/S0367059717010036
- Далькэ И.В., Малышев Р.В., Маслова С.П. Экофизиология дыхания растений *Heracleum sosnowskyi* в условиях Севера // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 2. С. 77–82. doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-077-082
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 44–61.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Солод Е.Г., Шайкина

- М.Н., Попова М.Ю., Полюдченков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В. Морозоустойчивость борщевика Сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 12–26.
- Интродукция борщевиков в Белоруссии / Кудинов М.А., Касач А.Е., Чекалинская И.И., Черник В.В., Чурилов А.К. Минск: Наука и техника, 1980. 200 с.
- Каверин Д.А., Лаптева Е.М., Щанов В.М., Пастухов А.В., Шарая Л.С., Шарый П.А. Геоинформационный анализ климатических условий криолитозоны европейского Северо-Востока России // Криосфера Земли. 2019. Т. 23. № 4. С. 68–78.
- Меньшакова М.Ю. Виды чёрной книги флоры средней России на территории Мурманска // Естественные науки. 2011. Т. 36. № 3. С. 50–55.
- Мишуров В.П., Волкова Г.А., Портнягина Н.В. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми. Итоги работы Ботанического сада за 50 лет. СПб.: Наука, 1999. Т. 1. 216 с.
- Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Часть 1. Высшие растения. Версия 4-я, перераб. и дополн. Тверь, 2005. 156 с.
- Селянинов Г.Т. Мировой агроклиматический справочник. Л.: Гидрометеиздат, 1937. 420 с.
- Синицина Н.И., Гольцберг И.А., Струнников Э.А. Агроклиматология. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 344 с.
- Хантимер И.С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л., 1974. 221 с.
- Яндекс.Карты // (<https://yandex.ru/maps>). Проверено 25.11.2021.
- Allen J., Bradley B. Out of the weeds? Reduced plant invasion risk with climate change in the continental United States // Biological Conservation. 2016. Vol. 203. P. 306–312. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.015>
- Alm T. Ethnobotany of *Heracleum persicum* Desf. ex Fisch., an invasive species in Norway, or how plant names, uses, and other traditions evolve // Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine. 2013. Vol. 9. P. 42. doi.org/10.1186/1746-4269-9-42
- Chadin I. Global Historical Climatology Network-Daily Database data file converter. Zenodo. 2021a // (<https://zenodo.org/deposit/4518811>). doi: 10.5281/ZENODO.4518811
- Chadin I. R script for comparative analysis of climatic conditions for growth of giant invasive *Heracleum* species on northern border of invasive range. Zenodo. 2021b // (<https://zenodo.org/record/4521773>). doi: <https://zenodo.org/record/4521773>
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R., Madi E., Kuzivanova O., Kirillov D., Elsakov V. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. Vol. 77. P. 71–80. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.77.11186>
- Clements D.R., Ditommaso A. Climate change and weed adaptation: can evolution of invasive plants lead to greater range expansion than forecasted? // Weed Research. 2011. Vol. 51. P. 227–240. doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00850.x
- Dalke I., Chadin I., Zakhochiy I. *Heracleum sosnowskyi* occurrences in Arkhangelsk and Murmansk regions of Russia. Version 1.2. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. 2019. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/p8ku4z> accessed via GBIF.org on 2021-02-09.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. No. 10 (11). P. e0142833. doi: 10.1371/journal.pone.0142833.
- Dukes J., Mooney H. Does global change increase the success of biological invaders? // Trends in Ecology & Evolution. 1999. Vol. 14. No. 4. P. 135–139. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01554-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01554-7)
- Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum Mantegazzianum*) / Eds. P. Pyšek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. CABI Publishing Wallingford, United Kingdom. 2007. 352 p.
- GBIF.org. 2020. GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.9b7tw6>
- Gederaas L., Loennechen Moen T., Skjelseth S., Larsen L.K. Alien species in Norway – with the Norwegian Black List. 2012. P. 212.
- Google Maps // (<https://www.google.ru/maps>). Проверено 25.11.2021.
- Jahodová Š., Trybush S., Pyšek P., Wade M., Karp A. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history // Diversity and Distributions. 2007. Vol. 13. No. 1. P. 99–114. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00305.x>
- Menne M.J., Durre I., Vose R.S., Gleason B.E., Houston T.G. An overview of the Global Historical Climatology Network-Daily Database // Journal of Atmospheric and Oceanic Technology. 2012. Vol. 29. No. 7. P. 897–910. doi:10.1175/JTECH-D-11-00103.1
- Nielsen C., Ravn H., Nentwig W., Wade M. The giant hogweed best practice manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe. Forest & Landscape Denmark, Hoersholm. 2005. 44 p.
- Otte A., Franke R. The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe // Phytocoenologia. 1998. Vol. 28. No. 2. P. 205–232.
- Page N., Wall R., Darbyshire S., Mulligan G. The biology of invasive alien plants in Canada. 4. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier // Canadian Journal of Plant Science. 2006. Vol. 86. No. 2. P. 569–589. doi: [10.4141/P05-158](https://doi.org/10.4141/P05-158)
- Pimentel D. Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. (Second ed.). Taylor and Francis Group, 2011. 384 p.
- Pluess T., Cannon R., Jarošík V., Pergl J., Pyšek P., Bacher S. When are eradication campaigns successful? A test of common assumptions // Biological Invasions. 2012. Vol. 14. No. 7. P. 1365–1378. doi: [10.1007/s10530-011-0160-2](https://doi.org/10.1007/s10530-011-0160-2)
- Pyšek P., Kopecky M., Jarošík V., Kotková P. The role of human density and climate in the spread of *Heracleum*

- mantegazzianum* in the Central European landscape // Diversity and distributions. 1998. Vol. 4. No. 1. P. 9–16. <https://www.jstor.org/stable/2999808>.
- Pyšek P., Pergl J., Jahodová Š., Moravcová L., Müllerová J., Perglová I., Wild J. The hogweed story: invasion of Europe by large *Heracleum* species. Atlas of Biodiversity Risk. 2010. P. 150–151.
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing, Core Team, Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2017. // (<https://www.R-project.org>). Проверено 25.11.2021.
- Rijal D., Alm T., Nilsen L., Alsos I.G. Giant invasive *Heracleum persicum*: Friend or foe of plant diversity? // Ecology and evolution. 2017. Vol. 7. No. 13. P. 4936–4950. <https://doi.org/10.1002/ece3.3055>.
- Rijal D., Falahati-Anbaran M., Alm T., Alsos I. Microsatellite markers for *Heracleum persicum* (Apiaceae) and allied taxa: Application of next-generation sequencing to develop genetic resources for invasive species management // Plant molecular biology reporter. 2015. Vol. 33. No. 5. P. 1381–1390. <https://doi.org/10.1007/s11105-014-0841-y>.
- Simberloff D. Global climate change and introduced species in United States forests // The Science of the Total Environment. 2000. Vol. 262. No. 3. P. 253–261. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00527-1](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00527-1)
- Simberloff D. We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. No. 1. P. 149–157. doi:10.1007/s10530-008-9317-z.
- Stewart F., Grace J. An experimental study of hybridization between *Heracleum mantegazzianum* Somm. & Levier and *H. sphondylium* L. subsp. *sphondylium* (Umbelliferae) // Watsonia. 1984. Vol. 15. P. 73–83.
- Tappeiner U., Cernusca A. Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus // Ecological Modelling. 1998. Vol. 113. No. 1–3. P. 201–223. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00144-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00144-6).
- Urban G., Richterová D., Kliegrová S., Zusková I., Pawliczek P. Winter severity and snowiness and their multiannual variability in the Karkonosze Mountains and Jizera Mountains // Theoretical and Applied Climatology. 2018. Vol. 134. P. 221–240. <https://doi.org/10.1007/s00704-017-2270-y>.
- Vladimirov V., Petrova A., Barzov Z., Gudžinskas Z. The alien species of *Heracleum* (Apiaceae) in the Bulgarian flora revisited // Phytologia Balcanica. 2019. Vol. 25. No. 3. P. 395–405.
- Williamson M., Dehnen-Schmutz K., Kühn I., Hill M., Klotz S., Milbau A., Stout J., Pyšek P. The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15. No. 1. P. 158–166. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00528.x>.
- Willis S.G., Hulme P.E. Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? // Functional Ecology. 2002. Vol. 16. No. 4. P. 530–539. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00653.x>.
- Zakhozhiy I., Dalke I., Chadin I., Kanev V. Additional climate information for research paper «Ecological and Geographical Analysis of Distribution of *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* and *H. sosnowskyi* on The Northern Limit of Its Invaded Range in Europe» submitted to Russian Journal of Biological Invasions [Data set]. Russian Journal of Biological Invasions. Zenodo. 2021. <http://doi.org/10.5281/zenodo.5044894>.

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF DISTRIBUTION OF *HERACLEUM PERSICUM*, *H. MANTEGAZZIANUM* AND *H. SOSNOWSKYI* ON THE NORTHERN LIMIT OF ITS INVASION RANGE IN EUROPE

© 2022 Zakhochiy I.G.*, Dalke I.V.**, Chadin I.F., Kanev V.A.

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982, Russia

*zakhochiy@ib.komisc.ru; **dalke@ib.komisc.ru

The group of plants known as giant hogweeds: *Heracleum mantegazzianum*, *H. persicum* and *H. sosnowskyi* are widely recognized as dangerous alien species in Europe. We have analyzed the climatic conditions on the northern boundary of the invasion range of giant hogweeds group species in Northern Europe. The northernmost areas of growth of *H. persicum* are localized in the coastal regions of the northern and central parts of the Scandinavian Peninsula (up to 71° NL). Within Fennoscandia, the plants *H. mantegazzianum* and *H. sosnowskyi* were found up to 69° NL. The natural gradient of climatic parameters within the subarctic and temperate zones in Northern Europe allowed us to assess the ranges of climatic conditions required for the plants in this territory. We have found that the minimum sum of active temperatures values required for these alien plants are >1150 °C (for temperatures above 5 °C) and >450 °C (for temperatures above 10 °C). The heat resource exceeding this level ensures successful growth, development and reproduction of giant hogweeds group species in the climatic conditions of Subarctic Europe. The presence of stable snow cover on the territories with very low air temperatures during winter period prevents buds and seedlings cold damage. Climatic indices calculated as ratio of air temperature and snow depth or winter precipitation can serve as markers reflecting climatic constraints for the expansion of alien giant hogweeds group species in north direction. The main climatic parameters limiting the distribution of these species in Northern Europe are: insufficient sum of active temperatures, seasonal freezing of soils to temperatures critical for wintering organs of plants, late spring and early autumn frosts.

Key words: *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, *Heracleum persicum*, invasions, northern border of distribution, invasive range, climatic constraints.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *NEMATUS TIBIALIS* NEWMAN, 1873 (HYMENOPTERA: TENTHREDINIDAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2022 Коляда Н.А.^{а,*}, Чилахсаева Е.А.^{б,**}, Гниненко Ю.И.^{б,***},
Коляда А.С.^{с,****}

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

^б Всероссийский НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства,
Московская обл., Пушкино 141202, Россия

^с Приморская государственная сельскохозяйственная академия, г. Уссурийск 692510, Россия;
*Kolyada18@rambler.ru; **kchilahsaeva@yandex.ru; ***gninenko-yuri@mail.ru; ****a.s.pinus@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2020. После доработки 24.11.2021. Принята к публикации 31.01.2022

На юге Дальнего Востока России впервые зарегистрирован чужеродный североамериканский вид *Nematus tibialis* Newman, 1873. Развитие насекомого происходит на основном кормовом растении – *Robinia pseudoacacia* L., культивируемой в с. Горно-Таёжном и в дендрарии Горнотаёжной станции ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. Степень повреждаемости небольшая, на листе локализуется по одной личинке. Снижения декоративности не происходит. Тем не менее, в связи с достаточно широким использованием *Robinia pseudoacacia* в озеленении региона, возможно дальнейшее распространение её фитофага *Nematus tibialis*. Для оценки распространения вредителя на территории юга Дальнего Востока и оценки наносимого им вреда необходим мониторинг насаждений *Robinia pseudoacacia* в других населённых пунктах региона.

Ключевые слова: Приморский край, *Nematus tibialis*, фитофаг, *Robinia pseudoacacia*, инвазивный вид.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-71-75

Введение

В последнее время на Дальнем Востоке России выявляются новые фитофаги древесных интродуцированных растений [Гниненко, 2013; Юрченко и др., 2013; Kuprin et al., 2018; и др.]. Перед исследователями стоит задача мониторинга распространения как чужеродных видов растений, так и сопутствующих им насекомых. Дальнейшее их изучение является весьма актуальной задачей, поскольку позволит оценить пути их распространения и методы защиты от них.

В настоящее время североамериканский вид *Robinia pseudoacacia* L. (робиния ложноакациевая, или белая акация) (Fabaceae Lindl.), имеет обширный вторичный ареал, охватывая многие страны Европы и Азии [Рубцов, Савельева, 2008; Kurokochi et al., 2010; Cierjacks et al., 2013; Рыжая, Гляковская, 2019; Brus et al., 2019; Martin, 2019].

В новых местах произрастания *Robinia pseudoacacia* нередко активно проника-

ет в естественные биоценозы [Sabo, 2000; Benesperi et al., 2012; Vítková et al., 2017; Humphrey et al., 2019; Nicolescu et al., 2020; Vinogradova et al., 2020].

Вместе с этим растением проникают и его насекомые-фитофаги [Гниненко, Раков, 2011; Масляков, Ижевский, 2011; Мартынов, Никулина, 2016, 2020; и др.], и процесс это существенно усилился в XXI в.

На юге Дальнего Востока *Robinia pseudoacacia* появилась в начале прошлого века и в настоящее время распространена на территории Приморского края, встречаясь главным образом в культуре [Kolyada N., Kolyada A., 2018]. В некоторых случаях она участвует в формировании вторичных растительных сообществ [Коляда, 2020].

В 2005 г. в Приморском крае на *Robinia pseudoacacia* был обнаружен новый для региона фитофаг *Obolodiplosis robiniae* (Hald., 1847) (Diptera: Cecidomyiidae) – белоакациевая листовая галлица [Гниненко, 2007], ко-

торая уже распространена в сопредельных с Дальним Востоком странах – Китае, Японии, Республике Корея.

Одним из фитофагов *Robinia pseudoacacia* является *Nematus tibialis* Newman, 1837 (Hymenoptera: Tenthredinidae) (голенастый белоакациевый пилильщик), отмечаемый как на территориях естественного обитания *Robinia pseudoacacia* в Северной Америке, так и в её вторичном ареале.

В Европе *Nematus tibialis* впервые был отмечен в Германии в 1825 г. [Alien..., 2010; Масляков, Ижевский, 2011]. В настоящее время он широко распространён на *Robinia pseudoacacia* в большинстве стран Европы [Marković, Stojanović, 2008; Alien..., 2010; Сауткин, Синчук, 2015; Мартынов, Никулина, 2016; De Groot, Kavčič, 2017; Гляковская, 2018; и др.].

В России вид отмечен на Кавказе [Щуров и др., 2019; Мартынов и др., 2020], в Брянской обл. [Синчук и др., 2015], Волгоградской, Самарской и Ростовской областях [Белицкая, Грибуст, 2019; Белицкая и др., 2020].

Nematus tibialis является тем довольно редким инвайдером, который, проникая в новые места обитания, питается только на своём основном кормовом растении. За 200 лет, прошедших со времени его первого обнаружения в Европе, во вторичном ареале неизвестны вспышки его массового размножения [Мартынов и др., 2020].

Nematus tibialis появился в евроазиатских посадках *Robinia pseudoacacia* существенно раньше таких её инвазивных фитофагов, как *Parectopa robiniella* Clemens, 1863 (Lepidoptera, Gracillariidae) – белоакациевой паректопы и *Phyllonorycter robiniella* Clemens, 1859 (Lepidoptera, Gracillariidae) – минирующей моли-пестрянки, а также *Obolodiplosis robiniae*, но в отличие от них, нигде не вредит кормовому растению.

Однако имеются сообщения о повреждении *Nematus tibialis* листьев других бобовых, например, *Caragana* sp. (карагана) [Сауткин и др., 2012].

Материал и методика

Объектом исследования послужили ложногусеницы (личинки) *Nematus tibialis* раз-

ных возрастов, обнаруженные на листьях *Robinia pseudoacacia*. При выполнении исследований регулярно в течение всего периода вегетации проводили визуальные осмотры робинии и фиксировали появление на листе повреждений и питающихся насекомых.

Сбор ложногусениц для определения их видовой принадлежности проведён первым автором в 2020 г. в насаждениях *Robinia pseudoacacia* на территории с. Горно-Таёжное Уссурийского городского округа Приморского края (43°42'00" с. ш., 132°09'00" в. д.).

Фотографирование ложногусениц и имаго выполнено фотоаппаратом Sony cyber-shot с использованием микроскопа МБС-9.

Вид определён Чилахсаевой Е.А., сотрудником лаборатории защиты леса от инвазивных и карантинных организмов Всероссийского НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства (г. Пушкино, Московская обл.).

Результаты

Впервые повреждения ложногусеницами *Nematus tibialis* листовых пластинок *Robinia pseudoacacia* были обнаружены при визуальном осмотре растений в с. Горно-Таёжном летом 2019 г. Они чаще локализовались ближе к центру листовой пластинки. На одной пластинке наблюдалось по одной ложногусенице длиной от 3–8 мм.

Сбор листовых пластинок с питающимися на них личинками осуществлялся в течение лета с июля по сентябрь 2020 г. (рис. 1). С целью выведения имаго пластинки с лож-



Рис. 1. Ложногусеница *Nematus tibialis*.



Рис. 2. Куколка *Nematus tibialis*.

ногусеницами помещали в чашки Петри и выдерживали в лаборатории при комнатной температуре. Раз в два дня убирали экскременты и добавляли свежие листья кормового растения.

Через две-три недели, достигнув размеров 10–12 мм, ложногусеницы прекращали питание и окукливались (рис. 2). Образование кокона не происходило. Через две недели после начала окукливания из куколок появля-



Рис. 3. Имаго *Nematus tibialis*.

лись живые имаго, длина которых составляла 6–7 мм (рис. 3). Выведенных имаго усыпляли эфиром и помещали в 95%-й этиловый спирт.

Обсуждение

При обследовании озеленительных посадок *Robinia pseudoacacia* в с. Горно-Таёжное и расположенного рядом дендрария Горно-таёжной станции была отмечена незначительная повреждаемость листьев фитофагом *Nematus tibialis*. На каждом экземпляре в той или иной степени объединенными оказались примерно 2–3% листовых пластинок растений (всего осмотрено 23 экземпляра *Robinia pseudoacacia*).

Аналогичная картина взаимодействия этого пилильщика и его кормового растения наблюдается повсеместно в их вторичных ареалах. Фитофаг нигде не проявляет себя как опасный инвайдер, наносящий заметный вред своему кормовому растению. Это тот редкий случай, когда, оказавшись на новых для него территориях и имея привычный кормовой ресурс, фитофаг-инвайдер повсеместно не смог формировать очаги массового размножения. В чём причина такого развития взаимоотношений в системе фитофаг-инвайдер и кормовое растение-инвайдер не установлено.

Таким образом, в настоящее время *Nematus tibialis* не наносит ущерба кормовому растению, и незначительные повреждения не приводят к потере декоративности.

Выводы

Согласно полученным результатам, на территории юга Дальнего Востока России впервые обнаружен чужеродный североамериканский вид *Nematus tibialis*, широко распространённый фитофаг *Robinia pseudoacacia*, нередко проявляющей инвазионные свойства. Данное растение культивируется также в Приморском крае Дальневосточного региона, в том числе в с. Горно-Таёжном и в дендрарии Горно-таёжной станции.

К настоящему времени отмечается небольшая степень повреждаемости листьев, обычно на одном листе находится одна личинка. Повреждения не приводят к снижению декоративности растений, однако достаточно

широкое использование *Robinia pseudoacacia* в озеленении делает возможным дальнейшее распространение фитофага. В связи с этим необходим мониторинг насаждений этого вида в других населённых пунктах Приморского края для выявления вредителя и оценки наносимых им повреждений.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Изучение и мониторинг наземных биологических ресурсов юга Дальнего Востока России» (шифр научной темы 0207-2021-0003), № 121031000120-9.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Белицкая М.Н., Грибуст И.Р. Дендрофаги лесомелиоративных комплексов с участием древесных интродуцентов в условиях засушливой зоны // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 3. С. 343–361.

Белицкая М.Н., Грибуст И.Р., Блюм К.Я. Особенности освоения робинии ложноакациевой (*Robinia pseudoacacia*) инвазионными насекомыми-филлофагами в насаждениях Нижнего Поволжья // В кн.: Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Мат. Всерос. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург, 2020. С. 78–79.

Гляковская Е.И. Состав комплекса инвазивных фитофагов-вредителей зелёных насаждений Гродненского Понеманья // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5. Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. 2018. № 2. С. 20–26.

Гниненко Ю.И. Новый вредитель белой акации // Защита и карантин растений. 2007. № 11. С. 44–45

Гниненко Ю.И. Белоакациевая листовая галлица *Obolodiplosis robiniea* (Hald., 1847) (Diptera, Cecidomyiidae) – первая находка на Сахалине // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. № 6. С. 551–552.

Гниненко Ю.И., Раков А.Г. Белоакациевая паректопа *Parectopa roniniella* Cl. – новый инвазионный фитофаг. Пушкино: ВНИИЛМ, ВПРС МОББ, 2011. 14 с.

Коляда Н.А. Робиния ложноакациевая (*Robinia pseudoacacia* L., Fabaceae Lindl.) в составе вторичного

растительного сообщества // Астраханский вестник экологического образования. 2020. № 3(57). С. 190–196.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.

Мартынов В.В., Никулина Т.В. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомол. бюллетень. 2016. № 12(1). С. 41–51.

Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Appendiseta robiniae* (Gillet, 1907) (Hemiptera: Drepanosiphidae) – новый инвазионный вид тлей в фауне Донбасса // Евразийский энтомологический журнал. 2020. № 19(1). С. 33–35.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазионных видов насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2. № 2. С. 99–122.

Рубцов В.И., Савельева З.А. Лиственные интродуценты – лесообразователи североамериканского происхождения в посадках Брянской области // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сборник научных трудов по итогам Международной научно-технич. конф. «Лесной комплекс: состояние и перспективы развития». Брянск, 2008. Ч. 1. С. 213–215.

Рыжая А.В., Гляковская Е.И. Перепончатокрылые фитофаги в парковых экосистемах Гродненского Понеманья (беларусь) // IV Евразийский симпозиум по перепончатокрылым насекомым. Владивосток, 2019. С. 166–167.

Сауткин Ф.В., Синчук О.В. Современное распространение белоакациевого голенастого пилильщика (*Nematus tibialis* Newman, 1837) на территории Беларуси // Матер. XVII республиканской науч.-практ. конф. молодых учёных. Брест, 15 мая 2015 г. Брест: БрГУ, 2015. Ч. 1. С. 129–131.

Сауткин Ф.В., Рыжая А.В., Буга С.В. Насекомые-фитофаги – вредители декоративных кустарников в зелёных насаждениях г. Гродно // Вестник БГУ. 2012. Сер. 2. № 3. С. 49–54.

Синчук О.В., Рогинский А.С., Буга С.В. Первая регистрация белоакациевого голенастого пилильщика (*Nematus tibialis* Newman, 1837) на территории Брянской области // Труды БГУ. 2015. Т. 10. Ч. 1. С. 374–376.

Щуров В.И., Замотайлов А.С., Скворцов М.М., Бондаренко А.С., Щурова А.В., Глущенко Л.С. Ареалы чужеродных насекомых-фитофагов на Северо-Западном Кавказе по итогам государственного лесопатологического мониторинга в 2010–2019 годах. // Промышленная ботаника. 2019. № 19(3). С. 114–119.

Юрченко Г.И., Кузьмин Э.А., Бурдэ П.Б. Особенности биологии и основные паразитоиды изумрудной узкотелой златки (*Agrilus planipennis* Fairmaire) на юге Приморского края // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 18. Владивосток: Дальнаука, 2013. С. 174–178.

Alien terrestrial arthropods of Europe: Hymenoptera // BioRisk. 2010. Vol. 4. P. 669–776.

- Benesperi R., Giuliani C., Zanetti S., Gennai M., Lippi M.M., Guidi T., Nascimbene J., Foggi B. Forest plant diversity is threatened by *Robinia pseudoacacia* (black locust) invasion // Biodiversity and conservation. 2012. Vol. 21. P. 3555–3568.
- Brus R., Pötzelsberger E., Lapin K., Brundu G. Extent, distribution and origin of non-native forest tree species in Europe // Scandinavian journal of forest research. 2019. Vol. 34(7). P. 1–12.
- Cierjacks A., Kowarik I., Joshi J., Hempel S., Ristow M., von der Lippe M., Weber E. Biological flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia* // Journal of ecology. 2013. Vol. 101. P. 1623–1640.
- De Groot M., Kavčič A. Robinijeva grizlica, *Nematus tibialis*, nova tujerodna vrsta v Sloveniji // Novice iz varstva gozdov št. 2017. Vol. 10. P. 25–26.
- Humphrey L., Fraser G.C., Martin G. The economic implications of *Robinia pseudoacacia* L. (black locust) on agricultural production in South Africa // Agrekon. 2019. Vol. 58(3). P. 1–13.
- Kolyada N.A., Kolyada A.S. *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae Lindl.) in the South of the Russian Far East // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9(3). P. 215–218.
- Kuprin A.V., Kolyada N.A., Kasatkin D.G. New invasive species *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera: Bruchidae) in the fauna of the Russian Far East // Far Eastern entomologist. 2018. No. 360. P. 25–28.
- Kurokochi H., Toyama K., Hogetsu T. Regeneration of *Robinia pseudoacacia* riparian forests after clear-cutting along the Chikumagawa River in Japan // Plant ecology. 2010. Vol. 210(1). P. 31–41.
- Marković Č., Stojanović A. Nalaz bagremove lisne ose *Nematus tibialis* (Newman) (Hymenoptera, Tenthredinidae) u Srbiji // Biljni Lekar. 2008. Vol. 36. Br. 2. S. 131–135.
- Martin G.D. Addressing geographical bias: a review of *Robinia pseudoacacia* (black locust) in the Southern Hemisphere // South African journal of Botany. 2019. Vol. 125. P. 481–492.
- Nicolescu V.-N., Rèdei K., Pástor M. et al. Ecology, growth and management of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.), a non-native species integrated into European forests // Journal of forestry research. 2020. Vol. 31. P. 1081–1101.
- Sabo A.E. *Robinia pseudoacacia* invasions and control in North America and Europe // Restoration and Reclamation Review. 2000. Vol. 6. No. 3. P. 1–9.
- Vinogradova Y.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O.A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // Botanica Pacifica. 2020. Vol. 9. No. 1. P. 103–129.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // Forest ecology and management. 2017. Vol. 384. P. 287–302.

THE FIRST FINDING OF ALIEN SPECIES *NEMATUS TIBIALIS* NEWMAN, 1873 (HYMENOPTERA: TENTHREDINIDAE) IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© 2022 Kolyada N.A.^{a,*}, Chilakhsayeva E.A.^{b,**}, Gninenko Yu.I.^{b,***}, Kolyada A.S.^{c,****}

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

^bAll-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry, Pushkino, Moscow region 141202, Russia

^cPrimorye State Agricultural Academy, Ussuriysk 692510, Russia

*Kolyada18@rambler.ru; **kchilakhsaeva@yandex.ru; ***gninenko-yuri@mail.ru; ****a.s.pinus@mail.ru

In the south of the Russian Far East, an alien North American species *Nematus tibialis* Newman, 1873, was registered for the first time. The insect develops on the main food plant, *Robinia pseudoacacia* L., cultivated in the Gorno-Taezhnoye settlement and in the arboretum of the Gorno-Taezhnaya Station of the Federal Research Center of Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, FEB RAS. The degree of damage is small; one larva is localized on the leaf. There is no decrease in decorativeness. Nevertheless, due to the fairly widespread use of *Robinia pseudoacacia* in the landscaping of the region, further spread of its phytophage *Nematus tibialis* is possible. To assess the spread of the pest in the south of the Far East and evaluate the harm it causes, it is necessary to monitor plantations of *Robinia pseudoacacia* in other settlements of the region.

Key words: Primorsky Krai, *Nematus tibialis*, phytophage, *Robinia pseudoacacia*, invasive species.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ПОЛИХЕТЫ *FICOPOMATUS ENIGMATICUS* (FAUVEL, 1923) ИЗ МАССОВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ В ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ КЕРЧЕНСКОГО ПРОЛИВА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2021 Копий В.Г.^{a, *}, Зайцева О.В.^{b, **}, Петров С.А.^{b, ***}

^a ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
Российской академии наук, Севастополь 299011, Россия

^b ФГБУН Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034, Россия
*verakopiy@gmail.com; **ovzaitseva@inbox.ru; ***spspbgu@gmail.com

Поступила в редакцию 02.03.2021. После доработки 17.11.2021. Принята к публикации 31.01.2022

В сентябре 2019 г. в прибрежной акватории Керченского пролива недалеко от Аршинцевской косы выявлено наличие массовых колониальных поселений полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), ранее известной как *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923). Ряд исследователей считают, что первоначальным природным ареалом этого вида полихет являются солончатые водоёмы Индии. К настоящему времени известно широкое распространение данного вида вдоль побережья Атлантического, Тихого, Индийского океанов, Северного, Средиземного и Каспийского морей. В Чёрном море вдоль побережья Крыма до настоящего времени были выявлены только единичные экземпляры *F. enigmaticus* в прибрежном районе г. Севастополя и вдоль Карадагского побережья.

Описанные в работе колонии ещё не являются рифовыми образованиями, но уже имеют большую численность. Колония диаметром 46 см насчитывает 1774 экземпляра. Поселения *F. enigmaticus* представляют собой полноценные популяции, состоящие из особей с длиной тела от 2 до 39 мм. В колонии присутствуют самцы и самки: на долю самцов приходится 56%, на долю самок – 44%. Плодовитость червей, выражаемая в количестве зрелых яиц, зависит от размеров тела и составляет от 5800 шт. при длине тела 12 мм до 24 820 шт. при длине 29 мм. В работе с помощью сканирующей электронной микроскопии описаны особенности морфологии вида *F. enigmaticus*, впервые выявлены многочисленные сенсорные структуры на его теле, жабрах и пигидии. Принимая во внимание обнаружение массового поселения полихеты *F. enigmaticus* в прибрежной акватории Керченского пролива, можно заключить, что этот вид полностью натурализовался в Чёрном море. Учитывая его эврибионтность, можно предположить, что он успешно будет вторгаться в Азовское море и прилегающие эстуарии, дельты рек и лиманы, что неизбежно отразится на жизнедеятельности местных видов и экосистем в целом.

Ключевые слова: *Ficopomatus enigmaticus*, морфология, чужеродный вид, Чёрное море, Керченский пролив.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-76-90

Введение

Одним из важных направлений исследований современной биологии является изучение биологических инвазий, их причин, путей и последствий. Известно, что биологические инвазии часто приводят к сокращению видового разнообразия сообществ и изменению структуры трофических сетей. Они могут проявляться сразу или через много лет, при этом эффект влияния интродуцентов на аборигенное сообщество часто очень сложно отделить от действия различных антропогенных факторов [Юрков, Маликов, 2013].

Одним из вселенцев в Чёрное море является полихета *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), ранее известная как *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923. Это космополитическая рифообразующая полихета семейства Serpulidae Rafinesque, 1815, ведущая прикрепленный образ жизни и расселившаяся в разные районы Мирового океана. По мнению ряда исследователей, этот вид полихет произошёл из Индии [Fauvel, 1933; Pollard, Hutchings, 1990; Fornos et al., 1997; Hewitt et al., 2004]. Пути распространения данного вида из Средиземного моря в Чёрное, а затем

и в Каспийское описаны П.В. Богородицким [1963].

В Чёрном море вид *F. enigmaticus* впервые был обнаружен в 1929 г. в пресноводном озере Палеостом, вблизи Потти, а затем в Геленджикской бухте [Анненкова, 1929, 1930, 1937]. Позже его выявили на побережье Болгарии в Варненском озере, сочетающем в себе пресную и морскую воду, которая поступает по искусственному каналу из Варненского залива Чёрного моря, а затем в лимане р. Ропотамо [Маринов, 1957; Цветков, Грънчарова, 1976]. В 2008 г. было показано, что *F. enigmaticus* образует уже обширные поселения в Варненском озере на глубине 8 м, их численность достигала 3500 экз/м² [Маринов, 1977; Todorova et al., 2008]. Этот вид указывается и в современном списке видов Болгарии [Black Sea, 1998a, b; Trayanova et al., 2011]. *F. enigmaticus* находили на побережье Румынии [Богородицкий 1963; Gomoiu, Skolka, 1998]. При исследованиях северо-западной части Чёрного моря в 2001 г. единичные экземпляры *F. enigmaticus* были зарегистрированы в обрастаниях гидротехнических сооружений Одесского порта [Шурова, Лосовская, 2003; Лосовская и др., 2004; Лосовская и др., 2005].

Вдоль побережья Крыма единичные экземпляры полихеты зарегистрированы в акватории западной части Донузлава [Болтачева и др., 2002], на искусственном рифе прибрежного района Севастополя [Гринцов, Мурина, 2002] и вдоль Карадагского побережья (Сердоликовая бухта, Кузмичёв камень) [Киселёва и др., 2009; Киселёва и др., 2010]. До настоящего времени вдоль крымского побережья колониальных поселений *F. enigmaticus* не обнаружено.

К настоящему времени известны некоторые аспекты биологии и экологии полихеты *F. enigmaticus*, описан внешний вид [Анненкова, 1930; Zaitsev, Ozturk, 2001; Киселёва 2004], строение трубки и соотношение её длины к длине тела червя [Hall, 1954; Rullier, 1955; Hedley, 1956; Vuillemin, 1958, 1965; Neff, 1971; Dixon, 1981; Aliani et al., 1995; Kupriyanova et al., 2001; Lojen et al., 2014], распределение по глубинам [Obenat, Pezzani, 1994; Aliani et al., 1995; Schwindt, Osvaldo, 2000; Micu, Micu, 2004; Zaitsev, Ozturk, 2001;

Болтачева и др., 2002; Киселёва и др., 2010], рацион и механизм питания [Davies et al., 1989; Kupriyanova et al., 2001], сроки нереста [Hartmann-Schröder, 1967, 1971; Dixon, 1981; Bianchi, Morri, 1996; Obenat, et al., 2006], плодовитость [Morris et al. 1980; Dixon 1981; Toscano et al., 2013], отношение к факторам окружающей среды личинок и взрослых особей [Солдатова, Турпаева, 1960; Турпаева, 1961; Fornos et al., 1997; Шиганова, 2009; Costa et al., 2019; Peria, Pernet, 2019].

Несмотря на то, что накоплено большое количество данных о распространении, экологии и биологии полихеты *F. enigmaticus*, на сегодняшний день практически отсутствует информация о её возможных массовых поселениях в водах Чёрного моря, мало данных и о морфологических особенностях этого вида полихет.

Цель настоящей работы – изучение массовых поселений *F. enigmaticus* в прибрежной зоне Чёрного моря, их описание, выявление новых морфологических признаков и данных по экологии этого вида полихет.

Материал и методы

Объектом исследования стала, выявленная в сентябре 2019 г. массовая крымская популяция полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), ранее известной как *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923). Она была обнаружена при исследовании фауны прибрежной акватории Керченского пролива. Колонии полихет выявлены вдоль побережья северной стороны Аршинцевского залива, который представляет собой мелководный водоём, вдающийся в сушу на расстояние около 2 км (рис. 1). Берега водоёма имеют крутые склоны с наклоном более 45°. Грунты представлены в основном чёрным илом с жёлтым наилком, встречаются участки с плотным мелким песком и ракушей.

Температура воды на момент сбора материала составила +22 °С, солёность поверхности воды – 16‰.

Колонию отбирали с помощью мешка из мельничного газа, накрывая её и отделяя от поверхности, на которой колония была прикреплена. Извлечённую колонию помещали в

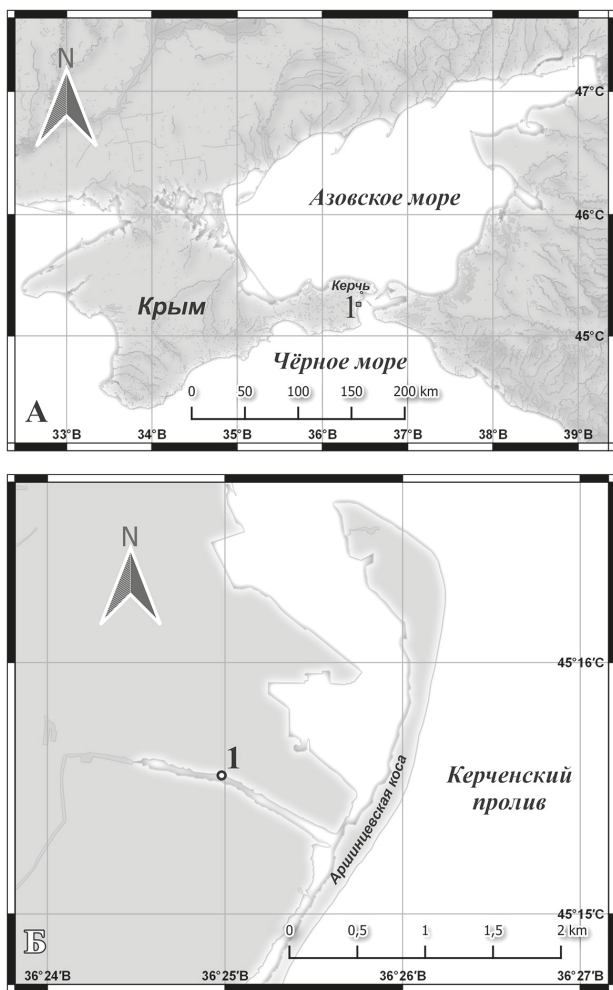


Рис. 1. Место расположения колоний *Ficopomatus enigmaticus*.

кристаллизатор и фиксировали 4%-м раствором нейтрализованного формалина, затем в лабораторных условиях промывали под проточной водой через сито с диаметром ячеек 5 мм и разбирали по таксономическим группам. Животных взвешивали на торсионных весах с точностью до 0.001 г.

Для исследования плодовитости червей было отобрано 20 экз. самок с яйцами. Затем каждый экземпляр помещали в чашку Петри с небольшим количеством воды и полностью освобождали от яиц с помощью иголок. Суспензию, состоящую из воды и яиц, подкрашивали краской (бенгальский розовый) и доводили её объём до 10 мл. Тщательно перемешав суспензию, с помощью специальной штемпель-пипетки проводили отбор 1 мл суспензии и переливали в камеру Богорова. Под биноклем МБС-9 проводили подсчёт яиц. Для более точной оценки плодовитости червей делали три повторности, в каждой

субпробе подсчитывали количество яиц и вычисляли их среднее значение, полученное число умножали на 10.

Для изучения общей морфологии полихет исследуемой популяции применяли светооптическую и электронномикроскопическую технику. Перед прижизненными исследованиями и перед фиксацией для дальнейших микроскопических исследований животных анестезировали с помощью водного раствора $MgCl_2$. Для исследований с помощью светооптической техники использовали фиксированный 4%-м раствором нейтрализованного формалина материал. Полихет изучали с помощью бинокля МБС-9, микроскопа «Микмед-5», фотографировали фотоаппаратом «Canon IXUS 310 HS». Для анализа размерной структуры популяции *F. enigmaticus* из колонии отбирали всех полихет данного вида, затем под биноклем МБС-9 с помощью окуляр-микрометра измеряли длину каждой особи.

Для электронномикроскопических исследований целых анестезированных животных после извлечения из трубок фиксировали в 2.5%-м глутаральдегиде G5882 (Sigma»Aldrich) на фосфатном буфере в течение 12 ч. Затем, с целью очищения поверхности тела животных, с него удаляли слизь [Zaitseva, Vocharova, 1981; Zaitseva et al., 2015]. Для этого после промывки в трёх сменах фосфатного буфера материал помещали на ночь в 16%-й раствор глицерина на дистиллированной воде, а затем на 6–12 ч в 20%-й этанол. После обезвоживания в спиртах возрастающей концентрации и в ацетоне материал высушивали в углекислоте методом перехода в критической точке и закрепляли на металлических предметных столиках. На высушенные образцы напыляли платину в условиях форвакуума и исследовали при увеличении от 80 до 8000 раз с помощью сканирующего электронного микроскопа FEI Quanta 250 в Центре коллективного пользования «Таксон» ЗИН РАН (<https://www.zin.ru/ckp/>).

Результаты

Колонии *F. enigmaticus* обнаружены на различных глубинах: от уреза воды (глуби-

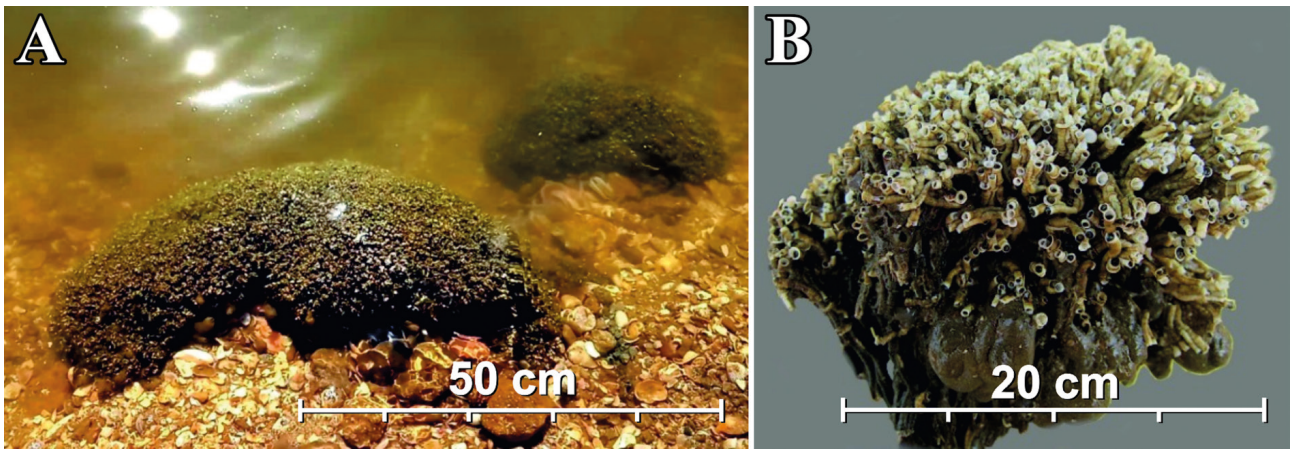


Рис. 2. Внешний вид колоний *Ficopomatus enigmaticus*: А – в природной среде обитания; В – изолированная колония в лабораторных условиях.

на от 0.1–0.2 м) до глубины 2 м. Для поселения в качестве опоры полихеты используют твёрдые субстраты: обломки дерева, куски арматуры, иногда оседают на плотный песок. Колонии имеют конусообразную форму с диаметром самой широкой части конуса от 24 до 58 см. Вдоль уреза воды они встречены одиночными поселениями или группами по 2–5 шт., расстояние между поселениями – от 1 до 3 м, протяжённость участка на котором обнаружены колонии – около 20 м. Между трубками *F. enigmaticus* зарегистрировано большое количество Polychaeta, Mollusca, Crustacea и Ascidiacea (рис. 2).

В колонии трубки полихет переплетены между собой очень плотно, их высота и ди-

аметр различны. В колонии диаметром 46 см численность полихет достигала 1774 экз., биомасса – 17.006 г.

В ходе исследования выявлено, что толщина стенки трубки *F. enigmaticus* значительно отличается в зависимости от типа субстрата, к которому прикрепляется полихета: на листьях zostеры стенки трубок полихет более тонкие и хрупкие, по сравнению с трубками из колониальных поселений.

Диаметр трубки был почти равен диаметру тела *F. enigmaticus*. Плотное прилегание тела червя к стенке трубки – один из способов выживания: цепляясь щетинками за стенки трубки, полихета препятствует попытке вытащить её (рис. 3).

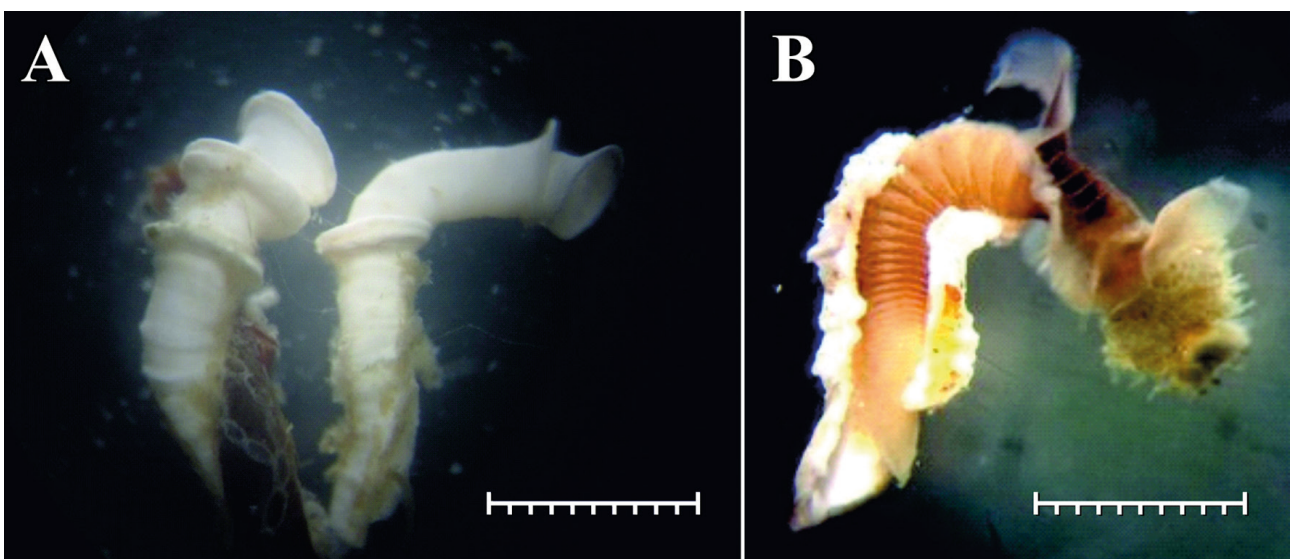


Рис. 3. Трубки *Ficopomatus enigmaticus*: А – трубки, прикреплённые к zostере, В – трубка из колонии.

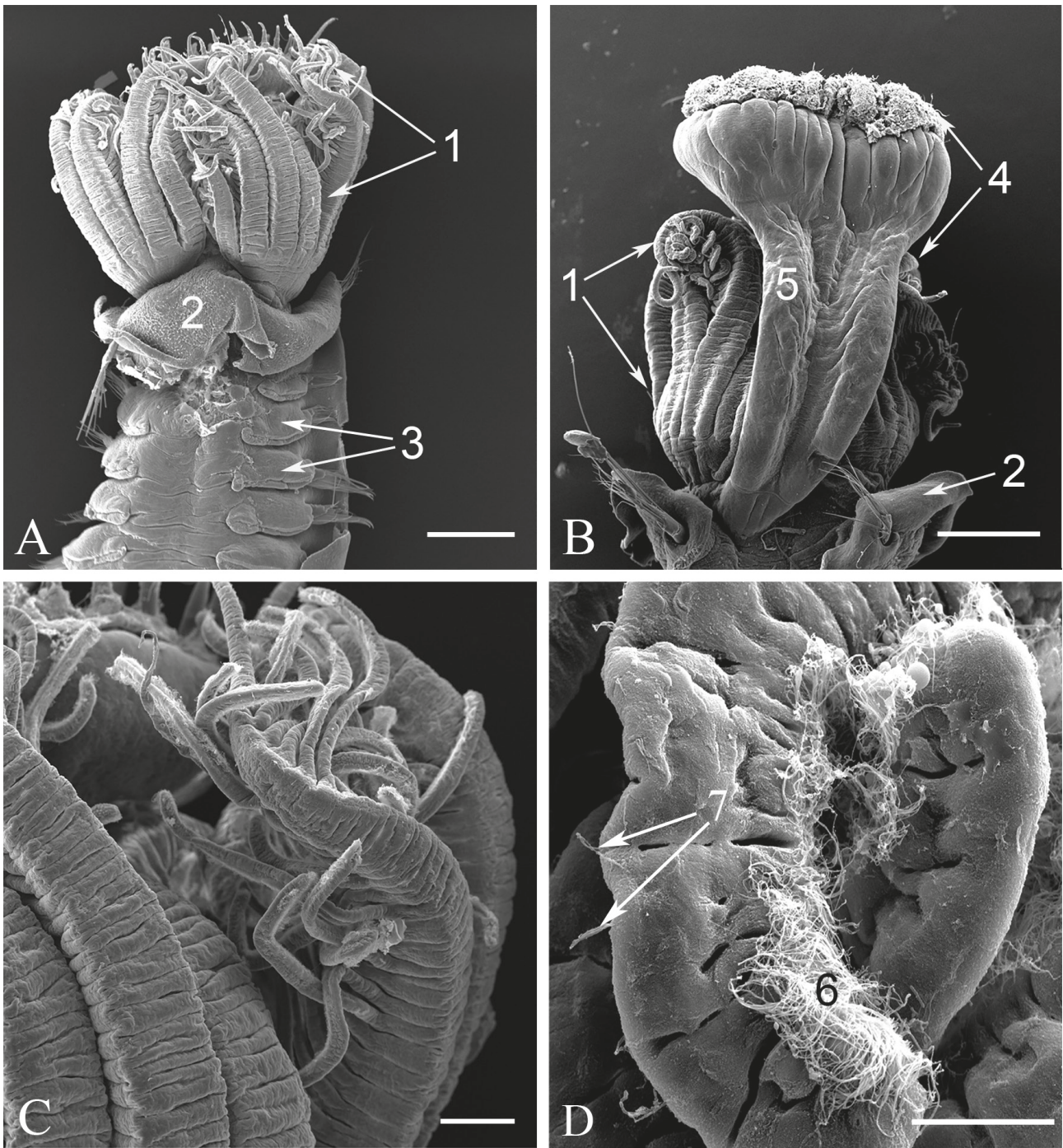


Рис. 4. Передний отдел тела полихеты *Ficopomatus enigmaticus*: общий вид с вентральной (А) и дорсальной (В) сторон, участок ветвистой жабры (С) и ряды цилий мерцательных и сенсорных клеток на жаберных лучах (D). 1 – жаберные лучи, 2 – воротничок, 3 – параподии торакального отдела, 4 – крышечка, 5 – ножка крышечки, 6 – цилии мерцательных эпителиальных клеток и 7 – сенсорные цилии. Сканирующая электронная микроскопия. Масштаб: 500 (А и В), 100 (С) и 20 (D) мкм.

В исследуемой нами колонии максимальная длина трубки была более 90 мм, превышая длину червя в 2.5–3.5 раза.

Электронномикроскопические исследования *F. enigmaticus* позволили нам выявить новые более тонкие детали строения полихеты. Показано, что передний отдел её тела имеет

две жаберные лопасти с жаберными ветвями. Жабры перистые: от основных лучей с двух сторон латерально в сторону вентральной поверхности отходят более тонкие боковые ответвления (рис. 4 А, С).

Вдоль всей вентральной поверхности каждого бокового ответвления основных

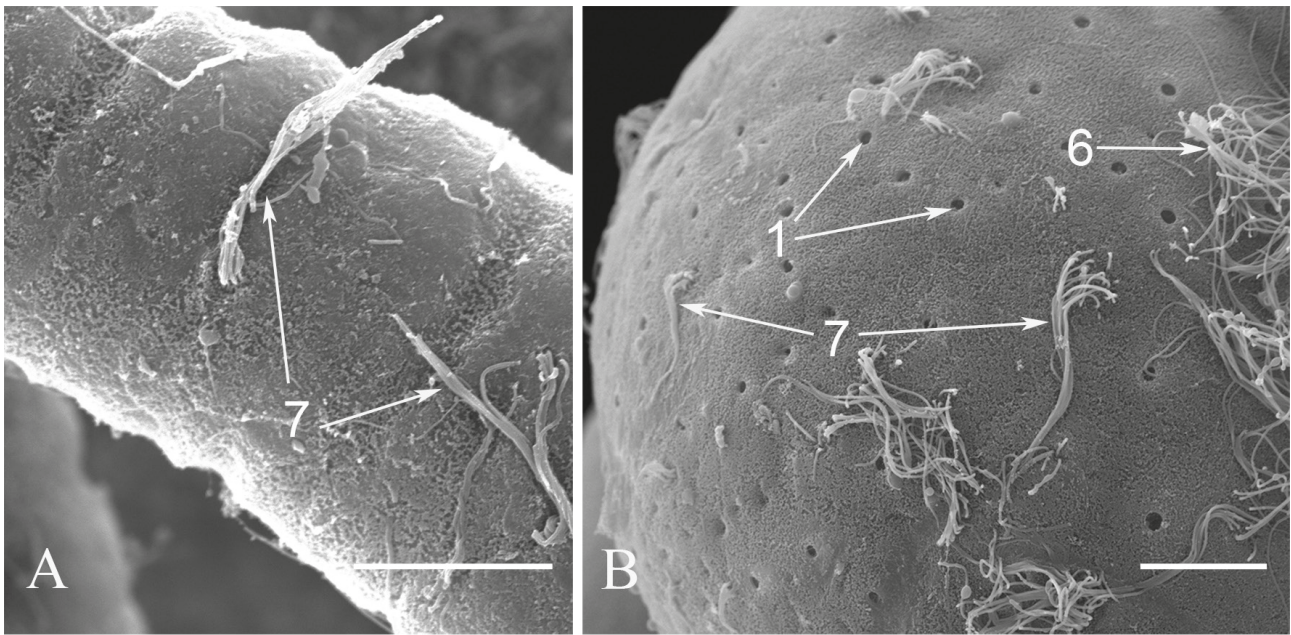


Рис. 5. Сенсорные цилиарные элементы на жабрах (А) и пигидии (В) *Ficopomatus enigmaticus*. 1 – железистые элементы, остальные обозначения, как на рис. 4. Сканирующая электронная микроскопия. Масштаб: 10 мкм (А, В).

жаберных лучей располагается гряда мерцательных цилиарных клеток (рис. 4 D). С противоположной стороны, особенно ближе к кончику лучей, располагается ряд сенсорных цилий (рис. 4 D и рис. 5 А). Цили сенсорных клеток отличаются от цилий мерцательных эпителиальных клеток меньшей длиной и собраны в небольшие пучки.

Однолопастный воротничок на спинной стороне переходит в торакальную мембрану. С вентральной стороны животного располагается мощная крышечка, несущая на своей апикальной поверхности массу цилиарных клеток. Ножка крышечки прямая мощная, мускулистая (рис. 4 В).

На загнутых на вентральную сторону концах валикообразных параподий торакального и абдоминального отделов тела полихеты присутствуют пучки волосовидных щетинок (рис. 4 А и рис. 6 А).

Абдоминальные волосовидные щетинки сильно изогнуты и их меньше на каждой параподии, чем на торакальных параподиях. Вдоль дорсальной поверхности параподий в виде компактных полос располагаются плотно упакованные в ряды короткие унцины гребневидной формы (рис. 6 В), направленные своими заостренными концами в сторону головного отдела животного. Такое располо-

жение щетинок, по всей видимости, позволяет животному закрепляться внутри трубки. Вдоль всего тела на вентральной стороне располагается вентральная цилиарная полоска (рис. 6 С). Она окружает анальное отверстие и, заходя на пигидий, переходит на его дорсальную сторону, что, видимо, способствует перемещению каловых масс в сторону отверстия трубки (рис. 6 D).

На поверхности всего тела полихеты, включая пигидий, обнаружено присутствие большого количества желёз (видны их протоки) и разнообразных цилиарных сенсорных окончаний (рис. 6 В). Последние различаются длиной цилий и их количеством, что предполагает разный характер их чувствительности. Похожее хемо- и механосенсорные образования были описаны ранее для некоторых других видов полихет [Purschke, 2005].

В наших сборах были обнаружены особи разной половой принадлежности, которые различались по цвету: мужские особи – зеленоватые, женские – оранжево-красные (рис. 7).

Определено соотношение женских и мужских особей: 1.2:1, соответственно.

Обнаружены половозрелые самки с длиной тела от 12 до 29.5 мм. Установлено, что плодовитость *F. enigmaticus* варьирует от

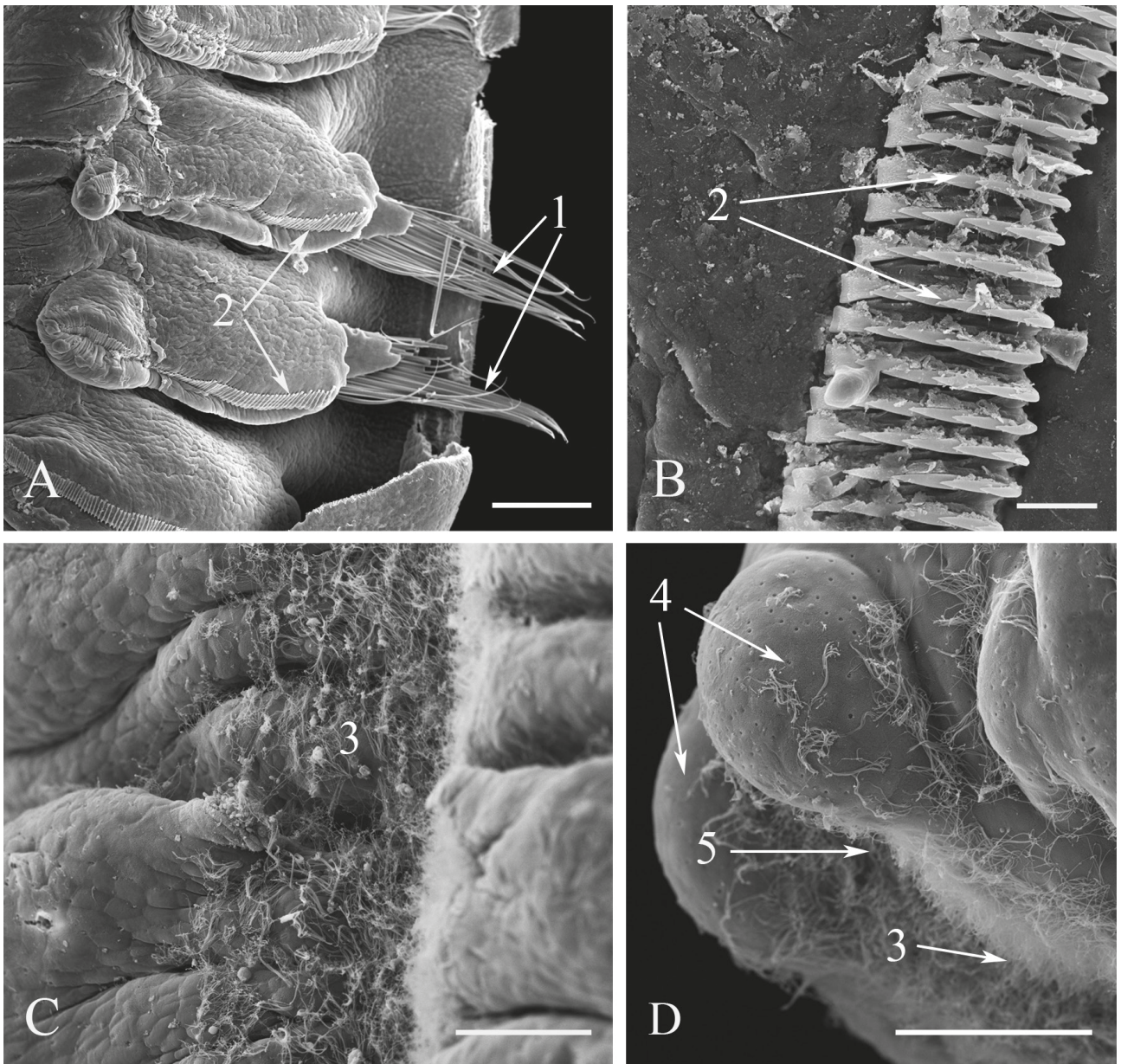


Рис. 6. Торакальный (А, В) и абдоминальный (С, D) отделы тела полихеты *Ficoromatus enigmaticus*. 1 и 2 – волосявидные щетинки и унцины, 3 – вентральная цилиарная полоска, 4 – пигидий, 5 – анальное отверстие. Сканирующая электронная микроскопия. Масштаб: 150 (А), 15 (В) и 50 (С, D), мкм.

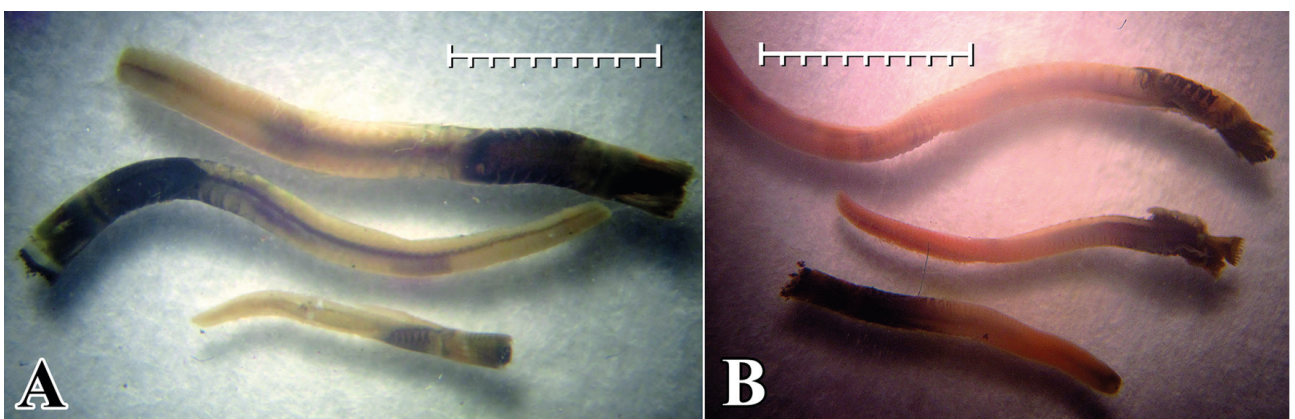


Рис. 7. Прижизненная окраска полихеты *Ficoromatus enigmaticus*: А – самцы, В – самки.

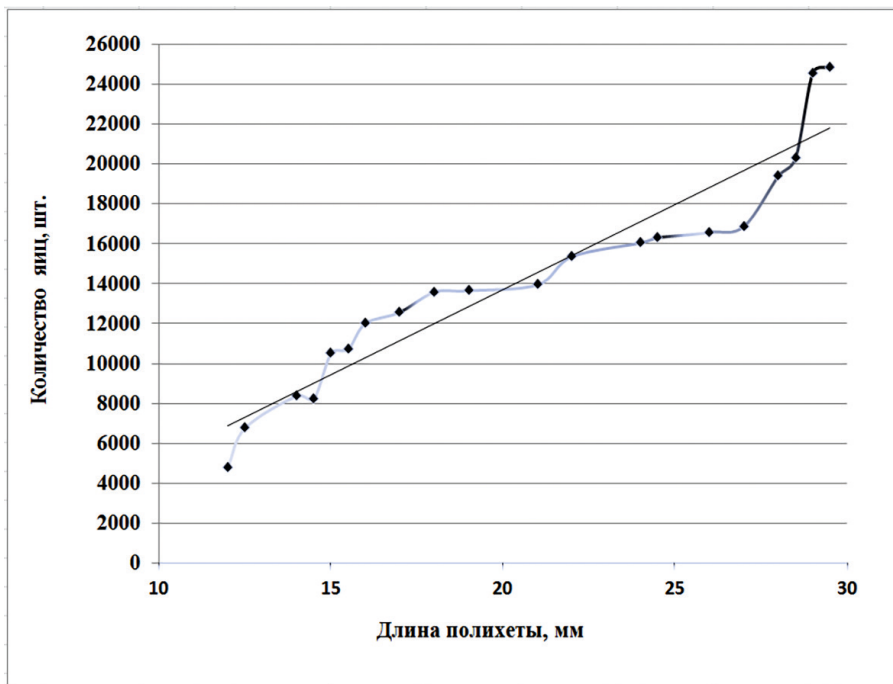


Рис. 8. Связь длины тела и количества яиц у самок *Ficopomatus enigmaticus*.

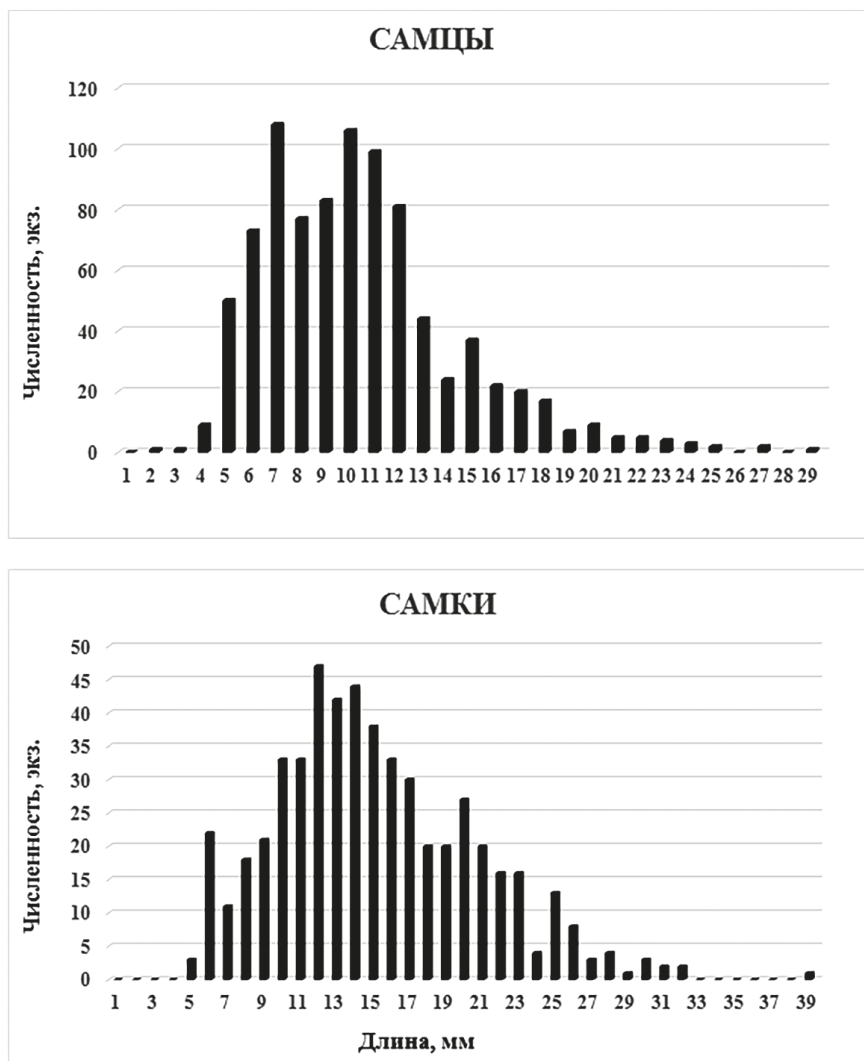


Рис. 9. Размерный состав *Ficopomatus enigmaticus* в колонии.

5800 до 24 820 яиц при длине тела от 12 до 29 мм, соответственно (рис. 8).

Несмотря на то, что размерная структура популяции – важная характеристика, литературных данных по данному вопросу нет. В период наблюдений установлено, что колония *F. enigmaticus* – полноценная популяция с особями, имеющими различную длину тела (рис. 9).

Популяция *F. enigmaticus* представлена особями с длиной тела, варьирующей от 2 до 39 мм.

У самцов встречены особи с длиной тела от 2 до 29 мм. Преобладали полихеты размером от 6 до 29 мм, наименьшая доля (7% общей численности популяции) приходилась на ювенильные особи с длиной тела от 2 до 5 мм. Самые крупные животные длиной 23–29 мм встречались в единичных экземплярах, их доля составила всего 1.3% общей численности.

В популяции *F. enigmaticus* самки крупнее самцов. Выявлены особи с длиной тела от 5 до 39 мм. Преобладали полихеты размером от 6 до 26 мм, самые крупные животные с длиной тела от 27 до 39 мм встречались в единичных экземплярах, их доля составила 3% общей численности. Наименьшая доля (0.6% общей численности популяции) приходилась на ювенильные особи с длиной тела 5 мм.

Обсуждение

При изучении общих морфологических и анатомических особенностей строения тела *F. enigmaticus* обнаружено, что у полихет на первом щетинковом сегменте имеются тонкие волосовидные и крупные изогнутые щетинки. Последующие II–IV сегменты несут волосовидные щетинки и унцины. Крышечка уплощена, имеет несколько хитиновых зубчиков. Трубки имеют изогнутую форму, на переднем конце расширены в виде воронки с кольцевидными выступами. На трубках хорошо заметны круговые гребни. Эти данные совпадают с ранее полученными результатами других исследований на полихетах этого же вида из других мест обитания [Анненкова, 1930; Hall, 1954; Aliani et al., 1995; Zaitsev, Ozturk, 2001; Киселева, 2004].

Местообитание колоний, обнаруженных в прибрежной акватории Керченского пролива, отличалось отсутствием интенсивного волнового воздействия. Результаты наших исследований, в целом, согласуются с полученными ранее данными по экологии колоний полихет из других мест обитания. Известно, что *F. enigmaticus* чувствителен к волновому воздействию, колебаниям уровня воды, но при этом интенсивно развивается в акваториях с мутной малопроточной водой [Obenat, Pezzani, 1994; Aliani et al., 1995; Bianchi, Morri, 1996; Fornos et al., 1997; Schwindt, Osvaldo, 2000; Cukrov et al., 2010; Faillettaz et al., 2018].

На момент сбора материала температура воды составила +22 °С, солёность поверхности воды – 16‰, что указывает на комфортные условия для обитания. По литературным данным известно, что наилучшие физико-химические условия для обитания этой полихеты – температура воды от 9.6 до 27.6 °С, солёность воды – от 9.5 до 32.3‰ [Fornos et al., 1997; Шиганова, 2009; Costa et al., 2019]. По другим данным, установлено, что данный вид обитает в необычайно широком диапазоне солёности от <1 до 55‰ [Seurat, 1927; Heldt, 1944; Tebble, 1953; Cognetti, 1954; Hill, 1967] и может переносить её относительно быстрые изменения [Skaer, 1974].

В исследуемой нами колонии максимальная длина трубки была более 90 мм, превышая длину червя в 2.5–3.5 раза. Полученные нами данные совпадают с результатами ранее проведённых исследований. По данным М.И. Киселёвой [2004], обычно длина тела *F. enigmaticus* составляет 15–25 мм. По наблюдениям [Dixon, 1980; Kupriyanova et al., 2001], трубка взрослого червя достигает длины до 80 мм или более и длиннее его тела в 4 раза.

Наши исследования подтверждают литературные данные о размерах половозрелых самок, сроках их размножения и уровне солёности воды в период нереста. По данным [Skaer, 1974; Маринов, 1977; Киселёва, 2004], нерест полихет происходит с июня по ноябрь, в прибрежной лагуне Мар-Чикита (Аргентина) наблюдается осенью-зимой (ноябрь-декабрь) и весной (апрель-май), в р. Брисбен (Австралия) размножение происходит с сен-

тября до конца мая [Straughan, 1972]. Обычно нерест начинается при температуре воды выше 18 °С, половой зрелости самки достигают при длине тела от 8 до 52 мм [Hartmann-Schröder, 1967, 1971; Dixon, 1981; Bianchi, Morri, 1996; Obenat et al., 2006].

Кроме этого, наши исследования показали, что плодовитость *F. enigmaticus* значительно выше по сравнению с имеющимися данными по другим акваториям Мирового океана. Например, общая плодовитость *F. enigmaticus*, обитающих на побережье Японии, варьирует от 1000 до 10 000 яиц [Kinoshita, Hirano, 1977], исследования других авторов [Toscano et al., 2013] установили, что в лабораторных условиях среднее количество яиц, выпущенных самками *F. enigmaticus*, составило 1517 штук. Установлено, что плодовитость *F. enigmaticus*, обитающих в Керченском проливе, варьирует от 5800 до 24 820 яиц при длине тела от 12 до 29 мм, соответственно. Такая высокая плодовитость может быть связана с различием размеров половозрелых самок в популяции.

Сравнить наши данные по размерной структуре популяции *F. enigmaticus* не представляется возможным, так как таких данных в литературе нет. Мы предполагаем, что большее количество размерных групп может свидетельствовать о хороших условиях существования популяции. Низкая доля ювенильных особей в колонии связана со сроками размножения полихет. Известно, что в Чёрном море нерест происходит с июня по ноябрь [Маринов, 1977; Киселева, 2004], поэтому ко времени отбора проб (сентябрь) доля ювенильных особей была низкой, так как большая часть червей уже имели более крупные размеры.

Возможные пути расселения *F. enigmaticus* в Черноморско-Азовском бассейне. В связи с усилившейся в последние десятилетия интенсификацией инвазий в воды Чёрного моря остро встала проблема сохранения его биоразнообразия.

По литературным данным известно, что *F. enigmaticus* является эврибионтным видом и уже широко распространился в солонатоводных бассейнах Мирового океана, часто образуя очень плотные скопления –

риффы [Анненкова, 1937; Виноградов, 1949; Cognetti, 1954; Богородицкий, 1963; Carlson, Treherne, 1977; Köhl, 1977; Morris et al., 1980; Dixon, 1981; Davies et al., 1989; Read, Gordon, 1991; Obenat, Pezzani, 1994; Aliani et al., 1995; Fornos et al., 1997; Zaitsev, Ozturk, 2001; Micu, Micu, 2004; Звягинцев, 2005; Çinar. et al., 2005; Galil, 2007; Шиганова, 2009; Заика и др., 2010; Cukrov et al., 2010; Lojen et al., 2014; Faillettaz et al., 2018; Oliva et al., 2018; Peria, Pernet, 2019; Yee1 et al., 2019].

Существует несколько версий механизмов проникновения дальних вселенцев в Чёрное море: расширение ареала с морскими течениями; развитие морского транспортного сообщения, которое приводит к переносу вселенцев судами с балластными водами или на днищах; интродукция – направленное вселение человеком; попадание с мигрирующими или искусственно вселёнными видами [Шадрин, 2000; Александров, 2004; Тимофеев и др., 2019]. Известно, что одним из возможных путей интродукции полихеты *F. enigmaticus* служит распространение птицами, использующими при перелётах рифы в качестве мест отдыха [Costa, 2019].

Возможные последствия вселения *F. enigmaticus* в Черноморско-Азовский бассейн. Известно, что «одни чужеродные виды приспосабливаются к новым условиям обитания, другие – «доживают» свой срок в среде, не позволяющей образовать постоянные поселения, и это приводит к увеличению числа ложных вселенцев» [Заика и др., 2010].

Вселение *F. enigmaticus* в Черноморско-Азовский бассейн не может не оказывать влияние на аборигенные виды, при этом последствия интродукции могут иметь как положительные, так и отрицательные стороны.

С одной стороны, образующиеся рифы предоставляют комфортную среду обитания для других видов, становятся их убежищем. В дальнейшем это приводит к образованию новых сообществ, связанных с рифами [Faillettaz et al., 2018; Costa, 2019]. Данный вид является фильтратором, питаясь взвешенным детритом и фитопланктоном, может способствовать повышению прозрачности воды [Bruschetti et al., 2008].

С другой стороны, обрастатели судов и других гидротехнических сооружений способствуют резкому возрастанию сопротивления волновым нагрузкам, что может привести к аварийной ситуации [Звягинцев, 2005]. Рифы, построенные *F. enigmaticus*, создают топографическую неоднородность, которая может изменять гидродинамику вод и перенос наносов. [Davies et al., 1989].

Учитывая эврибионтность вселенца, можно предположить, что присутствие массовых поселений *F. enigmaticus* в Керченском проливе может привести не только к их интенсивному распространению в черноморских водах, но и проникновению в Азовское море.

Заключение

В результате исследования впервые в прибрежной акватории Керченского пролива Чёрного моря выявлены массовые поселения полихеты *F. enigmaticus*. Колонии имеют конусообразную форму с диаметром от 24 до 58 см, встречены одиночными поселениями или группами по 2–5 шт. Обнаруженные колонии ещё не являются рифовыми образованиями, но на время исследования численность полихет была высока: при диаметре колонии 46 см – 1774 экз.

Впервые проанализирована размерная структура популяции *F. enigmaticus*. Поселение *F. enigmaticus* представлено особями с разной длиной тела: от 2 до 39 мм. Максимальная длина трубки была более 90 мм, превышая длину червя в 2.5–3.5 раза. Цвет живых полихет зависел от половой принадлежности червей – мужские особи зеленоватые, женские – оранжево-красные.

Морфологические исследования строения полихет, проведённые с помощью сканирующей электронной микроскопии, позволили получить более детальные представления о их морфологии, в частности, выявлено строение параподиальных унций, имеющих гребневидную форму. Показано, что их заострённые концы направлены в сторону головного отдела животного. Такое расположение щетинок, по всей видимости, позволяет животному закрепляться внутри трубки. Впервые на лучах ветвящейся жабры, на всём теле и пигидии полихеты *F. enigmaticus* обнаружено

большое количество разнообразных цилиарных сенсорных окончаний. Последние различаются длиной цилий и их количеством, что предполагает разный характер их чувствительности. Похожие хемо- и механосенсорные образования были описаны ранее для некоторых других видов полихет.

Впервые исследована половая структура популяции *F. enigmaticus* в прибрежной акватории Керченского пролива. Показано, что на долю самцов приходится 56%, на долю самок – 44% от общего числа особей в колонии.

В популяции *F. enigmaticus* преобладали полихеты с длиной тела от 6 до 29 мм, наименьшая доля приходилась на ювенильные особи длиной до 5 мм: у самцов она составила 7%, у самок – 0.6% общей численности, что может быть связано со сроками размножения полихет.

Как было показано и раньше на других популяциях полихет, плодовитость червей, зависит от размеров тела. У полихет крымской популяции она составила от 5800 яиц при длине тела 12 мм до 24 820 яиц при длине тела 29 мм. Установлено, что плодовитость *F. enigmaticus*, обитающих в Керченском проливе, значительно выше по сравнению с имеющимися литературными данными по другим акваториям Мирового океана. Это может быть связано с различием размеров половозрелых самок в популяции.

Принимая во внимание обнаружение массового поселения полихеты *F. enigmaticus* в прибрежной акватории Керченского пролива, можно заключить, что полихета *F. enigmaticus* полностью натурализовалась в Чёрном море и, вероятно, учитывая эврибионтность вида, в ближайшие годы она успешно будет вторгаться в Азовское море и прилегающие эстуарии, дельты рек и лиманы.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность н. с. Тимофееву В.А. и м. н. с. Подзоровой Д.А. за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

Статья подготовлена в рамках Государственного задания ФГБУН ФИЦ Ин-

БЮМ, номер гос регистрации АААА- А18-118020890074-2, № 121030100028-0 и по теме Государственного задания ЗИН РАН номер гос. регистрации АААА-А19-119020690076-7, №1021051703357-3.

Работа выполнена на оборудовании Центра Коллективного Пользования «Таксон» Зоологического Института РАН (Санкт-Петербург, Россия).

В работе использован фиксированный материал и приготовленные из него препараты полихет из коллекций аннелид Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского и Зоологического института РАН (УФК ЗИН РАН)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все манипуляции с животными проведены в соответствии с «Международными рекомендациями по проведению биологических исследований с использованием животных» (1985).

Литература

Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 5–17.

Анненкова Н.П. Полихеты из реликтового озера Палеостомы (Зап. Кавказ) и рек, связанных с ним // Доклады АН СССР. 1929. № 6. С. 138–140.

Анненкова Н.П. Пресноводные солоноватоводные Polychaeta СССР // Определители организмов пресноводных вод СССР. Пресноводная фауна. Л.: Наука, 1930. С. 1–47

Анненкова Н.П. Фауна Polychaeta в северной части Японского моря // Исследования морей СССР. 1937. Вып. 23. С. 139–216.

Богородицкий П.В. Массовое развитие полихеты *Mercierella enigmatica* Fauvel в Красноводском заливе // Труды Института океанологии АН СССР. 1963. № 70. С. 26–28.

Болтачева Н.А., Колесникова Е.А., Ревков Н.К. Фауна макрозообентоса лимана Донузлав (Чёрное море) // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 10–13.

Виноградов К.А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // Труды Карадагской биологической станции. 1949. Вып. 8. С. 18–56.

Гринцов В.А., Мурина В.В. Некоторые вопросы экологии полихет – обитателей искусственного рифа

прибрежного района Севастополя // Экология моря. 2002. № 61. С. 45–48.

Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 5–22.

Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2005. 432 с.

Киселёва Г.А., Колова К.А., Молчанова Ю.В. Полихеты в ассоциациях водорослей акватории Карадага // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 3. С. 42–49.

Киселёва Г.А., Коновалов В.С., Лапченко А.А., Колова К.А. Видовой состав и динамика макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2009. Вып. 20. С. 57–66.

Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с.

Лосовская Г.В., Синегуб И.А., Бондаренко А.С. Разнообразие фауны полихет обрастаний гидротехнических сооружений и бентоса Одесского порта // Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу. 2005. Вып. 12. С. 617–621.

Лосовская Г.В., Синегуб И.А., Рыбалко А.А. Сравнение видового состава и количественного развития полихет обрастания и бентоса на примере Одесского порта // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 51–58.

Маринов Т. Принос за изучаване на нашата черноморска полихетна фауна // Труды морската биологична станция. 1957. Т. 19. С. 105–119.

Маринов Т. Многощетинности червей (Polychaeta) // Фауна на България. 1977. 6. 258 с.

Солдатов И.И., Турпаева Е.П. О продолжительности адаптации при изменении солёности среды у двусторчатого моллюска *Teredo navalis* L. и многощетинкового червя *Mercierella enigmatica* Fauvel // Доклады АН СССР. 1960. Т. 130. № 3. С. 646–648.

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.

Турпаева Е.П. Отношение черноморского многощетинкового червя *Mercierella enigmatica* Fauvel к условиям различной солёности // Труды Института океанологии. 1961. Т. 49. С. 187–199.

Цветков Л., Грынчарова Т. Подводни обрастания в лимана на р. Ропотамо. 1. Условия за развитието на обрастателния биоценоз // Хидробиология. 1976. № 4. С. 3–18.

Центр коллективного пользования «Таксон» ЗИН РАН // (<http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/>). Проверено 22.11.2021.

- Шадрин Н.В. Дальние вселенцы в Чёрном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // Экология моря. 2000. Вып. 51. С. 72–78.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 58 с.
- Шурова Н.М., Лосовская Г.В. Новые данные о расселении черноморского интродуцента – полихеты *Mercierella enigmatica* // Вестник зоологии. 2003. Т. 37. № 6. С. 77–78.
- Юрков А.П., Маликов У.М. Влияние видов-вселенцев на эвтрофирование морских вод Балтийского моря // Методическое пособие для высших учебных заведений. Направление подготовки 022000. Экология и природопользование. СПб.: РГГМУ, 2013. 40 с.
- Aliani S., Bianchi C.N., de Asmundis C., Meloni R. Scanning electron microscope observations on the tube of the reefforming serpulid *Ficopomatus enigmatica* (Fauvel) (Annelida, Polychaeta) // Boll. Zool. 1995. 62. P. 363–367.
- Bianchi C.N., Morri S. *Ficopomatus* reefs in the Po River Delta (Northern Adriatic): their constructional dynamics, biology, and influences on the brackish-water biota // Marine Ecology. 1996. 17 (1–3). P. 51–66.
- Black Sea Biological Diversity Bulgaria. New York // Unit. Nat. Publ. Black Sea Environmental Series. 1998a. Vol. 5. 131 p.
- Black Sea Biological Diversity Ukraine. New York // Unit. Nat. Publ. Black Sea Environmental Series. 1998b. Vol. 7. 351 p.
- Bruschetti M., Luppi T., Fanjul E., Rosenthal A. Grazing effect of the invasive reef-forming polychaete *Ficopomatus enigmatica* (Fauvel) on phytoplankton biomass in a SW Atlantic coastal lagoon // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2008. 354(2). P. 212–219
- Carlson A.D., Treherne J.E. Ionic basis of axonal excitability in an extreme euryhaline osmoconformer, the Serpulid worm *Mercierella enigmatica* (Fauvel) // Exp. Biol. 1977. 67. P. 205–215.
- Çınar M.E., Bilecenoğlu M., Öztürk B., Katagan T., Aysel V. Allenspecies on the coasts of Turkey // Mediterranean Marine Science. 2005. Vol. 6. Iss. 2. P. 119–146.
- Cognetti G. Forme della *Mercierella enigmatica* Fauvel nella nuova stazione del Lago di Patria // Italian Journal of Zoology. 1954. 21. 41–44.
- Costa A.C., Parente M.I., Martins António M. de Frias The arrival of the invasive tubeworm *Ficopomatus enigmatica* (Fauvel, 1923) (Annelida: Serpulidae) to the Azores, possibly via migratory birds // BioInvasions Records. 2019. Vol. 8. Iss. 2. P. 242–251.
- Cukrov M., Despalatovic M., Žuljevic A., Cukrov N. First record of the introduced fouling tubeworm *Ficopomatus enigmatica* (Fauvel, 1923) in the Eastern Adriatic Sea, Croatia // Rapp. Comm. int. Mer Médit. 2010. 39. P. 483
- Davies B.R., Stuart V., de Villiers M. The filtration activity of a serpulid polychaete population *Ficopomatus enigmatica* (Fauvel) and its effects on water quality in a coastal marina // Estuarine, Coastal and Shelf Science. December 1989. Vol. 29. Iss. 6. P. 613–620.
- Dixon D.R. Reproductive biology of the serpulid *Ficopomatus* (*Mercierella*) *enigmatica* in the Thames Estuary, S.E. England // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. August 1981. Vol. 61. Iss. 3. P. 805–815.
- Dixon D.R. The energetics of tube production by *Mercierella enigmatica* (Polychaeta: Serpulidae) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. August 1980. Vol. 60. Iss. 3. P. 655–659.
- Faillietaz R., Desroy N., Fournier J., Costil K. Distribution, associated species and extent of biofouling “reefs” formed by the alien species *Ficopomatus enigmatica* (Annelida, Polychaeta) in marinas Maud Charles // Estuarine, Coastal and Shelf Science November. 2018. Vol. 212. 164–175.
- Fauvel P. Histoire de la *Mercierella enigmatica* Fauvel, Serpulien d’eau saumâtre // Arch. Zool. Exp. Gén. 1933. 75. 185–193.
- Fornos J.J., Forteza V., Martinez-Taberner A. Modern polychaete reefs in Western Mediterranean lagoons: *Ficopomatus enigmatica* (Fauvel) in the Albufera of Menorca, Balearic Islands // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1997. Vol. 128. № 1–4. P. 175–186.
- Galil B.S. Alien species along the Mediterranean coast of Israel // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. Iss. 4. P. 281–312.
- Gomoiu M.T., Skolka M. Evaluation of marine and coastal biological diversity at the Romanian littoral – a workbook for the Black Sea ecological diversity // Analele Universitatii “Ovidius” Constanta. Vol. 2, anul 2. Universitatea “Ovidius” Constanta. 1998. 167 p.
- Hall J.H. The feeding mechanism in *Mercierella enigmatica* Fauvel (Polychaeta, Serpulidae) // The Wasman Journal of Biology. 1954. 12(2). P. 203–222.
- Hartmann-Schröder G. Zur Morphologie, Ökologie, Biologie von *Mercierella enigmatica* (Serpulidae, Polychaeta) und ihrer Röhre. (Mit neuen Beiträgen zur Kenntnis der Ökologie und der Röhrenform von *Mercierella enigmatica* Fauvel) // Mitt Hamburg Zool. Mus. Inst. 1967. 67. 7–27.
- Hartmann-Schröder G. Zur Unterscheidung von *Neopomatus Pillai* und *Mercierella* Fauvel (Serpulidae, Polychaeta). (Mit neuen Beiträgen zur Kenntnis der Ökologie und der Röhrenform von *Mercierella enigmatica* Fauvel) // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1971. 67. 7–27.
- Hedley R.H. Studies of serpulid tube formation. I. The secretion of the calcareous and organic components of the tube of *Pomatoceros triquetus* // Quarterly Journal of Microscopical Science. 1956. Vol. 97. P. 3. P. 411–419.
- Heldt J. Sur la présence de *Mercierella enigmatica* Fauvel, serpulien d’eau saumâtre dans les eaux très salées du lac de Tunis // Stat. oceanogr. Salammbô. 1944. Notes No. 30. P. 1–4.
- Hewitt C.L., Campbell M.L., Thresher R.E., Martin R.B., Boyd S., Cohen B.F., Currie D.R., Gomon M.F., Keough M.J., Lewis J.A., Lockett M.M., Mays N., McArthur M.A., O’Hara T.D., Poore G.C.B., Ross D.J., Storey M.J., Watson J.E., Wilson R.S. Introduced and cryptogenic species in Port Phillip Bay, Victoria, Australia // Marine Biology. 2004. 144. P. 183–202.
- Hill M.B. Life cycles and salinity tolerance of theserpulids *Mercierella enigmatica* and *Hydroïdes uncinatus* // J. Anim. Ecol. 1967. 36. P. 303–21.

- Kinoshita H., Hirano R. Rearing of free-swimming larvae of tubeworms and their ecology // *Kaiyou-Kagaku*. 1977. 9. P. 31–36.
- Kühl H. *Mercierella enigmatica* (Polychaeta, Serpulidae) an der deutschen Nordseeküste // *Veroeff. Inst. Meeresforsch.* 1977. 16. No. 2. P. 99–104.
- Kupriyanova E.K., Nishi E., ten Hove H.A., Rzhavsky A.V. A review of life history in serpulimorph polychaetes: ecological and evolutionary perspectives // *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 2001. 39. P. 1–101.
- Lojen S., Cukrov M., Cukrov N. Variability of Stable Isotope Fingerprints of the Serpulid *Ficopomatus enigmaticus* Within a Permanently Stratified Estuary: Implications for (Palaeo) environmental Interpretations // *Estuaries and Coasts* March. 2014. 37(2). P. 436–448.
- Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea // *International Workshop on the Black Sea Benthos*. 18–23 April 2004. Istanbul, Turkey. P. 75–88.
- Morris R.H., Abbott D.P. and Haderlie E.C. *Intertidal Invertebrates of California*. Stanford University Press, Stanford, CA, 1980. 475 p.
- Neff J.M. Ultrastructure of Calcium Phosphate-Containing Cells in the Serpulid Polychaete Worm *Pomatoceros caerulus* // *Calcified Tissue Research*. 1971. 7(3). P. 191–200.
- Obenat S.M., Pezzani S.E. Life Cycle and Population Structure of the Polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina // *Estuaries*. Mar. 1994. Vol. 17. No. 1. Part B. P. 263–270.
- Obenat S., Spivak, E. and Orensanz J.M. Reproductive biology of the invasive reef-forming serpulid, *Ficopomatus enigmaticus*, in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina // *Invert. Repr. Devel.* 2006. Vol. 49. Iss. 4. P. 263–271.
- Oliva M., Mennillo E., Barbaglia M., Monni G. The serpulid *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) as candidate organisms for ecotoxicological assays in brackish and marine waters // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. February 2018. Vol. 148. P. 1096–1103.
- Peria J., Pernet B. Tolerance to salinity and thermal stress by larvae and adults of the serpulid annelid *Ficopomatus enigmaticus* // *Invertebrate Biology*. 2019. Vol. 138. Iss. 4. P. 1–8.
- Pollard D.A., Hutchings P.A. A review of exotic marine organisms introduced to the Australian region. 2 // *Invertebrates and algae*. *Asian Fish Sci.* 1990. 3. P. 223–250.
- Purschke G. Sense organs in polychaetes (Annelida) // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 535/536. P. 53–78.
- Read G.B., Gordon D.P. Adventive occurrence of the fouling serpulid *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta) in New Zealand // *Journal New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 1991. Vol. 25. Iss. 3. P. 269–273.
- Rullier F. Développement du serpulien *Mercierella enigmatica* Fauvel // *Vie et Milieu*. 1955. 6. P. 225–240.
- Schwindt E., Osvaldo O. Iribarne Settlement sites, survival and effects on benthos of an introduced reef-building polychaete // *SW Atlantic costal lagoon bulletin of Marine Science*. 2000. 67(1). P. 73–82.
- Seurat L.G. Sur la presence d'une serpule *Mercierella enigmatica* Fauvel dans une riviere de la Tunisie. // *C. r. hebdomadaire Seances Acad. Sci. Paris*. 1927. 185. P. 495–550.
- Skaer H. le B. The water balance of a serpulid polychaete, *Merderella enigmatica* (Fauvel). 1. Osmotic concentration and volume regulation // *J. exp. Biol.* 1974. 60. P. 321–30.
- Straughan D. Ecological Studies of *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annelida: Polychaeta) in the Brisbane River // *Journal of Animal Ecology*. 1972. Vol. 41. No. 1. P. 93–136.
- Tebble N. A source of danger to harbour structures. Encrustation by a tubed marine worm // *Journal of the Institute of Municipal Engineers*. 1953. 80. P. 259–265.
- Todorova V., Trayanova A., Konsulova T. Report Biological monitoring of coastal marine waters and lakes – benthic invertebrate fauna // *Bulgarian Academy of Sciences institute of oceanology*. 2008. 46 p.
- Toscano R.G., Graham H., Caldwell G., Clare A.S. Laboratory culture and evaluation of the tubeworm *Ficopomatus enigmaticus* for biofouling studies // *Biofouling*. July 2013. 29(7). P. 869–878.
- Trayanova A.T., Todorova V.R., Konsulova T.H., Shtereva G.P., Hristova O.D., Dzshurova B.S. Ecological State of Varna Bay in Summer 2009 according to Benthic Invertebrate Fauna // *Acta zool. bulg.* 2011. 63 (3). P. 277–288.
- Vuillemin S. Fixation obtenue au laboratoire des larves de quelques serpuliens (Annélides polychètes) du lac de Tunis // *Compt. Rend. Hebd. Séances l'Acad. Sci. Paris*. 1958. 247. P. 2038–2040.
- Vuillemin S. Contribution a l'étude écologique du Lac de Tunis. Biologie de *Mercierella enigmatica* Fauvel. Ph.D. Thesis Faculté des Sciences de L'université de Paris, France, 1965. 554 p.
- Yeel A., Mackie J., Pernet B. The distribution and unexpected genetic diversity of the non-indigenous annelid *Ficopomatus enigmaticus* in California // *Aquatic Invasions*. 2019. Vol. 14. Iss. 2. P. 250–266.
- Zaitsev Y.U., Ozturk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Turkish Marine Research Foundation. Istanbul, Turkey, 2001. 267 p.
- Zaitseva O.V., Bocharova L.S. Sensory cells in the head skin of pond snails. Fine structure of sensory endings // *Cell Tiss. Res.* 1981. Vol. 220. P. 797–807.
- Zaitseva O.V., Shumeev A.N., Korshunova T.A., Martynov A.V. Heterochronies in the Formation of the Nervous and Digestive Systems in Early Postlarval Development of Opisthobranch Mollusks: Organization of Major Organ Systems of the Arctic Dorid *Cadlina laevis* // *Biology Bulletin*. 2015. Vol. 42. No. 3. P. 186–195.

FEATURES OF THE BIOLOGY OF THE POLYCHETE *FICOPOMATUS ENIGMATICUS* (FAUVEL, 1923) FROM MASS SETTLEMENTS IN THE COASTAL WATERS OF THE KERCH STRAIT (BLACK SEA)

© 2021 Kopyi V.G.^{a, *}, Zaitseva O.V.^{b, **}, Petrov S.A.^{b, ***}

^a Federal Research Center «Institute of Biology of the Southern Seas»
of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011, Russia

^b Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034, Russia
^{*}verakopiy@gmail.com; ^{**}ovzaitseva@inbox.ru; ^{***}spspbgu@gmail.com

In September 2019, the polychaeta *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), formerly known as *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923, was found in mass colonial settlements in the coastal waters of the Kerch Strait near the Arshintsevskaia Spit. Some workers believe that the original natural distribution of this polychaeta was in brackish water bodies of India. This species is currently known to be widely distributed along the coasts of the Atlantic, Pacific, and Indian Oceans, and of the North, Mediterranean, and Caspian Seas. Only a few isolated individuals of *F. enigmaticus* have been found so far along the Crimean coast of the Black Sea, in the coastal zone of Sebastopol and along the Karadag shores.

The colonies described in this study do not constitute reef structures yet but have already reached high population numbers. The colony have a diameter of 46 cm and comprise 1774 individuals. The settlements of *F. enigmaticus* are true populations represented by individuals of different sizes ranging in length from 2 to 39 mm. The populations include both males and females: males comprise 56% and females 44% of the population. The fecundity of the worms expressed as the number of mature eggs per female depends on the body size and ranges from 5800 eggs for the body size of 12 mm to 24820 eggs for the body size of 29 mm. The present study described the morphology of *F. enigmaticus* using scanning electron microscopy and identified numerous sensory structures on the surface of the body, gills and the pygidium for the first time. Judging from the presence of a mass settlement of the polychaeta *F. enigmaticus* in the coastal waters of the Kerch Strait, it can be presumed that this species has become completely naturalized in the Black Sea. Since this species is eurybiontic, it can be assumed that it will invade the Sea of Azov and adjacent estuaries, river deltas and coastal lakes successfully, which will have an inevitable effect on the life of the local species and the ecosystems in general.

Keywords: *Ficopomatus enigmaticus*, morphology, alien species, Black Sea, Kerch Strait.

ПЕРВОЕ СООБЩЕНИЕ ОБ *ELAPHOSTRONGYLUS RANGIFERI* (ИНВАЗИВНОМ ВИДЕ ПАРАЗИТОВ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 Логинова О.А.^{а, *}, Белова Л.М.^{б, **}, Спиридонов С.Э.^{а, ***}

^а ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»
(ИПЭЭ РАН), Москва 119071, Россия

^б ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины»
(СПбГУВМ), Санкт-Петербург 196084, Россия

*loginova_spb@bk.ru; **larissabelova2010@yandex.ru; ***s_e_spiridonov@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.05.2021. После доработки 17.11.2021. Принята к публикации 31.01.2022

Elaphostrongylus rangiferi – паразитическая нематода, специфичная для северных оленей (*Rangifer tarandus*). В XX в. эти олени не встречались в Ленинградской области. Однако к 2020 г. из Мурманской области и Ямало-Ненецкого автономного округа их завезли в количестве нескольких десятков и расселили, как минимум, по семи частным зверинцам. В результате исследования фекалий 34 завезённых северных оленей, проведённого в 2018–2021 гг. были выделены личинки нематод, чьи морфологические, морфометрические, физиологические и биологические признаки соответствовали таковым *E. rangiferi*. Видовое определение было подтверждено последующим анализом нуклеотидных последовательностей. Обнаружение личинок паразита в фекалиях северных оленей второго поколения (2018–2020 гг. рождения) свидетельствует об успешной реализации полного жизненного цикла гельминта, который требует участия промежуточных хозяев – сухопутных или пресноводных брюхоногих моллюсков. Совокупность таких обстоятельств как: 1) появление в Ленинградской области северных оленей, инвазированных *E. rangiferi*; 2) присутствие в Ленинградской области диких, сельскохозяйственных и зоопарковых жвачных, способных стать дефинитивными хозяевами элафостронгилюса; 3) распространение личинок паразита в результате свободного выгула северных оленей в лесу, их аренды и перепродажи, коммерческой реализации необеззараженного навоза; 4) способность личинок около двух лет сохранять жизнеспособность в фекалиях и заражённых моллюсках, выдерживая замораживание и высушивание; 5) высокая летальность паразитирования для неспецифичных хозяев вследствие паразитарного энцефаломиелита, пневмонии и пр.; 6) отсутствие способов лечения больных животных – ставит под угрозу териофауну Ленинградской области.

Ключевые слова: зоопаразитическая нематода; *Elaphostrongylus rangiferi*; северный олень; Ленинградская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-91-106

Введение

Elaphostrongylus rangiferi Mitskevich, 1958 (Nematoda, Protostrongylidae) – это паразитический червь. Первичной средой обитания для него является организм северного оленя (*Rangifer tarandus* Linnaeus 1758), где он достигает 2.5–5 см в длину во взрослом состоянии, населяя центральную нервную систему и межмышечную соединительную ткань [Мицкевич, 1967]. Вторичная среда – весь ареал северных оленей (диких популяций и одомашненных стад), где его спорадически регистрируют. Это и территория Евразии, для которой паразит характерен [Прядко, 1976; Nikander, Rahko, 1990; Gibbons et al., 1991;

Josefsen et al., 2007; Лещёв, 2008; Григорьев, 2015; Deksne et al., 2020], и частично – Северная Америка, куда он попал в 1908 году из Норвегии вместе с хозяевами [Lankester, Fong, 1998; Ball et al., 2001; Reindeer..., 2019].

Северные олени исконно были объектами охотничьего промысла, а позднее – и сельскохозяйственной деятельности. Однако за минувшее десятилетие они обрели в России большую популярность в качестве питомцев в частных зверинцах. Теперь эти животные представляют ценность уже не как источник пант (неокостеневших рогов), мяса, тягловой силы и прочего, а как символ уникальной арктической природы, этноса коренных

малочисленных народов Севера, а также – западноевропейских и североамериканских рождественских традиций, связанных с персонажем Санта-Клауса. Оленей стали активно закупать и увозить в населённые пункты, расположенные вдали от мест их традиционного обитания для последующего коммерческого использования в программах интерактивных экскурсий, катания на санях, показательного кормления, участия в рекламных фото- и видеосъёмках, музыкальных клипах и кинофильмах, частных фото сессиях, различных телепрограммах и т. п.

Так, на протяжении XX и в начале XXI в. на совокупной территории нынешнего Санкт-Петербурга и Ленинградской обл. северных оленей можно было встретить только в Ленинградском зоопарке. Однако уже к 2020 г. количество мест содержания этих животных на упомянутой территории увеличилось до 12, вероятно, продолжает расти (рис. 1). Владельцы именуют их по-разному: зоо- и

этнопарки, фермы, заповедники, центры спасения и реабилитации и пр., но для удобства читателя далее по тексту мы будем называть такие места зверинцами. Их особенностями являются: 1) негосударственная форма собственности; 2) небольшое число содержащихся оленей (1–5 особей); 3) наличие животных других видов; 4) разнообразие форм содержания животных (от изолированных вольеров до вольного выгула); 5) расположение в автомобильной доступности от Санкт-Петербурга.

При этом, по данным учётов численности диких и домашних северных оленей за 1980-е гг., граница их ареала на северо-западе европейской части России до Ленинградской обл. никогда не доходила [Данилкин, 1999, 2009]. То есть, интродуцированные северные олени – это новые для Ленинградской обл. животные. Между тем, в области есть другие жвачные, которые потенциально могут стать дефинитивными хозяевами для нематод



Рис. 1. Места содержания северных оленей на совокупной территории Санкт-Петербурга и Ленинградской обл.; 1–11 – частные зверинцы; 12 – государственный «Ленинградский зоопарк» (оливковым цветом обозначены зверинцы, расположенные на территории Санкт-Петербурга, зелёным – на территории Ленинградской обл., красным – первый зверинец, в котором были обнаружены личинки *E. rangiferi*, сведения о выделенных нуклеотидных последовательностях которых были впоследствии депонированы в GenBank); СПб – Санкт-Петербург; МО и ЯНАО – Мурманская обл. и Ямало-Ненецкий автономный округ, соответственно, – субъекты РФ, из которых северных оленей завозили в Санкт-Петербург и Ленинградскую обл. (оригинал).

Таблица 1. Жвачные животные Ленинградской области

Дикие плотнорогие (Cervidae)	Сельскохозяйственные полорогие (Bovidae)	Жвачные в зверинцах*
Лось европейский (<i>Alces alces</i>) ¹	Бык домашний (<i>Bos taurus</i>)	Олень благородный (<i>Cervus elaphus</i>)
Косуля европейская (<i>Capreolus capreolus</i>) ¹	Коза домашняя (<i>Capra hircus</i>)	Лань (<i>Dama dama</i>)
Олень пятнистый (<i>Cervus nippon</i>) ²	Овца домашняя (<i>Ovis aries</i>)	Як (тибетский бык) (<i>Bos mutus</i>)
Олень белохвостый (<i>Odocoileus virginianus</i>) ³		Зубр европейский (<i>Bison bonasus</i>)

¹ аборигенные популяции; ² преднамеренно интродуцированная в XX в. популяция, в 1990-е гг. насчитывала единичные особи; ³ вид-вселенец, проникший на Карельский перешеек из Финляндии; по [Млекопитающие..., 2019], [Павлинов, 2019] и результатам собственных наблюдений; * указаны животные, содержащиеся в зверинцах, помимо тех, что перечислены в двух первых столбцах, и не считая представителей семейств оленьковых, вилороговых, жирафовых и кабарговых.

E. rangiferi, пассивно интродуцированных вместе с северными оленями (табл. 1).

Например, уже доказана возможность экспериментальной и спонтанной передачи *E. rangiferi* козам (*Capra hircus*), овцам

(*Ovis aries*), лосям (*Alces alces*) и овцебыкам (*Ovibos moschatus*) [Handeland, Skorping, 1992; Handeland et al., 1993; Reindeer..., 2019]. Опасность этой передачи заключается в том, что элафостронгилюсы и среди северных оленей

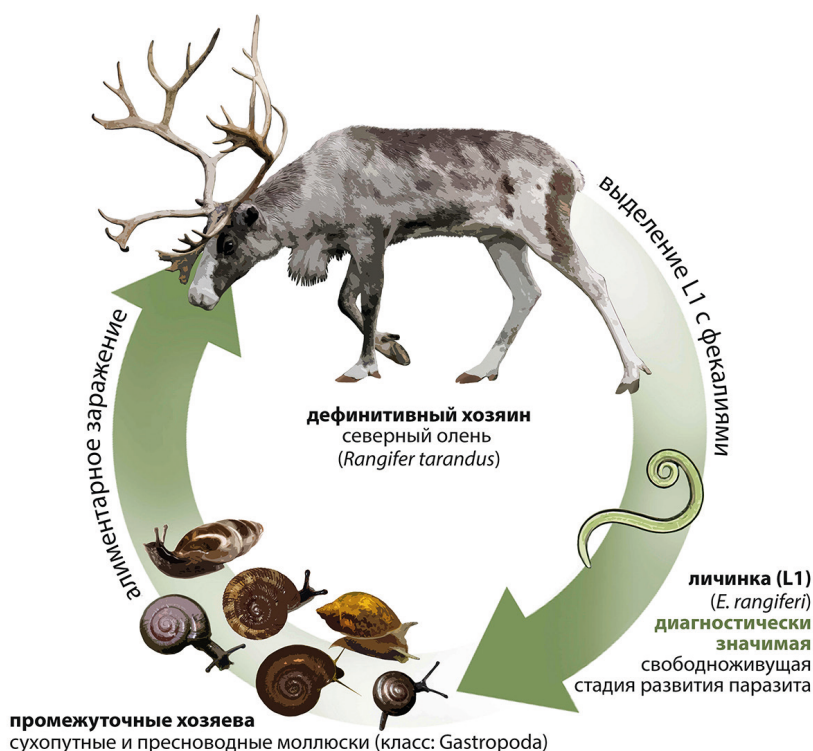


Рис. 2. Жизненный цикл нематоды *E. rangiferi*: из организма дефинитивного хозяина (северного оленя) с фекалиями выделяются личинки первого возраста (L1), которые инвазируют сухопутных и пресноводных брюхоногих моллюсков, развиваясь в них до третьей стадии; заражение оленя происходит алиментарным путём, когда при пастьбе животные заглатывают инвазированных гастропод; из желудочно-кишечного тракта личинки мигрируют с кровью/лимфой, достигая мест окончательного паразитирования (центральная нервная система, межмышечная соединительная ткань) и после двух линек превращаются в самцов и самок, которые после копуляции продуцируют яйца; вышедшие из яиц L1 гематогенно достигают дыхательной системы, поднимаются по воздухоносным путям, откашливаются и проглатываются хозяином, после чего выделяются в окружающую среду, пройдя транзитом желудочно-кишечный тракт; (оригинал).

Таблица 2. Брюхоногие моллюски – промежуточные хозяева *E. rangiferi*

Сухопутные улитки	Пресноводные улитки	Слизни
Улитка мохнатая* (<i>Trochulus hispidus</i> , бывш. <i>Trichida hispida</i>) ^{1,2}	Прудовик балтийский (<i>Radix balthica</i> , бывш. <i>Radix palustris</i>) ¹	Слизень лесной (<i>Arion silvaticus</i>) ²
Ценобиелла бурая (<i>Zenobiella rubiginosa</i>) ¹	Прудовик вытянутый (<i>Radix peregra</i>) ¹	Слизень болотный (<i>Deroceras laeve</i>) ²
Янтарка обыкновенная* (<i>Succinea putris</i>) ¹	Прудовик болотный (<i>Stagnicola palustris</i> , бывш. <i>Galba palustris</i>) ¹	Слизень сетчатый* (<i>Deroceras reticulatum</i>) ²
Улитка кустарниковая* (<i>Bradybaena fruticum</i> , бывш. <i>Eulota fruticum</i>) ¹	Прудовик малый (<i>Galba truncatula</i>) ¹	Слизень дорожный рыжий/буроватый* (<i>Arion subfuscus</i>) ²
Эуконолус жёлтый (<i>Euconulus fulvus</i>) ^{1,2,3}	Катушка роговая* (<i>Planorbarius corneus</i> , бывш. <i>Coretus corneus</i>) ¹	Слизняк садовый/ слизень маленький полосатый/ слизень чёрный полевой (<i>Arion hortensis</i>) ²
Зонитоидес лоснящийся (<i>Zonitoides nitidus</i>) ¹		
Улитка дисковая обыкновенная (<i>Discus rudieratus</i>) ^{1,2}		
Колхикола скользкая (<i>Cochlicopa lubrica</i>) ^{1,2}		
Янтарка Пфайфера (<i>Succinia pfeiferi</i>) ²		
Улитка двузубая дверная (<i>Clausilia bidentata</i>) ²		
Арианта древесная* (<i>Arianta arbustorum</i>) ^{2,3,4}		
Витрина прозрачная (<i>Vitrina pellucida</i>) ²		
Несовитрея (<i>Nesovitrea</i> spp.) ²		
Завиток европейский (<i>Vertigo lilljeborgi</i>) ²		
Улитка точечная (<i>Punctum pugnatum</i>) ²		

¹ [Мицкевич, 1967]; ² [Davidson et al., 2020]; ³ [Halvorsen et al., 1980; Josefsen, Handeland, 2014]; ⁴ [Skorping, 1982, 1988; Schjetlein, Skorping, 1995]. Жирным шрифтом указаны гастроподы, наиболее пригодные для развития личинок элафостронгилюсов, по мнению вышеуказанных авторов. * виды, обитающие на территории Ленинградской обл. (по данным проекта «Моллюски Ленинградской области», стартовавшего в 2019 г. [iNaturalist..., 2021]).

(своих типичных хозяев) нередко вызывают вспышки болезни, оканчивающиеся летально [Ronéus, Nordkvist, 1962; Handeland, Slettbakk, 1994], а при заражении факультативных хозяев протостронгилидами риск смертельного исхода значительно возрастает в результате повреждения центральной нервной системы [Anderson, 1972; Форейт, 2012]. Ситуация усугубляется отсутствием способа избавиться хозяина от этого паразита, что обусловлено труднодоступной локализацией последнего.

Важно отметить, что элафостронгилюс – это биогельминт, для которого характерен гетероксенный цикл развития с участием сухопутных и пресноводных брюхоногих моллюсков в качестве промежуточных хозяев (рис. 2, табл. 2) [Мицкевич, 1967; Halvorsen et al., 1980; Skorping, 1982, 1988; Schjetlein, Skorping, 1995; Josefsen, Handeland, 2014; Davidson et al., 2020]. Таким образом, источником элафостронгилёза являются заражённые северные олени, рассеивающие инвази-

онное начало (личинок длиной около 0.3 мм) с фекалиями, а способом заражения жвачных становится поедание брюхоногих моллюсков, инвазированных личинками *E. rangiferi*.

Целью работы было обследование северных оленей в Ленинградской обл. на предмет заражённости *E. rangiferi* и проверка реализации полного жизненного цикла паразита на этой территории.

Материал и методика

Исследование выполнено в период с 2018 по 2021 г. Материал – фекалии северных оленей в частных зверинцах Ленинградской обл., названия которых не приводятся из соображений конфиденциальности (рис. 1). Сбор материала производили на месте, дожидаясь дефекации каждой конкретной особи: фекалии сразу же поднимали с земли / снега / дощатого пола (в зависимости от сезона и условий содержания северных оленей) и помещали в индивидуальные пластиковые контейнеры.

Из семи существующих в Ленинградской обл. зверинцев (№ 1, 2, 3, 5, 7, 9 и 11), нам не удалось собрать материал только в двух (№ 5 и 7). В общей сложности, обследовали 34 особи. В зверинце № 1 на протяжении февраля 2018 – февраля 2021 пробы собирали от всех северных оленей не реже, чем раз в сезон (количество одновременно содержащихся животных варьировало от 6 до 12, что обусловлено падежом, отёлами, покупкой и продажей оленей), всего отобрано 116 проб и обследовано 20 животных. В зверинец № 2 в летний сезон частично перевозили животных из зверинца № 1 (северных оленей и лошадей). Переселение туда всех оленей на лето практиковали в годы, предшествующие исследованию, позднее перемещали преимущественно лошадей. Непосредственно за период проведения исследования (2018–2021) в зверинец № 2 на лето перевезли только одну инвазированную важенку (в 2020 г.), пробы от которой были взяты в зверинце № 1. В том же году другую инвазированную самку северного оленя (которая была неоднократно обследована в зверинце № 1) увезли в зверинец № 3. То есть, формально, в зверинцах № 2 и 3 пробы не брали, но фактически в отношении

содержащихся там животных статус заражённости элафостронгилюсами известен. В зверинце № 9 пробы отбирались трижды, всего отобрано 26 образцов от 12 животных (единовременное число которых за годы исследования также варьировало); в зверинце № 11 содержатся два оленя, которые были обследованы дважды, то есть, взято 4 пробы (табл. 3). Выделение личинок *E. rangiferi* из фекалий северных оленей мы проводили в Проблемной научно-исследовательской лаборатории по изучению паразитарных болезней на базе Кафедры паразитологии им. В.Л. Якимова, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины». Ляровскопию осуществляли методами Вайда и Шильникова – Щербовича (упрощённый метод Бермана – Орлова) [Акбаев и др., 1998]. Снимки выделенных личинок получали при помощи полнокадровой цифровой фотокамеры 5D Mark II (Canon, Япония), подключённой к световому микроскопу Микмед 6 (ЛОМО, Россия) оптико-механическим видеоадаптером (ЛОМО, Россия). Микроскопию личинок выполняли методом светлого поля при увеличениях: 40; 100; 200; 400 и 1000 (последнее – с иммерсией синтетическим маслом для детального изучения морфологии каудального и дорсального шипиков). Морфометрию личинок проводили по полученным снимкам при помощи программы Fgi/ImageJ (National Institutes of Health, США) с предварительной калибровкой по сертифицированному (№ 18-17465) объект-микрометру проходящего света (ОМП) (ЛОМО, Россия). Идентификацию личинок осуществляли на основании биологических (вид окончательного хозяина), физиологических (способность выдерживать замораживание), морфологических (типичное положение личинки в покое, наличие каудального и дорсального шипиков) и морфометрических (средняя длина порядка 0.340 мм) признаков [Мицкевич, 1967].

Чтобы подтвердить видовое определение, мы получили несколько нуклеотидных последовательностей изучаемых нематод. Для этого в каплю (5 мкл) на внутренней стороне пробирки Эппендорфа ёмкостью 0.5 мл переносили по 5 личинок. ДНК выделяли методом

Таблица 3

№ объекта содержания северных оленей		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Субъект РФ		ЛО	ЛО	ЛО	СПб	ЛО	СПб	ЛО	СПб	ЛО	СПб	ЛО	СПб	
Происхождение животных		МО	ЛО	ЛО	МО (не все)	МО	-	-	-	ЯНАО (не все)	ЯНАО	ЯНАО	-	
Возможность выгула в лесу/лесопарке		да	да	да	да	-	нет	-	нет	да	нет	да	нет	
Отбор проб фекалий	2018	зима	UM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			AV											
			HO											
			MI											
SI														
TY														
весна		UM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		AV												
		HO												
		MI												
		SI												
		TY												
лето	UM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	AV													
	HO													
	MI													
	SI													
	TY													
осень	UM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	AV													
	HO													
	MI													
	SI													
	TY													
2019	зима	UM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		AV												
		HO												
		MI												
		SI												
		TY												
		DY ²												
		DM ²												
		YA ²												
		BU												
		SE												
		AL												

не существовали

Итого по Ленинградской области		весна	UM							GE	-		
			AV										
2020		лето	HO							KA	-		
			MI										
2020		осень	TY							LY	-		
			DY ²										
2020		зима	DM ²								перехали в ЛО		
			YA ²										
2020		весна	HL ²								перехали в ЛО		
			MU										
2020		лето	UM	(YA ²)	(DY ²)					GE	-		
			MI										
2020		осень	LH							KA	-		
			PO										
2020		лето	AV							JO	-		
			HL ²										
2020		осень	HA ²							KN	-		
			TP ²										
2020		весна	YA ²							BE	-		
			DY ²										
2020		лето	UM								-		
			MI										
2020		осень	LH								-		

			PO											
			AV											
			HL ²											
			HA ²											
			TP ²											
			YA ²											
	2021	зима	UM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			MI											
			LH											
			PO											
			HA ²											
			TP ²											
YA ²														
Всего проб			116	3	-	-	-	-	26	4	-	146		
Всего обследовано оленей			20	3	-	-	-	-	12	2	-	34		

XX – идентификатор оленя.

XX² – животные второго поколения.

XX – животные, у которых обнаружены личинки *E. rangiferi*.

переваривания протеиназой К в присутствии меркаптоэтанола [Holterman et al., 2006]. Для анализа частичной последовательности большой субъединицы рибосомы были использованы праймеры LSU391 (5'-AGC GGA GGA AAA GAA ACT AA-3') и LSU501 (5'-TCG GAA GGA ACC AGC TA'C TA-3'), позволяющие амплифицировать фрагмент длиной около 1100 пар нуклеотидов (п. н.) сегмента D2-D3 LSU rDNA [Nadler et al., 2000]. Протокол ПЦР: первичная денатурация при 95 °С – 4 минуты, после чего 35 циклов 94 °С – 30 секунд, 54 °С – 35 секунд и 72 °С – 70 секунд. После прохождения 35 циклов – постамплификация при 72 °С – 5 минут. Для амплификации частичной последовательности транскрибируемых спейсеров рибосомальных повторов (ITS rDNA) использовали праймеры 18S (5'-TTG ATT AGG TCC CTG CCC TTT-3') и 26S (5'-TTT CAC TCG CCG TTA СТА AGG-3') [Vrain et al., 1992]. Протокол ПЦР: первичная денатурация при 94 °С – 5 минут, после чего 35 циклов 94 °С – 30 секунд, 55 °С – 60 секунд и 72 °С – 60 секунд. После прохождения 35 циклов – постамплификация при 72 °С – 5 минут. Частичную последовательность митохондриального гена цитохромоксидазы (*CoxI* mtDNA) амплифицировали при помощи праймеров COI_F1 (5'-CCT ACT

ATG ATT GGT GGT TTT GGT AAT TG-3') и COI_R2 (5'-GTA GCA GAC GTA AAA ТАА GCA CG-3'). Протокол ПЦР: первичная денатурация при 95 °С – 5 минут, после чего 35 циклов 95 °С – 45 секунд, 52 °С – 50 секунд и 72 °С – 60 секунд. После прохождения 35 циклов – постамплификация при 72 °С – 5 минут [Kanzaki, Futai, 2002].

Визуализацию результатов ПЦР проводили в 1%-м агарозном геле. Очистку ПЦР продуктов проводили электрофорезом в 0.8%-м агарозном геле. «Полоски» с ПЦР продуктом необходимой длины вырезали на трансиллюминаторе одноразовыми пластиковыми ножками. Выделение ДНК из геля проводили с помощью набора Cleanup Standard (Евроген, Россия) по инструкции изготовителя. Количество ДНК измеряли с помощью спектрофотометра Nanodrop 2000 (Thermo Scientific, США). Прямое секвенирование нуклеотидных последовательностей проводили в ЦКП «Генотех». Для каждого из изученных локусов ПЦР продукт получали от двух проб от разных хозяев. Выделенные последовательности использовали при совпадении результатов секвенирования этих двух проб. Поиск сходных последовательностей проводили в GenBank NCBI в алгоритме BLAST [Altschul et al., 1990].

Происхождение северных оленей устанавливали путём опроса владельцев и по данным, опубликованным на сайтах зверинцев, где содержатся эти животные.

Трекирование северных оленей осуществляли при помощи устройства отслеживания Real-time GPS Tracker TRATR1 (Tractive GmbH, Австрия), разрешённого ФСБ для использования в России (RU0000019066) с возможностью мониторинга через персональный компьютер (сервис Tractive.com [2021]) и смартфон (приложение TractiveGPS), [Логинава, Белова, 2020].

Результаты

Из опроса владельцев зверинцев, а также путём анализа данных соответствующих веб-сайтов авторами было установлено, что в зверинцы № 1 и 5 животных первого поколения завезли из Мурманской обл., в зверинцы № 9 и 11 – из Ямало-Ненецкого автономного округа (в зверинец № 9 – частично, происхождение более взрослых оленей установить не удалось; зверинец № 11 – это сменивший в 2019 г. локацию зверинец № 10). Происхождение северных оленей из зверинца № 7 не установлено, гельминтологическое исследование там провести не удалось, так же, как и в зверинце № 5.

Элафостронгилёз регистрировали как в Мурманской обл., так и в Ямало-Ненецком автономном округе [Мицкевич, 1967; Лещёв,

2008]. Однако нам удалось выделить личинок *E. rangiferi* только у животных, завезённых из Мурманской обл. (зверинец № 1). Ваучерные образцы переданы на хранение в Музей гельминтологических коллекций Центра Паразитологии ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» (Москва), а выделенные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank NCBI (табл. 4).

BLAST-поиск последовательностей паразитических нематод, сходных с теми, что мы получили, показал, что обнаруженные нами нематоды относятся к роду *Elaphostrongylus*. Так, полученная нами последовательность большой субъединицы рибосомы (LSU или 28S rDNA) длиной в 780 п. н. оказалась на 99.62% идентичной последовательности этого участка рибосомальных повторов нематод вида *E. rangiferi* (EU595596).

Полученная последовательность ITS-участка (660 п. н.) нематод из Ленинградской обл. на 100% совпала с депонированной для *E. rangiferi* последовательностью ITS1 (FM991902). Хотя для вида *E. rangiferi* в GenBank NCBI имеются пять последовательностей ITS-участка, данная последовательность – единственная, содержащая ITS1 rDNA, тогда как остальные четыре представляют фрагмент 5.8S+ ITS2. Отметим также, что полученная нами последовательность полностью совпадает с депонированной для

Таблица 4. Сведения о депонированных элафостронгилюсах

Объекты	Место сбора	Дата сбора	Источник	Животное	№ ваучерного образца	GenBank	
						Номер депонирования в NCBI GenBank	Продукт
Личинки 1-го возраста (L1) <i>Elaphostrongylus rangiferi</i>	Ленинградская обл.: 60.142183 с. ш., 30.328020 в. д.	20 января 2021 г.	Фекалии северных оленей (<i>Rangifer tarandus</i>)	♀ 2010 года рождения	14281	MW843794	Субъединица I цитохром с-оксидазы (COX1)
				♂ 2011 года рождения	14282	MW830295	Последовательность большой субъединицы рибосомы (LSU рРНК)
					14282	MW848820	Частичная спейсерная последовательность рибосомальных повторов (ITS1+5.8S)

другого вида этого рода – *E. cervi* ITS-последовательностью длиной 300 п. н.

Ранее для нематод рода *Elaphostrongylus* не были депонированы последовательности митохондриального гена цитохромоксидазы I (CoxI mtDNA). Нами эта последовательность (длиной 1027 п. н.) была получена и депонирована с расчётом на дальнейшую возможность сравнения популяций этого вида внутри Российской Федерации по данному изменчивому локусу.

В фекалиях северных оленей второго поколения, рождённых в зверинце № 1 в 2018–

2020 гг., также были обнаружены личинки элафостронгилюсов.

Кроме того, было установлено, что инвазивная *E. rangiferi* самка северного оленя второго поколения в 2020 г. была перевезена в зверинец № 3, а зверинец № 2 является летней базой для животных зверинца № 1. На начало февраля 2021 г. в зверинце № 1 содержали семь оленей, у шести из которых мы обнаружили личинок элафостронгилюсов (экстенсивность инвазии 86%). Помимо этого, на протяжении нескольких лет владельцы практиковали перепродажу животных, в частности, в зверинец №

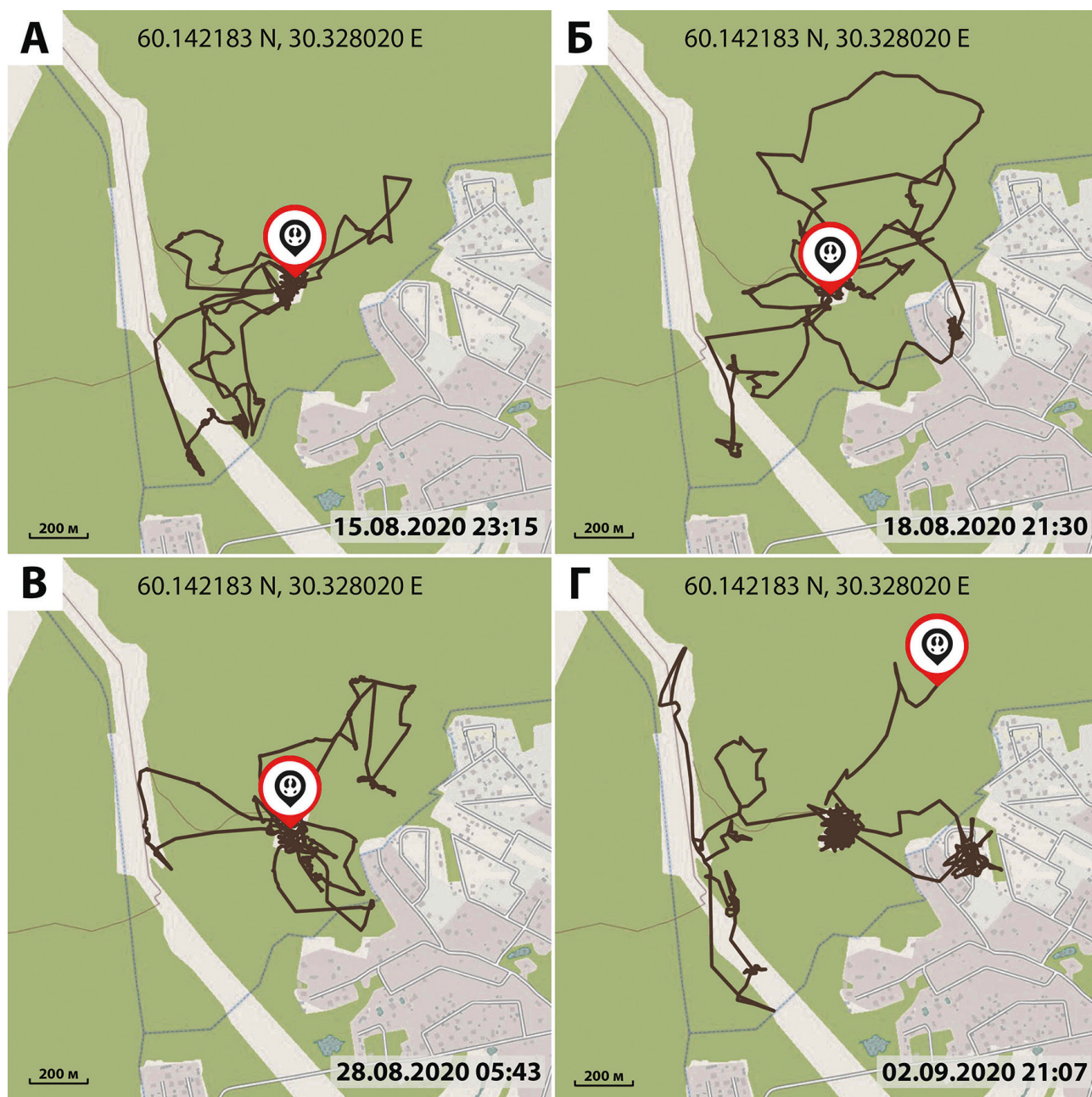


Рис. 3. Маршруты перемещения северных оленей из зверинца № 1: А–Г – данные за разные дни; отслеживание велось с полуночи до времени, указанного в правом нижнем углу каждого фрагмента; (оригинал).

4 (расположенный на территории Санкт-Петербурга). Учитывая, что владельцы осуществляли вышеуказанные перемещения северных оленей с уже подтверждённым паразитированием *E. rangiferi*, а также, что медикаментозное лечение при элафостронгилезе не эффективно, самопроизвольного излечения не наступает, а продолжительность жизни гелминта измеряется годами [Мицкевич, 1967; Reindeer..., 2019], можно утверждать, что из семи зверинцев с северными оленями, существующих на территории Ленинградской обл. (№ 1, 2, 3, 5, 7, 9 и 11) в трёх диагностирован элафостронгилёз (№ 1, 2, 3). В зверинцах № 5 и 7 копроскопическое исследование провести не удалось. В зверинцах № 9 и 11 нематода *E. rangiferi* не обнаружена.

Трекирование северных оленей из зверинца № 1 (где практикуется вольный выгул на близлежащей территории, включая лесной массив) позволило установить, что животные ежедневно удаляются от места содержания на 1.5–3 км, проходя при этом по 11–13 км [Логинава, Белова, 2020] (рис. 3).

Зверинец № 1 окружён лесом, куда северные олени регулярно наведываются: ради зелёного, веточного корма и грибов, в поисках прохлады летом, и сопровождая посетителей в экскурсионные дни. Ежесуточный (включая ночные часы) многокилометровый моцион – это важный аспект естественного поведения этих животных [Данилкин, 2009; Reindeer..., 2019]. С точки зрения благополучия оленей (т. н. animal welfare) подобный тип содержания можно оценить как наиболее благоприятный из имеющихся. Однако во время таких прогулок животные активно рассеивают инвазионное начало (фекалии с личинками) в радиусе до 3 км от места содержания.

В 2019 г. произошёл инцидент, связанный с нападением стаи собак на группу оленей, в результате которого одна особь (также инвазированная элафостронгилюсами) отбилась от стада и блуждала по лесу в течение месяца, пока её не обнаружили в соседней деревне.

Продажа, аренда для различных мероприятий, перевозка в другие зверинцы инвазированных оленей тоже способствует рассеиванию личинок *E. rangiferi*.

Отдельного внимания заслуживает утилизация навоза от таких животных. Насколько нам известно, собранные фекалии не только не подвергаются обеззараживанию (например, биотермически), но и реализуются на коммерческой основе в качестве удобрений. Между тем, личинки, находящиеся в фекалиях, сохраняют жизнеспособность около 2 лет, выдерживая замораживание и высушивание [Мицкевич, 1967].

Обсуждение

Полученные нуклеотидные данные подтвердили определение личинок *Elaphostrongylus*, основывающееся на морфологических данных. В пользу этого говорит 99.62%-я идентичность полученной нами последовательности большой субъединицы рибосомы (D2-D3 LSU rDNA) с *E. rangiferi* из Канады. 100%-е совпадение более изменчивого, чем LSU rDNA участка транскрибируемых спейсеров (ITS1+5.8S) от личинок *Elaphostrongylus* из Ленинградской обл. с депонированной последовательностью ITS1 rDNA *E. rangiferi* (FM991901) также подтверждает видовое определение.

Таким образом, на начало апреля 2021 г. на территории Ленинградской обл. существуют семь частных зверинцев, где содержатся северные олени (№ 1, 2, 3, 5, 7, 9 и 11 на рис. 1), и, как минимум, в трёх из них достоверно находятся животные, инвазированные *E. rangiferi* (№ 1–3).

Из лесной териофауны в уязвимом положении, в данном случае, оказываются лоси. Об их присутствии на территории, прилегающей к зверинцу № 1, свидетельствуют фекалии, обнаруживаемые в непосредственной близости от зверинца. Создаются предпосылки для парадоксальной ситуации, когда паразитарная система «северный олень – элафостронгилюс» может защищать искусственно созданный биоценоз (с ядром из северных оленей) от вторжения конкурирующих видов (лосей) посредством относительной безвредности *E. rangiferi* для северного оленя и фатальности – для лося. Аналогичные случаи «охранной функции» паразитарной системы описаны в Северной Америке на

примере устойчивой системы «белохвостый олень – парелафостронгилюс», препятствующей проникновению на её территорию лосей, северных и других оленей [Anderson, 1972; Балашов, 1991]. Экспериментальное и спонтанное заражение лосей несвойственной для них нематодой *E. rangiferi* описано ещё в минувшем веке [Steen et al., 1997; Lankester, Fong, 1998].

Патогенность элафостронгилюса для самих северных оленей имеет двойственный характер. С одной стороны, типичный элафостронгилёз протекает бессимптомно [Reindeer..., 2019] (и результаты наших трёхлетних наблюдений это подтверждают), с другой – экспериментальный элафостронгилёз характеризуется тяжёлым энцефаломиелитом, мультифокальной пневмонией и другими поражениями, не совместимыми с жизнью, а вспышки этой болезни в стадах нередко становились причиной массовой гибели молодняка [Мицкевич, 1967; Handeland, Norberg, 1992; Handeland, 1994; Handeland et al., 1994]. Вероятнее всего, эта патогенность определяется регуляторной функцией паразитов в отношении численности своих хозяев, что особенно наглядно проявляется в диких популяциях [Балашов, 1991; Забродин и др., 2003].

В настоящий момент неизвестно, реализуется ли угроза инвазирования каких бы то ни было жвачных в Ленинградской обл. нематодами *E. rangiferi*, и если да, то какова частота реализации этой инвазии. В контексте «предрасполагающих» и «определяющих» факторов мы можем говорить о том, что анатомически организмы плотно- и полорогих – вполне подходящая среда для развития элафостронгилюса, а сложившаяся ситуация с ввозом северных оленей обеспечила появление биоценологических и алиментарных связей [Боев, 1957].

Возникает вопрос, каким образом удалось приобрести инвазированных оленей, если животные перед покупкой должны быть обследованы представителями государственной ветеринарной службы. Предположим, что ответ кроется в протоколе исследования. Для поиска личинок нематод в фекалиях разработаны копролярвоскопические методы (Бер-

мана – Орлова, Шильникова – Щербовича, Вайда, Бояхчян, Харада – Мори, Супряги и др.), [Акбаев и др., 1998; Генис, 2019], а если исследователь нацелен на выявление всего возможного спектра гельминтов, то «золотым стандартом» считается параллельное исследование фекалий лярвоскопическими, флотационными и седиментационными методами [Поляков, 1953; Боев, 1957]. Владельцы зверинцев выкупали оленей из товарных оленеводческих хозяйств (ориентированных на производство мяса, шкур, рогов, пант и пр.), поэтому местные станции по борьбе с болезнями животных проверяли их только рутинными флотационными копроскопическими методами в соответствии с общепринятой практикой работы. Эти методы нацелены на выявление яиц гельминтов с небольшим удельным весом и ооцист кокцидий. Хотя наши собственные наблюдения позволяют утверждать, что в ряде случаев элафостронгилюсов можно обнаружить и флотацией. Несмотря на то, что личинки существенно деформируются во флотационных растворах, и не всегда возможно разглядеть дорсальный и каудальный шипики у них на хвосте (типичные признаки рода), характер деформации передней части личинки остаётся типичным [Чупрак и др., 2020].

Что касается профилактики элафостронгилёза, то необходимо регулярно обследовать восприимчивых животных, изолировать инвазированных и обеззараживать их фекалии. Пастбища, на которых выпасались заражённые особи, представляют опасность ещё в течение 2 лет. Для их гельминтологической оценки имеются соответствующие протоколы [Гельминтологическая оценка..., 1973]. При этом личинки способны перезимовывать не только в фекалиях, но и в моллюсках. Следует иметь в виду, что на территории Ленинградской обл. обитает, как минимум, семь видов гастропод-промежуточных хозяев элафостронгилюса: улитка мохнатая (*Trochulus hispidus*), янтарка обыкновенная (*Succinea putris*), улитка кустарниковая (*Bradybaena fruticum*), арианта древесная (*Arianta arbustorum*), катушка роговая (*Planorbarius corneus*), слизень сетчатый (*Deroceras reticulatum*) и слизень дорожный

рыжий/буроватый (*Arion subfuscus*) (табл. 2). Распространению элафостронгилёза особенно способствуют тёплые зимы, которые случаются всё чаще из-за глобального изменения климата [Halvorsen et al., 1980; Handeland et al., 2019].

Заключение

В результате комплекса проведённых диагностических процедур установлено паразитирование нематоды *E. rangiferi* у северных оленей, завезённых на территорию Ленинградской обл. в период с 2010 по 2020 г. из Мурманской обл. Обнаружение личинок паразита в фекалиях животных второго поколения свидетельствует об успешной реализации полного жизненного цикла гельминта (который требует участия промежуточных хозяев – моллюсков). Поскольку уже доказана опасность *E. rangiferi* не только для северных оленей, но и для лосей, овец и коз, необходимо продолжать мониторинг сложившейся ситуации

Благодарности

Авторы выражают благодарность всем владельцам частных зверинцев, согласившимся на сотрудничество.

Финансирование работы

Применение молекулярно-генетических методов для подтверждения определения нематод в рамках данного исследования было поддержано грантом РНФ № 19-74-20147 (рук. С.Э. Спиридонов).

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

Акбаев М.Ш., Водянов А.А., Косминков Н.Е. [и др.] Паразитология и инвазионные болезни животных. М.: Колос, 1998. 743 с.

- Балашов Ю.С., Значение идей В.Н. Беклемишева о паразитарных системах и жизненных схемах видов в развитии паразитологии (Электронный журнал) // Паразитология. 1991. Вып. 3. С. 185–195 // (https://www.zin.ru/journals/parazitologiya/content/1991/prz_1991_3_1_Balashov.pdf). Проверено 24.04.2021.
- Боев С.Н. Лёгочные нематоды копытных животных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Академии наук Казахской ССР, 1957. 169 с.
- Генис Д.Е. Медицинская паразитология: Учебник. 6-е изд., испр. СПб.; М.; Краснодар: Лань, 2019. 524 с.
- Гельминтологическая оценка пастбищ / Под ред. Е.Е. Шумаковича. М.: Колос, 1973. 215 с.
- Григорьев И.И., Гельминты и гельминтозы домашних оленей горно-таёжной зоны Якутии // Вестник КрасГАУ. 2015. № 1. С. 162–166.
- Данилкин А.А. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 310 с.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов: Олени (Cervidae). М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
- Забродин В.А., Лайшев К.А., Печин В.П. Результаты изучения инфекционных и инвазионных заболеваний в таймырской популяции диких северных оленей // Северный олень в России 1982–2002. М.: Триада-Фарм, 2003. С. 261–272.
- Лещёв М.В. Эпизоотология инвазионных болезней северных оленей в Ямало-Ненецком автономном округе: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. Тюмень: ВНИИВЭА, 2008.
- Логинова О.А., Белова Л.М. Трекирование северных оленей в рамках эпизоотологического мониторинга гельминтозов // Инновации и технологический прорыв в АПК: Сб. мат. междунар. научно-практ. конф. Брянская область: Брянский ГАУ, 2020. С. 63–65.
- Мицкевич В.Ю. Гельминты северного оленя и вызываемые ими заболевания. Л.: Колос, 1967. 308 с.
- Млекопитающие России: Список видов и прикладные аспекты / Под ред. А.А. Лисовского. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 191 с.
- Павлинов И.Я. Семейство Олени (Cervidae Goldfuss, 1820) // Звери России: справочник-определитель. Часть 2. Хищные. Непарнокопытные. Парнокопытные. Китообразные. Сирены. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 514–540.
- Поляков П.А. Прижизненная дифференциальная диагностика стронгилятозов пищеварительного тракта жвачных по инвазионным личинкам: Дис. ... канд. вет. наук. М., 1953.
- Прядко Э.И. Гельминты оленей. Алма-Ата: Наука, 1976. 224 с.
- Фореит У.Дж. Паразиты диких животных // Ветеринарная паразитология: Справочное руководство. М.: Аквариум Принт, 2012. С. 181–197.
- Чупрак Д.И., Белова Л.М., Логинова О.А. Диагностическое значение изменений морфологии личинок протостронгилид жвачных // Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны: Сб. мат. междунар. научн. конф. студ., асп. и мол. учёных. СПб.: СПбГУВМ, 2020. С. 363–364.

- Altschul S.F., Gish W., Miller W., Myers [et al.] Basic local alignment search tool (Electronic journal) // Journal of Molecular Biology. 1990. Vol. 215. P. 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2). Accessed on May 13, 2021.
- Anderson R.C. The Ecological Relationships of Meningeal Worm and Native Cervids in North America (Electronic journal) // Journal of Wildlife Diseases. 1972. Vol. 8. P. 304–310. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-8.4.304>. Accessed on April 24, 2021.
- Ball M.C., Lankester M.W. & Mahoney S.P. Factors affecting the distribution and transmission of *Elaphostrongylus rangiferi* (Protostrongylidae) in caribou (*Rangifer tarandus caribou*) of Newfoundland, Canada (Electronic journal) // Canadian Journal of Zoology. 2001. Vol. 79. P. 1265–1277, <https://doi.org/10.1139/cjz-79-7-1265>. Accessed on April 24, 2021.
- Davidson R.K., Mørk T., Holmgren K.E. [et al.] Infection with brainworm (*Elaphostrongylus rangiferi*) in reindeer (*Rangifer tarandus* ssp.) in Fennoscandia // (Electronic journal) // Acta Veterinaria Scandinavica. 2020. Vol. 62. No. 24. <https://doi.org/10.1186/s13028-020-00524-4>. Accessed on April 23, 2021.
- Deksne G., Davidson R.K., Buchmann K. [et al.] Parasites in the changing world – Ten timely examples from the Nordic-Baltic region (Electronic journal) // Parasite Epidemiology and Control. 2020. Vol. 10. Special Issue ‘WFP Member Societies’; contribution from the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology. <https://doi.org/10.1016/j.parepi.2020.e00150>. Accessed on April 24, 2021.
- Gibbons L.M., Halvorsen O. & Stuve G. Revision of the genus *Elaphostrongylus* Cameron (Nematoda, Metastrongyloidea) with particular reference to species of the genus occurring in Norwegian cervids (Electronic journal) // Zoologica Scripta. 1991. Vol. 20. No. 1. P. 15–26. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1991.tb00272.x>. Accessed on April 24, 2021.
- Halvorsen O., Andersen J., Skorping A. [et al.] Infection in reindeer with the nematode *Elaphostrongylus rangiferi* MITSKEVICH in relation to climate and distribution of intermediate hosts (Electronic resource) // Proceedings of the 2nd International Reindeer/ Caribou Symposium DVF. 1980. Trondheim, Norway. P. 449–455. // (<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19822287622>). Accessed on April 24, 2021.
- Halvorsen O., Skorping A. The influence of temperature on growth and development of the nematode *Elaphostrongylus rangiferi* in the gastropods *Aranta arbustorum* and *Euconulus fulvus* (Electronic journal) // Oikos. 1982. Vol. 38. No 3. P. 285–290. <https://doi.org/10.2307/3544666>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K., Skorping A. The Early Migration of *Elaphostrongylus rangiferi* in Goats (Electronic journal) // Journal of Veterinary Medicine. Series B. 1992. Vol. 39. P. 263–272. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0450.1992.tb01167.x>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K., Norberg H.S. Lethal Cerebrospinal Elaphostrongylosis in a Reindeer Calf (Electronic journal) // Journal of Veterinary Medicine. Series B. 1992. Vol. 39. P. 668–671. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0450.1992.tb01220.x>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K., Skorping A. & Slettbakk T. Experimental Cerebrospinal Elaphostrongylosis (*Elaphostrongylus rangiferi*) in Sheep (Electronic journal) // Journal of Veterinary Medicine. Series B. 1993. Vol. 40. P. 181–189. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0450.1993.tb00126.x>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K. Experimental Studies of *Elaphostrongylus rangiferi* in Reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*): Life Cycle, Pathogenesis, and Pathology (Electronic journal) // Journal of Veterinary Medicine. Series B. 1994. Vol. 41. P. 351–365. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0450.1994.tb00238.x>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K., Slettbakk T. Outbreaks of Clinical Cerebrospinal Elaphostrongylosis in Reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in Finnmark, Norway, and their Relation to Climatic Conditions (Electronic journal) // Journal of Veterinary Medicine. Series B. 1994. Vol. 41. P. 407–410. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0450.1994.tb00244.x>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K., Skorping A., Stuen S. & Slettbakk T. Experimental studies of *Elaphostrongylus rangiferi* in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*): Clinical observations (Electronic journal) // Rangifer. 1994. Vol. 14. No. 2. P. 83–87. <https://doi.org/10.7557/2.14.2.1138>. Accessed on April 24, 2021.
- Handeland K., Davidson R.K., Viljugrein H. [et al.] *Elaphostrongylus* and *Dictyocaulus* infections in Norwegian wild reindeer and red deer populations in relation to summer pasture altitude and climate (Electronic journal) // IJP: Parasites and Wildlife. 2019. Vol. 10. P. 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.09.003>. Accessed on April 24, 2021.
- Holterman M., van der Wurff A., van den Elsen S. [et al.] Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution towards crown clades (Electronic journal) // Molecular Biology and Evolution. 2006. Vol. 23. P. 1792–1800. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl044>. Accessed on May 13, 2021.
- iNaturalist. Моллюски Ленинградской области (Electronic resource) // (<https://www.inaturalist.org/projects/mollyuski-leningradskoy-oblasti?tab=species>). (Accessed on 17.08.2021)
- Josefsen T.D., Sørensen K.K., Mørk T. [et al.] Fatal inanition in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*): Pathological findings in completely emaciated carcasses (Electronic journal) // Acta Veterinaria Scandinavica. 2007. Vol. 49. No. 27. <https://doi.org/10.1186/1751-0147-49-27>. Accessed on April 23, 2021.
- Josefsen T.D., Handeland K. The reindeer brain worm (*Elaphostrongylus rangiferi*) – biology and veterinary aspects (Electronic journal) // Norsk Veterinærtidsskrift nr. 2014. Vol. 2. Article number 126. P. 202–208. // (<https://www.researchgate.net/publication/273131613>). Accessed on April 23, 2021.
- Kanzaki N., Futai K. A PCR primer set for determination of phylogenetic relationships of *Bursaphelenchus* species within the xylophilus group (Electronic journal) //

- Nematology. 2002. Vol. 4. Issue 1. P. 35–41. <https://doi.org/10.1163/156854102760082186>. Accessed on May 13, 2021.
- Lankester M.W., Fong D. Protostrongylid nematodes in caribou (*Rangifer tarandus caribou*) and moose (*Alces alces*) of Newfoundland (Electronic journal) // *Rangifer*. 1998. Vol. 18. Special Issue No. 10. P. 73–83. <https://doi.org/10.7557/2.18.5.1543>. Accessed on April 24, 2021.
- Nadler S.A., D'Amelio S., Fagerholm H.-P., [et al.] Phylogenetic relationships among species of *Contraecum* Railliet & Henry, 1912 and *Phocascaris* Høst, 1932 (Nematoda: Ascaridoidea) based on nuclear rDNA sequence data (Electronic journal) // *Parasitology*. 2000. Vol. 121. P. 455–463. <https://doi.org/10.1017/S0031182099006423>. Accessed on May 13, 2021.
- Nikander S., Rahko T. Studies on the occurrence of lung worm infection in the reindeer in Finnish Eastern Lapland (Electronic journal) // *Rangifer*. 1990. Special issue No. 4. P. 59. <https://doi.org/10.7557/2.10.4.923>. Accessed on April 24, 2021.
- Reindeer and Caribou: Health and Disease / Eds. M. Tryland & S. Kutz. Boca Raton; London; New York: Taylor & Francis, 2019. 533 p.
- Ronéus O., Nordkvist M. Cerebrospinal and muscular nematodiasis (*Elaphostrongylus rangiferi*) in Swedish reindeer (Electronic journal) // *Acta Vet. Scand.* 1962. Vol. 3. P. 202–25. <https://doi.org/10.1186/BF03547140>. Accessed on April 24, 2021.
- Schjetlein J., Skorping A. The temperature threshold for development of *Elaphostrongylus rangiferi* in the intermediate host: An adaptation to winter survival? (Electronic journal) // *Parasitology*. 1995. Vol. 111. No. 1. P. 103–110. <https://doi.org/10.1017/S0031182000064659>. Accessed on April 24, 2021.
- Skorping A. *Elaphostrongylus rangiferi*: Influence of temperature, substrate, and larval age on the infection rate in the intermediate snail host, *Arianta arbustorum* (Electronic journal) // *Experimental Parasitology*. 1982. Vol. 54. No. 2. P. 222–228. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(82\)90130-8](https://doi.org/10.1016/0014-4894(82)90130-8). Accessed on April 24, 2021.
- Skorping A. The effect of density of first-stage larvae of *Elaphostrongylus rangiferi* on the infection rate in the snail intermediate host (Electronic journal) // *Parasitology*. 1988. Vol. 96. P. 487–492. <https://doi.org/10.1017/S0031182000080124>. Accessed on April 24, 2021.
- Steen M., Blackmore C.G. M. & Skorping A. Cross-infection of moose (*Alces alces*) and reindeer (*Rangifer tarandus*) with *Elaphostrongylus alces* and *Elaphostrongylus rangiferi* (Nematoda, Protostrongylidae): effects on parasite morphology and prepatent period (Electronic journal) // *Veterinary Parasitology*. 1997. Vol. 71. Issue 1. P. 27–38. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(97\)00013-7](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(97)00013-7). Accessed on August 17, 2021.
- Tractive.com (Electronic resource) // (<https://my.tractive.com>). Accessed on April 24, 2021.
- Vrain T.C., Wakarchuk D.A., Levesque A.C. & Hamilton R.I. Intraspecific rDNA restriction fragment length polymorphism in the *Xiphinema americanum* group // *Fundamental and Applied Nematology*. 1992. Vol. 15. P. 563–573.

THE FIRST REPORT ABOUT *LAPHOSTRONGYLUS RANGIFERI* (INVASIVE PARASITIC SPECIES IN REINDEER) IN THE LENINGRAD REGION

© 2022 Loginova O.A.^{a,*}, Belova L.M.^{b,**}, Spiridonov S.E.^{a,***}

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

^b St. Petersburg State University of Veterinary Medicine, St. Petersburg 196084, Russia

*loginova_spb@bk.ru; **larissabelova2010@yandex.ru; ***s_e_spiridonov@rambler.ru

Elaphostrongylus rangiferi is a parasitic nematode specific to reindeer (*Rangifer tarandus*). In the XXth century, reindeer were not found in the Leningrad Region. However, by 2020, several dozen of them were brought from the Murmansk Region and the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug and settled in at least seven private menageries. As a result of a study of the feces of 34 imported reindeer carried out in 2018–2021, larvae of nematodes were isolated, whose morphological, morphometric, physiological and biological characteristics corresponded to those of *E. rangiferi*. The species identification was confirmed by subsequent molecular genetic studies. The discovery of parasite larvae in the feces of the second generation reindeer (born in 2018–2020) indicates the successful completion of the full life cycle of this helminth, which requires a participation of intermediate hosts – terrestrial or freshwater gastropods. A combination of such circumstances as: 1) the appearance of reindeer infested with *E. rangiferi* in the Leningrad Region; 2) the presence of wild, agricultural and zoo ruminants capable of becoming the definitive hosts for *Elaphostrongylus* in the Leningrad Region; 3) the spread of the larvae of this parasite as a result of free walking of reindeer in the forest, their lease and resale, the commercial sale of non-disinfected manure; 4) the ability of larvae to maintain viability in feces and infected mollusks for about 2 years, withstanding freezing and drying; 5) high lethality of infested nonspecific hosts due to parasitic encephalomyelitis, pneumonia, etc.; 6) the lack of methods for treating sick animals – endangers the theriofauna of the Leningrad Region.

Keywords: zooparasitic nematode; *Elaphostrongylus rangiferi*; reindeer; Leningrad Region.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ВИДОВ РОДА *GALINSOGA* RUIZ ET PAV. В ГРАНИЦАХ НАТИВНОГО И КАВКАЗСКОЙ ЧАСТИ ИНВАЗИОННОГО АРЕАЛОВ

© 2022 Пшегусов Р.Х.*, Чадаева В.А.**

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051, Россия
*p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2021. После доработки 12.01.2022. Принята к публикации 03.02.2022

Адаптации, выработанные *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в тропическом климате горных районов Мексики, во многом определяют характер и масштабы прогнозируемого распространения этих видов на Кавказе. Основным фактором, определяющим потенциальное распространение *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе (82 и 48% вклада в построение моделей Maxent), является комплексный фактор влагообеспеченности. В распространении *G. parviflora* значимую роль играют также температурные и орографические предикторы ENVIREM. Центр прогнозируемого ареала *G. quadriradiata* расположен в условиях влажного климата Черноморского побережья, *G. parviflora* – в относительно влагообеспеченных предгорных и среднегорных районах Западного Кавказа. Наименьшая вероятность обнаружения обоих видов прогнозируется в равнинных (степных) районах и в условиях засушливого климата Восточного Кавказа. Инвазионный потенциал *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе схожий: высокая степень перекрытия (Schoener's D = 0.76) и одинаковая ширина (Levins' B – 0.91 и 0.92) экологических ниш, их визуальное наложение в ортогональном пространстве анализируемых экологических факторов. Отличия потенциального пространственного распределения видов на Кавказе связаны с их биологическими особенностями (большая или меньшая чувствительность к водному и температурному режимам, орографическим факторам).

Ключевые слова: *Galinsoga*, экологические ниши, инвазия, моделирование, Кавказ, ENVIREM, Maxent.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-107-122

Введение

Выявление факторов, способствующих распространению чужеродных видов, важно для понимания общих закономерностей их пространственного распределения, обозначения наиболее уязвимых к инвазиям территорий, управления инвазионным процессом. Современный прогресс в данном направлении достигнут в том числе благодаря всё более широкому применению методов прогнозирования потенциальной пригодности местообитаний, таких как моделирование экологических ниш ENM (Ecological niche modeling). Методы ENM, одни из наиболее эффективных для оценки пространственно-временного распределения видов [Franklin, 2010; Zurell, Engler, 2019], нацелены на выявление факторов среды, характеризующих экологические ниши видов, тем самым определяя пространственное распределение подходящих для них местообитаний [Chefaoui et al., 2015; Sillero,

Barbosa, 2021; и др.]. На основе машинного обучения и статистической обработки данных осуществляется соотнесение наблюдений видов в природе (точек присутствия) и характеристик местообитаний (экологических предикторов), что позволяет выявить основные экологические детерминанты ареалов и составить карты потенциального распределения видов в пространстве и времени [Zurell, Engler, 2019]. Моделирование экологических ниш чужеродных видов растений применяют для оценки их потенциального распространения [Qin et al., 2015; Bowen, Stevens, 2020; и др.], прогнозирования динамики пригодности местообитаний на фоне климатических изменений [Banerjee et al., 2019; Thakuri et al., 2019; Shabani et al., 2020; и др.], для выявления коридоров инвазий и наиболее уязвимых территорий [Li et al., 2017; Yan et al., 2019].

При моделировании ареалов зачастую более предпочтительными являются методы

ENM, работающие с данными только о присутствии видов в анализируемом пространстве, в отличие от методов, использующих также данные о местообитаниях, где подтверждено отсутствие видов [Elith et al., 2006; Thakuri et al., 2019; Sillero, Barbosa, 2021; и др.]. Эффективным методом моделирования распределения видов только по присутствию является Maxent (Maxent software for species habitat modeling, version 3.4.1.), позволяющий построить точные прогнозные модели [Elith et al., 2006; Dube et al., 2015; Komori, Eguchi, 2019; и др.]. Основанный на теории максимальной энтропии, Maxent оценивает распределение вероятностей обнаружения видов по распределениям значений свойств среды, аналогичным для местообитаний, в которых найдены виды. Местообитания, определённые с наибольшей вероятностью обнаружения видов, считаются наиболее пригодными. Эффективность метода Maxent в прогнозировании потенциальной среды обитания чужеродных видов подтверждена результатами многочисленных исследований [Moreno-Amat et al., 2015; Dai et al., 2020; Dedeke et al., 2020; и др.].

Одним из развивающихся направлений является прогнозирование распределения видов в новой географической области по результатам анализа их экологических ниш в границах нативного ареала [Peterson, 2004; Ebeling et al., 2008; Wang et al., 2008; Qin et al., 2015; Banerjee et al., 2019; Bowen, Stevens, 2020; и др.]. Этот подход основан на гипотезе пространственно-временного консерватизма экологической ниши как устойчивого набора условий, в которых возможно долгосрочное самоподдержание популяций вида. Следовательно, популяции чужеродных видов могут длительно существовать только в тех районах, которые по экологическим условиям соответствуют их местообитаниям в границах нативного ареала [Peterson, 2004]. Данная гипотеза подтверждена рядом исследований [Ebeling et al., 2008; Petitpierre et al., 2012; и др.], однако существуют доказательства дифференциации (сдвига, расширения) экологических ниш видов в новой географической зоне по причинам их адаптации, изменения биотических связей и т. п. [Keane, Crawley, 2002;

Wang et al., 2008; Duncan et al., 2009; Atwater et al., 2018; Banerjee et al., 2019]. Поэтому применение методов ENM для прогнозирования распределения чужеродных видов путём экстраполяции их присутствия в границах нативного ареала на новый географический ареал без проверки консерватизма экологической ниши может привести к недооценке или переоценке масштабов потенциального распространения видов [Elith et al., 2010].

Исследования соответствия экологических ниш в нативном и инвазионном ареалах особенно актуальны в отношении широко распространённых видов, вторичный ареал которых охватывает несколько континентов, в том числе регионы с высоким биологическим разнообразием [Banerjee et al., 2019]. Одним из таких регионов является Кавказская горная страна, для которой, как и во многих горных регионах мира [Pollnac et al., 2012; Barros, Pickering, 2014; Alexander et al., 2016; и др.], отмечается активное распространение чужеродных видов растений вдоль высотного градиента. При этом исследования закономерностей распространения чужеродных видов растений на Кавказе с применением методов ENM крайне немногочисленны [Файвуш, Таманян, 2011; Егюшин, 2016; Пшегусов и др., 2019].

Широко распространёнными в мировом масштабе, в том числе и на Кавказе, являются симпатрические однолетние представители рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. – *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. (галинсога четырёхлучевая) и *G. parviflora* Cav. (г. мелкоцветковая). Нативный ареал обоих видов связан с горными районами Мексики, инвазионный ареал охватывает регионы Южной и Северной Америки, многие страны Европы, Азии, Африки; *G. parviflora* распространена также в Австралии и Новой Зеландии [Самые опасные..., 2018]. Виды активно осваивают горные территории мира: горы Северо-Восточной Индии [Misra et al., 1998; Rai, Tripathi, 2011], район Циньлин-Башань в Китае [Liu et al., 2016], швейцарские Альпы [Becker et al., 2005] (*G. quadriradiata*); горы острова Ява [Santosa et al., 2020], юго-запад Китая [Zhang et al., 2019], Йеменские горы [El-Shabasy, Al-Gifri, 2019], северо-восток Индии [Rai,

Tripathi, 2011] (*G. parviflora*). На территории Российской Федерации *G. quadriradiata* встречается во флоре Хингано-Буреинской горной системы [Антонова и др., 2015], Алтайских [Artemov, Zyкова, 2019] и Уральских [Третьякова, 2011] гор, в горах Центрального [Кушхов, 1977], Восточного [Галушко, 1978] и Западного [Акатова и др., 2009] Кавказа. Верхняя высотная граница вида на южном макросклоне Большого Кавказа достигает 1035 м над ур. м., на северном – 1800–2100 м над ур. м. [Шагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019]. *G. parviflora* встречается в экосистемах Восточных Саян [Бойков и др., 2016], Урала [Третьякова, 2011], Алтайских гор [Эбель, 2008], во всех регионах Кавказа (с 1897 г. вид известен из окрестностей г. Владикавказ [Виноградова и др., 2010]). Верхняя высотная граница вида на южном макросклоне Большого Кавказа – 200 м над ур. м., на северном – 1400–2100 м над ур. м. [Шагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019]. Внедрение *G. quadriradiata* и *G. parviflora* в горные районы Кавказа в основном связано с переносом семян транспортным потоком, завозом со

строительными материалами и грунтом при ремонте дорог. Оба вида способны наносить существенный вред сельскому хозяйству и декоративному цветоводству в качестве сорных растений и переносчиков опасных видов нематод, насекомых и вирусов [Виноградова и др., 2010; Самые опасные..., 2018].

Цели исследования – оценить степень и характер дифференциации экологических ниш, сформированных в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов *G. quadriradiata* и *G. parviflora*; провести биоэкологическое моделирование пространственного распределения видов на Кавказе, выявить основные абиотические факторы, определяющие их распространение; сравнить инвазионный потенциал видов на Кавказе на основе анализа параметров их экологических ниш и особенностей прогнозируемого распространения.

Материал и методика

Область исследований инвазионного ареала *G. quadriradiata* и *G. parviflora* (около 441 тыс. км²) охватила Кавказскую горную страну

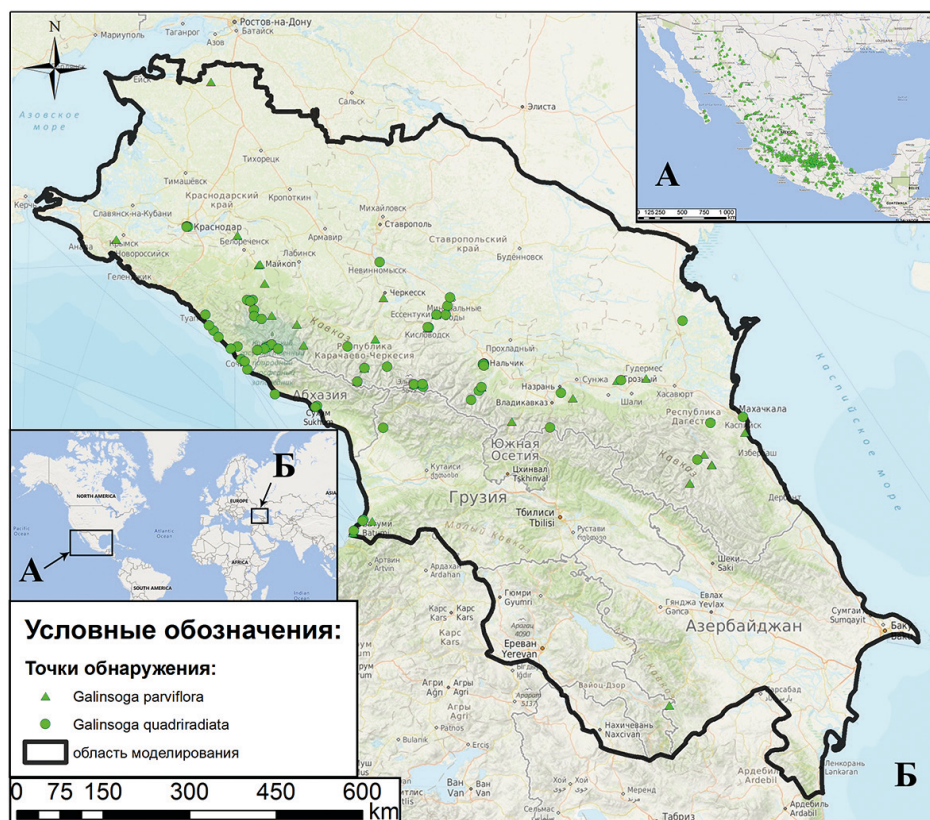


Рис. 1. Расположение и картосхема нативного (А – Мексика) и исследуемой части инвазионного (Б – Кавказ) ареалов *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*.

в следующих физико-географических границах: на востоке – по побережью Каспийского моря, на севере – от Каспийского моря по Кумо-Манычской впадине и далее по северной границе Краснодарского края до Чёрного моря, на западе – по Черноморскому побережью, на юге – по границам Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном (рис. 1).

Сбор и обработка исходных данных о распространении видов. В первичный анализ включены GPS-координаты 63 мест произрастания видов на Кавказе, выявленные в ходе полевых исследований 2015–2020 гг.

GPS-координаты мест произрастания *Galinsoga quadriradiata*:

43°15'27.1" с. ш., 42°30'45.9" в. д.
43°13'44.8" с. ш., 42°39'21.1" в. д.
43°04'45.9" с. ш., 43°24'11.9" в. д.
42°45'56.1" с. ш., 44°37'57.9" в. д.
43°42'38.7" с. ш., 40°17'21.0" в. д.
43°39'38.6" с. ш., 40°23'48.2" в. д.
44°05'50.6" с. ш., 40°00'57.5" в. д.
43°17'30.7" с. ш., 41°37'36.5" в. д.
43°39'45.1" с. ш., 40°10'55.7" в. д.
44°02'42.4" с. ш., 39°15'43.7" в. д.
43°18'25.0" с. ш., 45°44'21.6" в. д.
43°08'51.8" с. ш., 40°20'43.9" в. д.
44°01'34.2" с. ш., 40°01'11.0" в. д.
43°59'48.6" с. ш., 40°08'02.2" в. д.
43°00'10.3" с. ш., 40°58'30.5" в. д.
43°28'14.0" с. ш., 43°35'59.5" в. д.
43°15'39.2" с. ш., 42°38'36.5" в. д.
43°38'46.5" с. ш., 40°04'11.1" в. д.
43°47'31.6" с. ш., 39°27'40.2" в. д.
44°11'44.9" с. ш., 39°57'40.4" в. д.
44°14'20.7" с. ш., 43°04'15.0" в. д.
44°37'54.3" с. ш., 41°58'30.1" в. д.
42°49'13.4" с. ш., 47°07'54.3" в. д.
42°23'48.6" с. ш., 46°55'52.2" в. д.
43°09'47.7" с. ш., 44°48'05.4" в. д.
43°16'02.9" с. ш., 40°16'02.7" в. д.
43°36'27.3" с. ш., 43°19'18.3" в. д.
43°34'46.9" с. ш., 43°36'13.0" в. д.
43°19'29.5" с. ш., 43°37'25.8" в. д.
43°08'49.0" с. ш., 43°42'00.2" в. д.
43°14'26.4" с. ш., 43°40'26.2" в. д.
43°09'23.9" с. ш., 44°10'15.8" в. д.
43°04'16.6" с. ш., 44°38'19.6" в. д.

GPS-координаты мест произрастания *Galinsoga parviflora*:

43°15'27.1" с. ш., 42°30'45.9" в. д.
43°15'34.0" с. ш., 42°38'31.7" в. д.
43°13'30.6" с. ш., 43°34'01.4" в. д.
43°39'53.3" с. ш., 40°04'17.1" в. д.
43°42'00.9" с. ш., 40°47'22.7" в. д.
44°23'43.7" с. ш., 40°11'02.0" в. д.

44°02'11.3" с. ш., 40°17'47.6" в. д.
43°56'09.9" с. ш., 40°41'05.2" в. д.
44°36'01.4" с. ш., 40°05'38.1" в. д.
43°17'23.2" с. ш., 41°37'24.5" в. д.
43°18'08.5" с. ш., 45°40'48.0" в. д.
46°35'48.5" с. ш., 39°21'00.0" в. д.
44°52'48.1" с. ш., 37°52'14.9" в. д.
43°13'33.5" с. ш., 43°33'47.9" в. д.
43°30'47.9" с. ш., 39°52'09.8" в. д.
44°11'58.1" с. ш., 39°57'27.0" в. д.
43°19'37.2" с. ш., 46°07'45.9" в. д.
43°46'17.3" с. ш., 41°54'27.7" в. д.
43°53'35.4" с. ш., 42°43'24.8" в. д.
44°03'06.6" с. ш., 42°51'38.0" в. д.
42°42'43.3" с. ш., 47°40'24.2" в. д.
42°20'20.0" с. ш., 47°09'25.4" в. д.
43°05'59.6" с. ш., 44°59'19.7" в. д.
43°36'19.5" с. ш., 43°18'52.8" в. д.
43°31'25.3" с. ш., 43°33'17.7" в. д.
43°16'34.2" с. ш., 43°32'53.4" в. д.
43°17'04.1" с. ш., 43°39'21.7" в. д.
43°10'57.7" с. ш., 43°55'24.2" в. д.
43°02'02.8" с. ш., 44°13'54.6" в. д.
43°01'58.4" с. ш., 44°38'18.7" в. д.

Сведения о встречаемости исследуемых видов в границах нативного и кавказского ареалов получены также из Глобальной базы данных по биологическому разнообразию GBIF [2021] (табл. 1). Чтобы избежать чрезмерной подгонки модели и обеспечить достоверность статистического анализа, данные о встречаемости видов проверили на наличие дубликатов (функция `clean duplicate` пакета `ntbox` для языка программирования R [Osorio-Olvera et al., 2020]), в результате чего из анализа исключили координаты близко расположенных друг к другу местообитаний, оставив по одной точке в каждой ячейке сетки размером около 1 км².

Оценка и анализ экологических предикторов. В качестве основных предикторов, характеризующих экологические ниши и пространственное распределение исследуемых видов, использовали набор слоёв окружающей среды ENVIREM (ENVironmental Rasters for Ecological Modeling) [2021]. Набор включает две топографические и 16 биоклиматических переменных, в том числе содержащих информацию о процессах испарения с поверхности почвы и растительности [Title, Vemmels, 2018]. Связь слоёв ENVIREM с физиологическими процессами растений определяет целе-

Таблица 1. Используемые координатные данные о встречаемости *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в границах нативного и инвазионного ареалов

Виды	DOI из базы GBIF	Число точек из базы GBIF	Число точек по результатам полевых исследований	Всего точек в анализе
Нативный ареал (Мексика)				
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	10.15468/dl.gjxnws	599	–	599
<i>Galinsoga parviflora</i>	10.15468/dl.d4f66f	1189	–	1189
Исследуемый инвазионный ареал (Кавказ)				
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	10.15468/dl.hshjty	39	33	72
<i>Galinsoga parviflora</i>	10.15468/dl.yjuq6d	14	30	44

сообразность их использования для моделирования экологических ниш и прогнозирования ареалов растительных объектов.

При проверке гипотезы консерватизма экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* данные предикторов для точек присутствия видов в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов извлекали при помощи `rtbox`, после чего матрицу извлечённых значений анализировали методом главных компонент PCA в программе PAST 4.0 [Hammer et al., 2001]. Полученные собственные значения главных осей (факторов) PCA, объединяющих отобранные на основе некоррелированности и вклада в построение модели переменные ENVIREM, визуализировали в языке R при помощи библиотек `ggplot2`, `ggpubr`, `plotly`. С применением метода анализа ядровой плотности KDE (Kernel density estimation) экологические ниши были отображены в виде агломераций точек в ортогональном пространстве пар осей PCA, отражающих исходные экологические предикторы. Подобный подход позволил визуально сопоставить экологические ниши *G. quadriradiata* и *G. parviflora* при произрастании на Кавказе, а также между нативными и инвазионными ареалами.

Факторный анализ PCA применяли также при прогностическом моделировании распространения видов на Кавказе для оценки и устранения коллинеарности между исходными переменными ENVIREM, в целом характеризующими биоклиматические и орографические условия исследуемой территории. Факторные оценки четырёх первых ортогональных осей в последующем использовали в качестве слоёв для моделирования в Maxent.

Разработка и оценка моделей потенциального распределения видов. Для получения адекватной модели расчёт проводили с помощью автоматической функции `Auto(LQP)` по пяти повторностям (для достижения доли тестовых точек 20–25%), используя 1000 итераций по каждому пикселю всей анализируемой области. Качество полученных «моделей-кандидатов» оценивали по значениям информационного критерия Акаике для небольших выборок AICc (Akaike's information criterion corrected) и информационного критерия Байеса BIC (Bayesian information criterion), нацеленных на выбор моделей на основе компромисса между их сложностью и точностью. Кроме того, использовали показатель AUC (Area under the curve), отражающий результаты статистического анализа совпадения моделей, построенных по тестовым и тренировочным данным (оценка точности модели). Итоговые (оптимальные) модели в каждом случае отобраны по минимальным значениям показателей AICc и BIC при высоких значениях AUC.

Анализ реплицированных моделей Maxent (пакет ENMtools для языка R [Warren et al., 2010]) применяли также для количественного сравнения и оценки степени дифференциации экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* по показателям их ширины (Levins' B) и степени перекрытия (Schoener's D) [Levins, 1968; Schoener, 1968].

Результаты

Консерватизм и дифференциация экологических ниш. Основная изменчивость параметров окружающей среды (87.6%) в точках присутствия *G. quadriradiata* и *G.*

Таблица 2. Результаты факторного анализа переменных окружающей среды в точках присутствия *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в границах нативного и инвазионного ареалов

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
annualPET, мм/год	0.48	0.53	0.66	0.14
aridityIndexThornthwaite	0.41	0.72	0.24	-0.02
climaticMoistureIndex	0.02	-0.92	0.04	-0.26
continentality, °C	-0.98	0.06	-0.15	0.06
embergerQ	0.26	-0.81	0.34	-0.18
growingDegDays0	0.32	0.01	0.94	0.02
growingDegDays5	0.39	0.04	0.91	0.01
maxTempColdestMonth, °C × 10	0.72	0.21	0.65	0.05
minTempWarmestMonth, °C × 10	-0.42	-0.23	0.83	0.00
monthCountByTemp10, месяцы	0.74	0.13	0.48	0.09
PETColdestQuarter, мм/месяц	0.81	0.29	0.47	0.08
PETDriestQuarter, мм/месяц	0.19	0.38	0.69	-0.15
PETseasonality, мм/месяц	-0.95	0.23	0.07	0.06
PETWarmestQuarter, мм/месяц	-0.08	0.66	0.62	0.23
PETWettestQuarter, мм/месяц	0.03	0.62	0.48	0.19
thermInd, °C	0.44	0.01	0.88	0.02
topoWet	-0.06	0.21	0.02	0.94
TRI	-0.08	-0.18	-0.01	-0.94
Собственные значения факторов	8.42	3.76	2.51	1.43
Доля объяснённой дисперсии, %	46.81	20.89	13.95	7.95

Примечание: полужирным шрифтом выделены факторные нагрузки с абсолютной величиной более 0.7; названия и единицы измерения переменных ENVIREM приведены по [Title, Vemmels, 2018].

parviflora в границах нативного и инвазионного ареалов объясняется первыми четырьмя факторами (осями) PCA с собственными значениями выше единицы. Анализ факторных нагрузок показал, что первую главную ось (около 47% дисперсии переменных) в основном формируют пять предикторов (табл. 2).

Три из них непосредственно связаны с температурой приземного слоя атмосферы: continentality – индекс континентальности, отражающий амплитуду годового колебания температуры; maxTempColdestMonth – максимальная температура самого холодного месяца; monthCountByTemp10 – число месяцев, в течение которых средняя температура воздуха превышает 10 °C. Две высококоррелированные переменные первой оси характеризуют потенциальную эвапотранспирацию (показатель максимального количества влаги, испаряемой растениями за единицу времени

с единицы эталонной поверхности при отсутствии дефицита влаги): PETColdestQuarter – среднемесячное значение показателя для самого холодного квартала и PETseasonality – сезонность потенциальной эвапотранспирации. Эвапотранспирация зависит от притока солнечной радиации, температуры воздуха и скорости ветра, способствующих транспирации растений, а также от частоты осадков в регионе [Allen et al., 1998].

Основные переменные второго фактора характеризуют водный режим исследуемых территорий: aridityIndexThornthwaite – индекс аридности климата Торнтвейта; climaticMoistureIndex – индекс относительной влажности и засушливости климата; embergerQ – плувиотермический коэффициент Эмбергера, разработанный для дифференциации климата средиземноморского типа (связан с показателями годовой потен-

циальной эвапотранспирации и экстремальной годовой термической амплитуды).

Третий фактор PCA объединяет четыре температурных показателя: *growingDegDays0* и *growingDegDays5* – сумма среднемесячной температуры за месяцы со средней температурой выше, соответственно, 0 и 5 °С, умноженная на число дней; *minTempWarmestMonth* – минимальная температура самого тёплого месяца; *thermInd* – индекс компенсированной термичности (зависит от суммы среднегодового диапазона температур, минимальной и максимальной температур самого холодного месяца). На четвёртую ось PCA приходятся орографические параметры: *TRI* (Topographic Ruggedness Index) – индекс неровности местности, характеризующий локальную вертикальную расчленённость рельефа [Riley et al., 1999]; *topoWet* – топографический индекс влажности, используемый при изучении влажности субстратов в разных частях склонов и оползневой опасности в горах [Gruber, Peckham, 2009].

Визуализация экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* с применением метода KDE позволяет судить об их дифференциации по первому главному фактору PCA при освоении видами нового географического пространства (рис. 2, 3). Вместе с тем, по второй, третьей и четвёртой осям PCA (параметры соответственно водного, температурного режимов и орографии исследуемых районов) наблюдается значительное перекрытие экологических ниш обоих видов между их нативным и инвазионным ареала-

ми. При этом диапазон значений орографических переменных в точках присутствия видов на Кавказе шире, чем в нативной части их ареалов.

В пользу слабого перекрытия экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* между их нативным и инвазионным ареалами свидетельствуют крайне низкие (согласно [Rödder, Engler, 2011]) значения индекса Шёнера (Schoener's D) (табл. 3).

При распространении *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе наблюдается выраженное перекрытие их экологических ниш по всем четырём осям PCA (рис. 4).

На схожесть инвазионного потенциала видов при освоении нового географического пространства указывают также значительная степень перекрытия их экологических ниш на Кавказе по показателю Schoener's D (0.76) и практически одинаковые значения показателя ширины ниш Levins' B (0.91 и 0.92).

Прогнозируемое распространение *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе.

В результате пяти репликаций Maxent для каждого исследуемого вида построены пять моделей потенциального распределения на Кавказе. Анализ сложности и точности полученных моделей с использованием показателей AICc, BIC и AUC позволил выделить наиболее оптимальные из них (табл. 4).

Таблица 3. Значения индексов перекрытия (Schoener's D) и ширины (Levins' B) экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*

Индексы	Виды и их ареалы	Значения индексов
Schoener's D	<i>G. quadriradiata</i> (нативный × инвазионный)	0.02
	<i>G. parviflora</i> (нативный × инвазионный)	0.04
	<i>G. quadriradiata</i> (нативный) × <i>G. parviflora</i> (нативный)	0.80
	<i>G. quadriradiata</i> (инвазионный) × <i>G. parviflora</i> (инвазионный)	0.76
Levins' B	<i>G. quadriradiata</i> (нативный)	0.88
	<i>G. parviflora</i> (нативный)	0.90
	<i>G. quadriradiata</i> (инвазионный)	0.91
	<i>G. parviflora</i> (инвазионный)	0.92

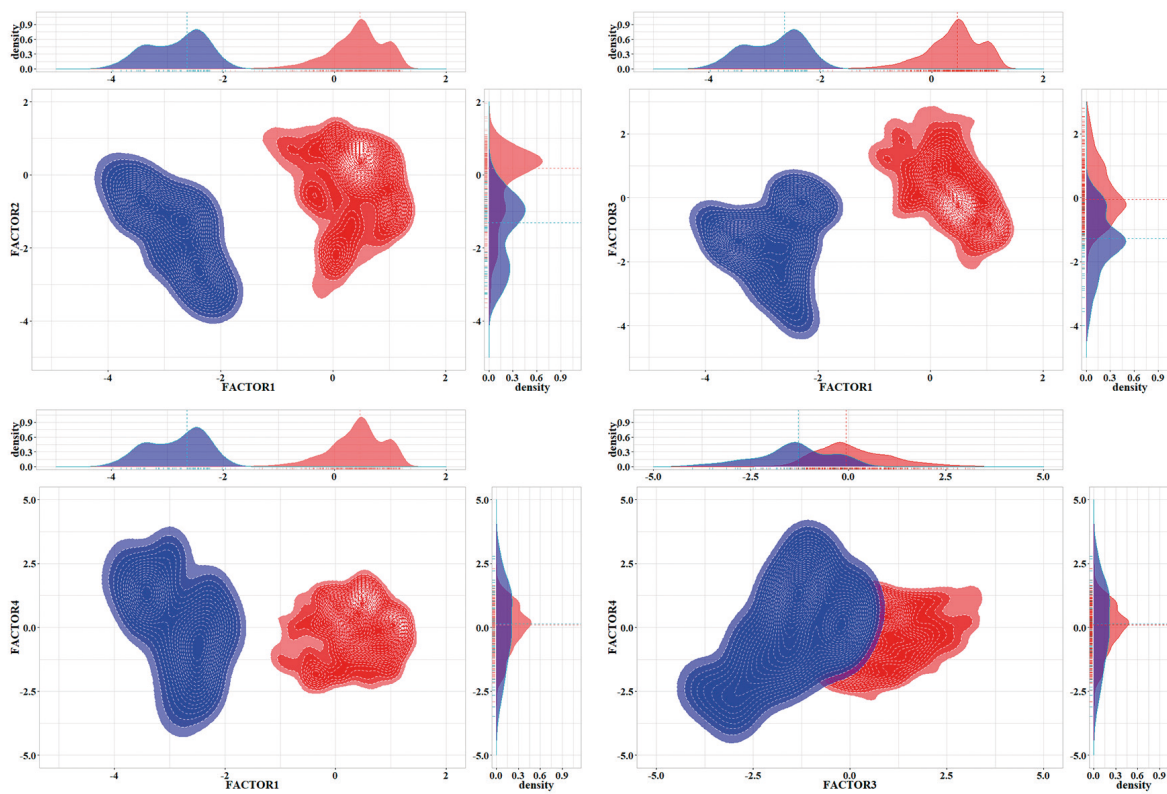


Рис. 2. Визуализация экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* в ортогональном пространстве пар факторов (осей PCA). Красная и синяя области соответствуют нативному и инвазионному ареалам вида. Нумерация факторов на рисунке соответствует их нумерации в табл. 2.

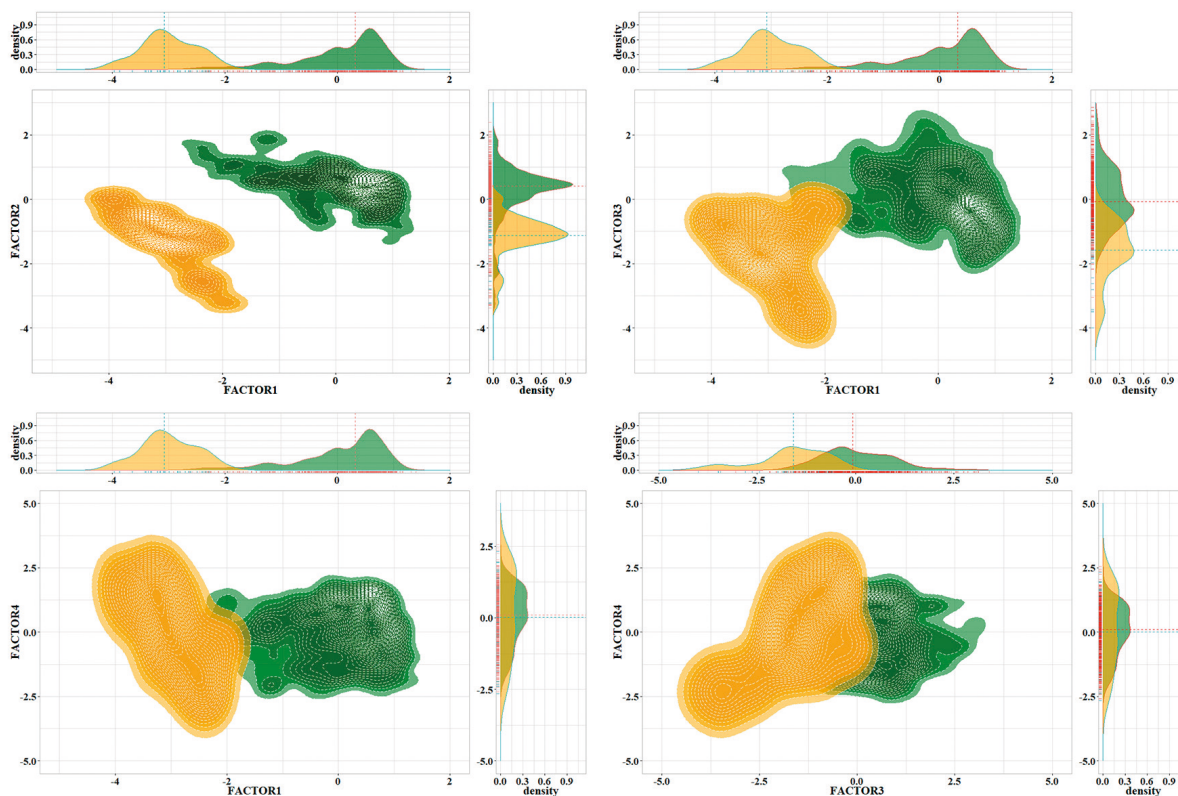


Рис. 3. Визуализация экологических ниш *Galinsoga parviflora* в ортогональном пространстве пар факторов (осей PCA). Тёмно-зелёная и оранжевая области соответствуют нативному и инвазионному ареалам вида. Нумерация факторов на рисунке соответствует их нумерации в табл. 2.

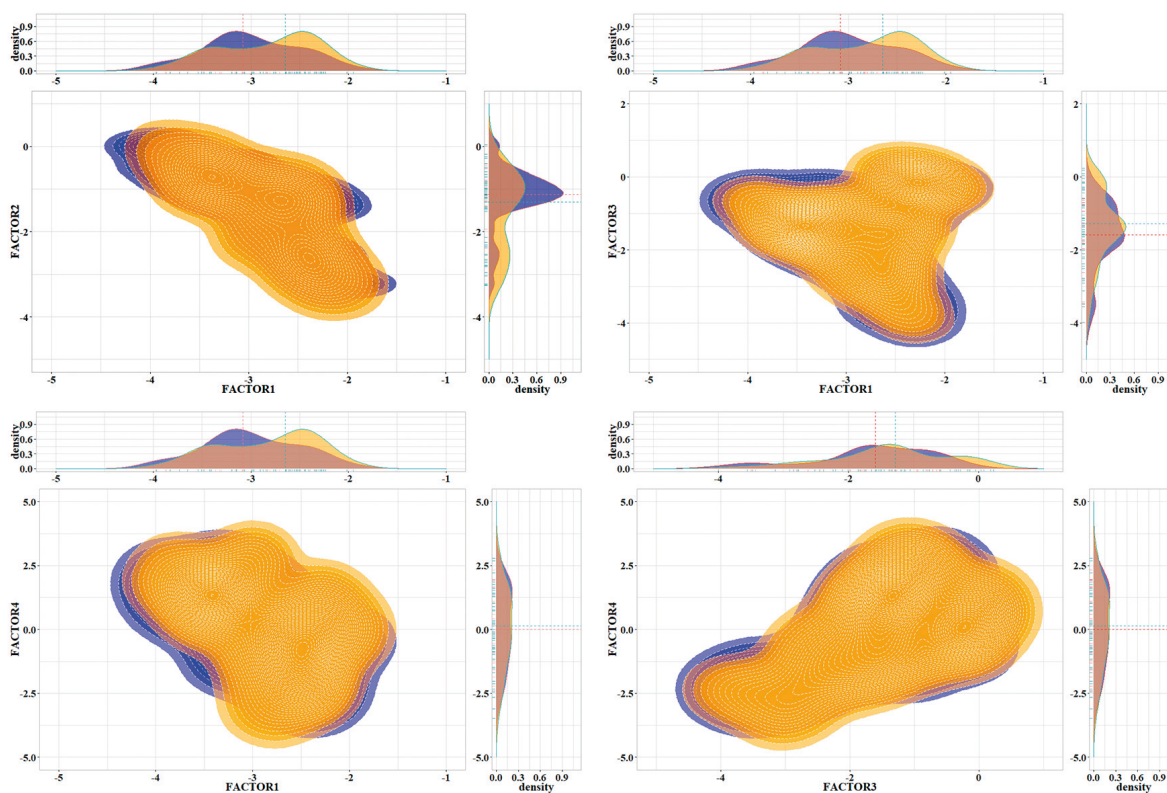


Рис. 4. Визуализация экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в ортогональном пространстве пар факторов (осей PCA). Синяя и оранжевая области соответствуют инвазионным ареалам, соответственно, *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*. Нумерация факторов на рисунке соответствует их нумерации в табл. 2.

Карты, построенные на основе выбранных моделей Махент, показали, что в современных климатических условиях оба исследуемых вида имеют достаточно широкое потенциальное распространение на Кавказе, включая горные территории (рис. 5). При этом, если *G. parviflora* с высокой вероятностью может

встречаться как на северном, так и на южном макросклонах Большого Кавказа, то участки с наибольшей вероятностью обнаружения *G. quadriradiata* в основном сосредоточены на южном макросклоне, включая Черноморское побережье Кавказа с характерным для него влажным субтропическим климатом.

Таблица 4. Оценка моделей Махент потенциального распределения *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе

Вид	Модели	Критерии оценки		
		AICc	BIC	AUC
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	Модель 1	1364.82	1374.82	0.86
	Модель 2	1374.15	1385.46	0.82
	Модель 3	1377.18	1389.67	0.81
	Модель 4	1367.79	1377.79	0.83
	Модель 5	1371.75	1384.24	0.83
<i>Galinsoga parviflora</i>	Модель 1	849.99	855.25	0.85
	Модель 2	853.89	859.64	0.86
	Модель 3	853.78	859.53	0.85
	Модель 4	851.16	856.42	0.84
	Модель 5	853.46	859.21	0.85

Примечание: полужирным шрифтом выделены оптимальные модели и значения критериев их оценки: AICc (информационный критерий Акаике), BIC (информационный критерий Байеса) и AUC (площадь под кривой рабочей характеристики приёмника).

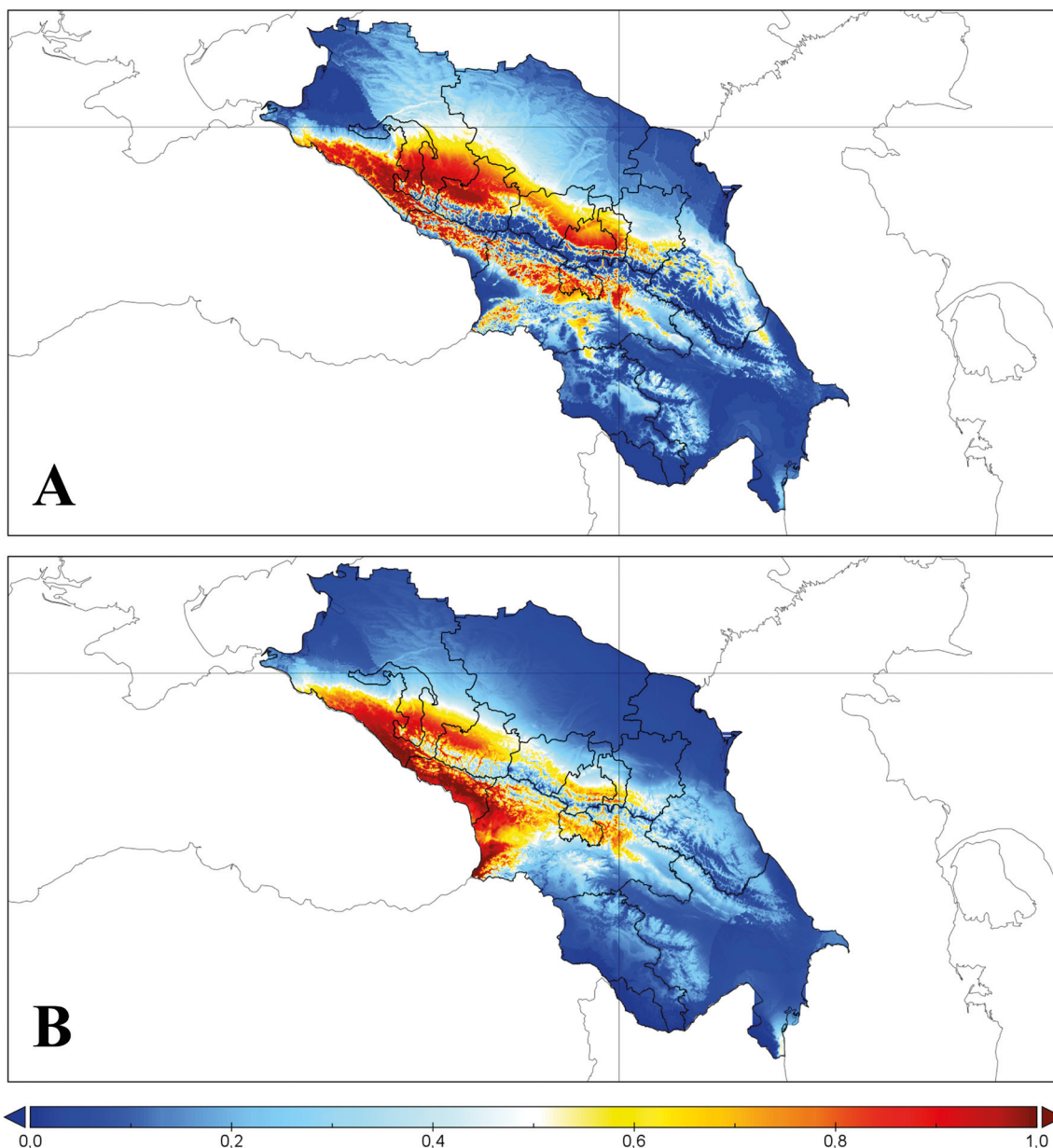


Рис. 5. Картограмма распределения пригодных для *Galinsoga parviflora* (А) и *G. quadriradiata* (В) мест произрастания на Кавказе в настоящее время. 0–0.4 – значения вероятности обнаружения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – вероятность, соответственно, для пригодных и оптимальных местообитаний.

На северном макросклоне *G. parviflora* имеет высокий потенциал к распространению от предгорий до среднегорий в западной и центральной частях Большого Кавказа. Редко оптимальные для произрастания вида участки встречаются в более засушливой восточной части, в том числе на побережье Каспийского моря. На Черноморском побережье площадь оптимальных для *G. parviflora* местообитаний возрастает в направлении с юго-востока (районы с выраженным влажным субтропическим климатом) на северо-запад (районы с более умеренным климатом).

В целом на южном макросклоне вероятность обнаружения вида выше в достаточно влагообеспеченных среднегорных районах, заметно сокращаясь к востоку от центральной части Большого Кавказа. Высокогорные участки прогнозируемого ареала *G. parviflora* на Кавказе ограничены небольшими территориями в долинах крупных рек.

Обширные территории оптимальных местообитаний *G. quadriradiata* на южном макросклоне охватывают участки от побережья Черного моря до среднегорий Западного Кавказа. На северном макросклоне районы с

Таблица 5. Вклад экологических параметров среды в формирование области распространения *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе

Результаты PCA			Вклад факторов PCA в построение модели Maxent			
Факторы PCA	Переменные	Факторные нагрузки переменных	<i>Galinsoga quadriradiata</i>		<i>Galinsoga parviflora</i>	
			PC, %	PI, %	PC, %	PI, %
Фактор 2 (19.72, %)	aridityIndexThornthwaite	0.81	82.2	87	47.8	38.9
	climaticMoistureIndex	-0.90				
	embergerQ	-0.95				
Фактор 4 (5.23, %)	topoWet	0.83	9.8	4.5	26.7	34.3
	TRI	-0.74				
Фактор 1 (61.95, %)	growingDegDays0	0.86	7.3	8.5	25.6	26.7
	growingDegDays5	0.87				
	monthCountByTemp10, месяцы	0.73				
	PETColdestQuarter, мм/месяц	0.95				
	thermInd, °C	0.79				
Фактор 3 (5.77, %)	PETWettestQuarter, мм/месяц	0.89	0.6	0	0	0

Примечание: в скобках указан процент дисперсии, объяснённой соответствующим фактором; приведены переменные ENVIREM с факторными нагрузками выше 0.7; PC (percent contribution) – вклад фактора в построение модели, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации.

вероятностью обнаружения вида выше 80% также сконцентрированы в западной части кавказского региона. В центральной и восточной частях обоих макросклонов Большого Кавказа оптимальные для *G. quadriradiata* местообитания ограничены относительно небольшими участками наиболее влагообеспеченных горных территорий, площадь которых сокращается в направлении с запада на восток на градиенте усиления засушливости климата.

Значимость условий водного режима в распространении *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе подтверждает анализ вклада факторов PCA в построение прогнозистических моделей распределения видов Maxent. По результатам факторного анализа исходных переменных среды в границах исследуемой территории Кавказа были отобраны четыре фактора (с собственными значениями выше единицы) (табл. 5), в целом схожие с выделенными на этапе моделирования экологических ниш.

Наибольший процентный вклад в построение итоговых моделей Maxent, как при самостоятельном влиянии (PC), так и с учётом коррелированности с другими факторами (PI), вносит Фактор 2, объединяющий параметры водного режима – aridityIndexThornthwaite,

climaticMoistureIndex, embergerQ. Особенно сильное влияние данный комплексный предиктор оказывает на пространственное распределение *G. quadriradiata*.

В прогнозировании ареала *G. parviflora* фактор водного режима местообитаний, оставаясь наиболее значимым предиктором, играет почти вдвое меньшую роль, чем для предыдущего вида. Распространение *G. parviflora* на Кавказе во многом детерминирует Фактор 4, включающий топографические переменные. Так, для данного вида площадь потенциально пригодных мест произрастания в высокогорьях с большими перепадами высот и крутыми склонами на картосхеме распределения видов значительно меньше, чем для *G. quadriradiata*. Большой вклад в формирование пространственного распределения *G. parviflora* на Кавказе вносит также Фактор 1, объединяющий в основном температурные переменные – growingDegDays0, growingDegDays5, thermInd, monthCountByTemp10.

Обсуждение

Наше исследование было направлено на поиск подтверждений гипотез консерватизма или дифференциации экологических ниш

G. quadriradiata и *G. parviflora* при освоении видами территории Кавказа. В результате исследований мы получили свидетельства как сдвига, так и сохранения экологических ниш исследуемых видов в новой географической области. В пользу первой гипотезы свидетельствуют: выраженная дифференциация экологических ниш обоих видов по главному комплексному фактору PCA (индекс континентальности, число месяцев со средней температурой воздуха более 10 °С, максимальная температура самого холодного месяца и показатели потенциальной эвапотранспирации) (рис. 2, 3); слабая степень перекрытия ниш по показателю Schoener's D (табл. 3). Гипотезу о сохранении экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* подтверждают их значительное перекрытие по остальным трём анализируемым комплексным факторам (характеристики водного режима, атмосферной температуры и орографические параметры), а также схожие значения показателя ширины экологических ниш Levins' B (табл. 3).

Полученные подтверждения дифференциации ниш исследуемых видов могут быть связаны с различием природных условий Мексики и Кавказа, используемых в качестве предикторов – слов окружающей среды, на основе которых проведено моделирование ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora*. В пользу адаптивности исследуемых видов при освоении новых территорий свидетельствуют данные о более широком диапазоне значений орографических переменных в точках их присутствия на Кавказе, чем в нативной части ареалов (рис. 2, 3). Так, несмотря на сведения об отрицательной зависимости встречаемости видов от крутизны склонов [Liu et al., 2016] и высоты над уровнем моря [Misra et al., 1998], на Кавказе, как отмечено выше, их верхняя высотная граница доходит до 2100 м над ур. м.

Перекрытие экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* между нативными и инвазионными ареалами по второй и третьей осям PCA, вероятно, связано с высокой чувствительностью видов к факторам влагообеспеченности [Wood, 1997; Rai, Tripathi, 2006; Damalas, 2008; Qi et al., 2014; Yang et al., 2018; и др.] и теплообеспеченности [Jursik

et al., 2002; Виноградова и др., 2010; Ivany, Sweet, 2017; и др.]. Таким образом, благодаря выработанным адаптациям к условиям увлажнения и температуры в границах нативного ареала с характерным тропическим климатом, в новом географическом пространстве исследуемые виды в первую очередь осваивают участки территории со сходным водным и температурным режимами.

Вторая часть исследований была посвящена сравнительной оценке экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* в кавказской части их инвазионных ареалов. Нами получены данные, подтверждающие как схожесть, так и различия экологических ниш видов при освоении ими данного географического пространства. С одной стороны, отмечены визуальное наложение экологических ниш двух видов в ортогональном пространстве всех четырёх пар факторов PCA, высокий показатель перекрытия ниш Schoener's D и сходные значения показателя их ширины Levins' B (рис. 4, табл. 3). С другой стороны, моделирование пространственного распределения *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе показало характерные отличия их потенциальных ареалов. Центр инвазионного ареала *G. quadriradiata* в настоящее время расположен в наиболее влажных районах Кавказа – на побережье Чёрного моря; минимальная вероятность обнаружения вида прогнозируется в засушливых районах Восточного Кавказа. Чувствительность *G. quadriradiata* к водному режиму подтверждает высокий процентный вклад комплексного фактора влагообеспеченности (82%) в построение модели распространения этого вида (табл. 5). Меньшая зависимость от параметров водного режима характерна для *G. parviflora* (процентный вклад фактора влагообеспеченности – 48%). Вид широко представлен на картах потенциального распределения в границах северного и южного макросклонов Большого Кавказа, занимая достаточно влагообеспеченные территории от предгорий до среднегорий, избегая районы как с сухим континентальным климатом (равнины, часть территории Восточного Кавказа), так и с выраженным влажным субтропическим климатом (юго-восток

Черноморского побережья). Данные результаты соответствуют ранее полученным сведениям об особенностях распределения видов в кавказской части ареала [Гроссгейм, 1949; Понерт, 1971; Акатова и др., 2009], согласно которым *G. parviflora* имеет в регионе более давнее и широкое распространение, тяготея к менее влажным районам, чем *G. quadriradiata*, которая массово отмечалась на южном макросклоне Западного Кавказа ещё в 1970-х гг., а на северном макросклоне – только с 2009 г. Отметим, что проникновение обоих видов в районы с сухим климатом (Восточный Кавказ, равнинная зона Центрального и Западного Кавказа) возможно в условиях орошаемого земледелия, периодического полива газонов, клумб и т. п. Выявленная высокая зависимость *G. parviflora* от комплексного топографического фактора может объяснить относительно слабое распространение вида в высокогорных районах Кавказа.

Заключение

Эволюционно выработанные адаптации *G. quadriradiata* и *G. parviflora* к водному и температурному режимам при произрастании в горных районах Мексики с характерным тропическим климатом во многом детерминируют характер и масштабы прогнозируемого распространения видов в границах кавказской горной страны. С другой стороны, выявленные доказательства дифференциации экологических ниш исследуемых видов в новом географическом пространстве свидетельствуют об адаптационном потенциале *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе.

Несмотря на значительное перекрытие и схожую ширину экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* в исследуемой части инвазионного ареала, биологические особенности видов определяют различия их потенциального пространственного распределения на Кавказе. Полученные результаты вносят вклад в понимание закономерностей инвазионных процессов при межконтинентальном распространении растений и являются основой дальнейшего мониторинга ареалов исследуемых видов на Кавказе.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 11–29. [Akatoва T.V., Akatov V.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. Iss. 3. P. 205–219. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030044>].
- Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на Западном Кавказе // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 2. С. 41–50.
- Антонова Л.А., Рубцова Т.А., Грибков В.В. Адвентивный компонент флоры заповедника «Бастак» // Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2015. № 4. С. 16–27.
- Бойков Т.Г., Суткин А.В., Рупышев Ю.А. Состав и структура адвентивного элемента флоры Республики Бурятия и Забайкальского края // Вестник КрасГАУ. 2016. № 3(114). С. 19–28.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1978. Т. 1. 320 с.
- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.
- Егошин А.В. Иноземные виды юга российского Причерноморья, их биоклиматические и эколого-географические требования // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2016. № 1. С. 7–17.
- Кушхов А.Х. О новых сорных растениях Северного Кавказа // Новости систематики высших растений. 1977. Т. 14. С. 231–233.

- Понерт Й. Критические заметки о флоре Колхиды // Новости систематики высших растений. 1971. Т. 8. С. 292–293.
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А., Комжа А.Л. Пространственное моделирование распространения и долгосрочная климатогенная динамика видов рода *Ambrosia* L. на Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 94–106. [Pshergusov R.H., Chadaeva V.A., Komzha A.L. Spatial modeling of the range and long-term climatogenic dynamics of *Ambrosia* L. species in the Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11. No. 1. P. 74–84. <https://doi.org/10.1134/S2075111720010105>].
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП 100) / Ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–69. [Tretyakova A.S. Invasive potential of adventive plant species of the Middle Urals // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 281–285. <https://doi.org/10.1134/S207511171104014X>].
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. О распространении некоторых инвазивных и экспансивных видов растений в Армении и на Кавказе // *Takhtajania*. 2011. № 1. С. 181–185.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. №3. С. 119–129. [Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A., Tsepkova N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic) // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 9. Iss. 4. P. 384–391. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040124>].
- Эбель А.Л. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Алтайской горной страны // *Turczaninowia*. 2008. Т. 11. № 4. С. 77–85.
- Allen R.G., Pereira L.S., Raes D., Smith M. FAO Irrigation and drainage paper No. 56. Crop Evapotranspiration. Rome, 1998. 300 p.
- Alexander J.M., Lembrechts J.J., Cavieres L.A., Daehler C., Haider S., Kueffer Ch., Liu G., McDougall K., Milbau A., Pauchard A., Rew L.J., Seipel T. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges // *Alpine Botany*. 2016. Vol. 126. P. 89–103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>
- Artemov I., Zykova E. Invasive and potentially invasive plant species in State Nature Biosphere Reserves of the Altai Republic (Russia) // *Acta Biologica Sibirica*. 2019. Vol. 5. P. 73–82. <https://doi.org/10.14258/abs.v5.i4.7059>
- Atwater D.Z., Ervine C., Barney J.N. Climatic niche shifts are common in introduced plants // *Nature Ecology & Evolution*. 2018. Vol. 2(1). P. 34–43. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0396-z>
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia under predicted climate change // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. Article number e00800. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- Barros A., Pickering C.M. Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the Southern Hemisphere // *Mountain Research and Development*. 2014. Vol. 34(1). P. 13–26. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00054.1>
- Becker T., Dietz H., Billeter R., Buschmann H., Edwards P.J. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2005. Vol. 7. P. 173–183.
- Bowen A.K.M., Stevens H.H.M. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 10785–10797. <https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Chefaoui R.M., Assis J., Duarte C.M., Serrão E.A. Large-scale prediction of seagrass distribution integrating landscape metrics and environmental factors: the case of *Cymodocea nodosa* (Mediterranean-Atlantic) // *Estuaries and Coasts*. 2015. Vol. 39. P. 123–137. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9966-y>
- Dai J., Roberts D., Stow D., An L., Hall Sh., Yabiku S., Kyriakidis Ph. Mapping understory invasive plant species with field and remotely sensed data in Chitwan, Nepal // *Remote Sensing of Environment*. 2020. Vol. 250. Article number 112037. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112037>
- Damalas C.A. Distribution, biology, and agricultural importance of *Galinsoga parviflora* (Asteraceae) // *Weed Biology and Management*. 2008. Vol. 8. P. 147–153. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2008.00290.x>
- Dedeke O., Akomolafe G., Fabolude G., Onwusiri K. Predicting the distribution of the invasive species *Hyptis suaveolens* in Nigeria // *European Journal of Environmental Sciences*. 2020. Vol. 10. P. 98–106. <https://doi.org/10.14712/23361964.2020.11>
- Dube T., Mutanga O., Seutloali K., Adelabu S., Shoko C. Water quality monitoring in sub-Saharan African lakes: a review of remote sensing applications // *African Journal of Aquatic Science*. 2015. Vol. 40(1). P. 1–7. <https://doi.org/10.2989/16085914.2015.1014994>
- Duncan R.P., Cassey P., Blackburn T.M. Do climate envelope models transfer? A manipulative test using dung beetle introductions // *Proceedings: Biological Sciences*. 2009. Vol. 276(1661). P. 1449–1457.
- Ebeling S., Welk E., Auge H., Bruelheide H. Predicting the spread of an invasive plant: Combining experiments and ecological niche model // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05470.x>
- El-Shabasy A., Al-Gifri N. Vegetative Anatomy of *Galinsoga parviflora* Cav. (A Newly Recorded Genera in Jazan Region, KSA) // *Journal of Agriculture and Life Sciences*. 2019. Vol. 6. No. 2. P. 42–46. <https://doi.org/10.30845/jals.v6n2p6>

- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudik M., et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography*. 2006. Vol. 29. Iss. 2. P. 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species // *Methods in Ecology and Evolution*. 2010. Vol. 1(4). P. 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- ENVIREM (Environmental rasters for ecological modeling). (Electronic resource) // (<https://envirem.github.io/>). Accessed 11.02.2021.
- Franklin J. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction* (Ecology, Biodiversity and Conservation). New York: Cambridge University Press, 2010. 338 p.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). (Electronic resource) // (<https://www.gbif.org/>). Accessed 22.02.2021.
- Gruber S., Peckham S. Land-surface parameters and objects in hydrology // In book: *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications* / Hengl T., Reuter H.I. (eds). Amsterdam: Elsevier, 2009. P. 121–140. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00007-X](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00007-X)
- Hammer O., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
- Ivany J., Sweet R. Germination, growth, development, and control of *Galinsoga* // *Weed Science*. 2017. Vol. 21. Iss. 1. P. 41–45. <https://doi.org/10.1017/S0043174500031647>
- Jursik M., Soukup J., Holec J., Kohout V. Germination, emergence and dormancy of *Galinsoga ciliata* Blake // *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2002. Vol. 2. P. 205–211.
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17(4). P. 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Komori O., Eguchi Sh. β -Maxent // *Statistical Methods for Imbalanced Data in Ecological and Biological Studies*. 2019. P. 27–33. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55570-4_3
- Levins R. *Evolution in changing environments*. Monographs in population biology, No. 2. New Jersey: Princeton University Press, 1968. 120 p.
- Li L., Huiyu L., Lin Z., Jia J., Liu X. Identifying priority areas for monitoring the invasion of *Solidago canadensis* based on Maxent and Zonation // *Acta Ecologica Sinica*. 2017. Vol. 37(9). P. 3124–3132. <https://doi.org/10.5846/stxb201601260182>
- Liu G., Zhang L.L., Kong B.B., Wei X.H., Zhu Z.H. The population growth dynamic of *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. on Qinling-Bashan Mountain // *Acta Ecologica Sinica*. 2016. Vol. 36. P. 3350–3361. <https://doi.org/10.5846/stxb201506301371>
- Misra J., Pandey H., Tripathi R. Population dynamics and growth of *Galinsoga ciliata* in relation to method of cultivation, crop type and altitude // *Indian Journal of Agricultural Sciences*. 1998. Vol. 68. P. 611–615.
- Moreno-Amat E., Mateo R.G., Nieto-Lugilde D., Morueta-Holme N., Svenning J.-C., García-Amorena I. Impact of model complexity on cross-temporal transferability in Maxent species distribution models: an assessment using paleobotanical data // *Ecological Modelling*. 2015. Vol. 312. P. 308–317. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.035>
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A.T., Falconi M., Contreras-Díaz R.G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. NTBOX: An R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches // *Methods in Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 11. Iss. 10. P. 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Peterson A. Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling // *The Quarterly review of biology*. 2004. Vol. 78. P. 419–33. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. Vol. 335. Article number 1344e1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Pollnac F., Seipel T., Repath Ch., Rew L.J. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem // *Biological Invasions*. 2012. Vol. 14. P. 1753–1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0188-y>
- Qi S.-Y., Duan J.-P., Guo T.-T., Dong J.-J. Seed germination of invasive species *Galinsoga parviflora* under drought stress simulated by PEG // *Chinese Journal of Ecology*. 2014. Vol. 33. P. 1190–1194.
- Qin Z., Zhang J.E., DiTommaso A., Wan R., Wu R.S. Predicting invasions of *Wedelia trilobata* (L.) Hitchc. with Maxent and GARP models // *Journal of plant research*. 2015. Vol. 128. P. 763–775. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0738-3>
- Rai J.P.N., Tripathi R.S. Population regulation of *Galinsoga ciliata* and *G. parviflora* // *Weed Research*. 2006. Vol. 23. P. 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1983.tb00533.x>
- Rai J.P.N., Tripathi R.S. Effects of density and soil nitrogen levels on growth of *Galinsoga quadriradiata* and *G. parviflora* in pure and mixed stands // *Canadian Journal of Botany*. 2011. Vol. 64. P. 2708–2715. <https://doi.org/10.1139/b86-357>
- Riley Sh.J., Degloria S.D., Elliot S.D. A Terrain Ruggedness Index that Quantifies Topographic Heterogeneity // *International Journal of Science*. 1999. Vol. 5. No. 1–4. P. 23–27.
- Rödger D., Engler J.O. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. Vol. 20. Iss. 6. P. 915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>
- Santosa E., Guntoro D., Susila A. Agroecology and Uses of *Galinsoga parviflora* as Indigenous Vegetable in Highland of Kuningan, Banjarnegara and Wonosobo, Indonesia // *Jurnal Agronomi Indonesia*. 2020. Vol. 48. P. 339–347. <https://doi.org/10.24831/jai.v48i3.32800>
- Shabani F., Ahmadi M., Kumar L., Solhjoui F.S., Tehrani M., Shabani F., Kalantar B., Esmacili A. Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenar-

- ios of changes in the number of invasive species in a changing climate // *Ecological Indicators*. 2020. Vol. 116. Article number 106436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106436>
- Schoener T. W. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // *Ecology*. 1968. Vol. 49. P. 704–726.
- Sillero N., Barbosa A.M. Common mistakes in ecological niche models // *International Journal of Geographical Information Science*. 2021. Vol. 35. Iss. 2. P. 213–226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography*. 2018. Vol. 41. Iss. 2. P. 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
- Thakuri S.S., Shrestha P., Deuba M., Shah P., Bhandari O.P., Shrestha S. Potential habitat modeling of water hyacinth in lakes of Nepal using maxent algorithm // *ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*. 2019. Article number IV-5/W2. P. 103–110. <https://doi.org/10.5194/isprs-annals-IV-5-W2-103-2019>
- Wang Y.-S., Xie B.-Y., Wan F.-H., Xiao Q.-M., Dai L.-Y. Application of ecologic niche models in explanation of niche shift of invasive alien species // *Acta Ecologica Sinica*. 2008. Vol. 28. P. 4974–4981.
- Warren D., Glor R., Turelli M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. Vol. 33. P. 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Wood J.R.I. Handbook of the Yemen Flora. Royal Botanic Gardens, Kew. 1997. 434 p.
- Yan H., Feng L., Zhao Y., Feng L., Wu D., Zhu Ch. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 21. Article number e00856. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00856>
- Yang Y.-B., Liu G., Shi X., Zhang W.-G., Cai X.-W., Ren Zh.-L., Yao N.-N., Zhu Zh.-H., Nie H. Where will Invasive Plants Colonize in Response to Climate Change: Predicting the Invasion of *Galinsoga quadriradiata* in China // *International Journal of Environmental Research*. 2018. Vol. 12. P. 929–938. <https://doi.org/10.1007/s41742-018-0146-3>
- Zhang Zh., Chen Y., Jiang X., Zhu P., Zeng Y., Tang T., Li L. Characterization of the complete chloroplast genome sequence of *Galinsoga parviflora* and its phylogenetic implications // *Mitochondrial DNA Part B*. 2019. Vol. 4. Iss. 2. P. 2106–2108. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1623106>
- Zurell D., Engler J. Ecological niche modelling // In book: Effects of Climate Change on Birds / Dunn P.O., Møller A.P. (eds). Oxford: Oxford University Press, 2019. P. 60–73. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824268.001.0001>

ECOLOGICAL NICHE MODELING OF *GALINSOGA RUIZ ET PAV.* SPECIES IN THE NATIVE AND CAUCASIAN PART OF THE INVASIVE RANGES

© 2022 Pshegusov R.H.*, Chadaeva V.A.**

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science,
Nalchik 360051, Russia

*p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

Adaptations of *G. quadriradiata* and *G. parviflora* developed in the tropical climate of the Mexican mountain region determine largely the predicted distribution of the species in the Caucasus. The complex factor of humidity is the main factor determining the potential distribution of *G. quadriradiata* and *G. parviflora* in the Caucasus (82 and 48% of the contribution in the Maxent models). Temperature and orographic ENVIREM predictors also play a significant role in the distribution of *G. parviflora*. The predicted range center of *G. quadriradiata* is located in the humid climate of the Black Sea coast, *G. parviflora* – in the relatively moisture foothill and mid-mountain regions of the Western Caucasus. The lowest probability of finding both species is predicted in the lowland (steppe) regions and in the arid climate of the Eastern Caucasus. The invasive potential of *G. quadriradiata* and *G. parviflora* in the Caucasus is similar: a high degree of overlapping (Schoener's $D = 0.76$) and the same width (Levins' $B = 0.91$ and 0.92) of ecological niches, their visual overlapping in the orthogonal space of the analyzed ecological factors. Differences in the potential spatial distribution of the species in the Caucasus are due to their biological characteristics (greater or lesser sensitivity to water regime and orographic factors).

Key words: *Galinsoga*, ecological niche, invasion, modeling, Caucasus, ENVIREM, Maxent.

КРЕВЕТКА *PALAEEMON MACRODACTYLUS* (DECAPODA, PALAEMONIDAE) В ДЕЛЬТЕ РЕКИ ДОН

© 2022 Статкевич С.В.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011, Российская Федерация
statkevich.svetlana@mail.ru

Поступила в редакцию 05.05.2021. После доработки 03.02.2022. Принята к публикации 15.02.2022

Описаны первые случаи поимки восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива. Первые 9 экземпляров креветки зарегистрированы в августе 2016 г., ещё два – в октябре 2019 г. Половозрелые особи были обнаружены на песчаных и илистых грунтах при солёности воды от 0.58 до 5.0‰. Наличие популяции *P. macrodactylus* в исследуемом регионе существенно расширяет ареал этого вида в Азово-Черноморском бассейне.

Ключевые слова: восточная креветка, *Palaemon macrodactylus*, дельта Дона, Таганрогский залив, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-123-128

Введение

В современном мире инвазивные виды представляют собой одну из основных экологических проблем. Они служат важным компонентом глобальных изменений и входят в число самых серьёзных угроз биоразнообразию водных экосистем [Béguet et al., 2011]. Успешно вселившиеся чужеродные организмы могут размножаться и распространяться в окружающей среде, часто с непредсказуемыми и необратимыми последствиями. Появление новых видов может привести к ухудшению качества воды, распространению паразитов и болезней, в том числе опасных для человека. Как правило, основным вектором интродукции чужеродных видов гидробионтов считается водный транспорт. Именно с балластными водами судов и в составе сообществ обрастаний их корпусов происходит массовый перенос водных организмов [Биологические инвазии..., 2004]. Этот способ при современных темпах интенсификации судоходства создаёт предпосылки для быстрого распространения видов в разные уголки земного шара.

В Азово-Черноморском бассейне в последние десятилетия наблюдается резкий скачок числа зарегистрированных здесь чужеродных видов [Александров, 2015], что во многом связано с особенностями генезиса

водоёма и его невысоким биологическим разнообразием, гидрохимическими характеристиками и нарушенной из-за эвтрофирования устойчивостью его экосистемы.

В связи с вышесказанным весьма актуальным будет сообщение о первом проникновении в дельту Дона и восточную часть Таганрогского залива чужеродного вида – восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902.

Материал и методика

В основу работы легли результаты экспедиционных исследований, выполненных в 2015–2016 и 2019 гг. специалистами Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (ФИЦ ИнБЮМ), в протоках дельты Дона и Таганрогском заливе. Материал был собран в судоходном рукаве Старый Дон, протоке Свиное гирло и восточной части залива (рис. 1). В качестве орудий лова использовались бимтрал (ширина жёсткой рамы 2.0 м, высота – 0.3 м), раколовки и мелкочейные ловушки.

У пойманных экземпляров креветки измеряли общую длину (от острия роострума до конца тельсона), промысловую длину (от заднего края орбиты глаза до конца тельсона) и длину карапакса (от заднего края орбиты глаза до середины спинной части заднего края

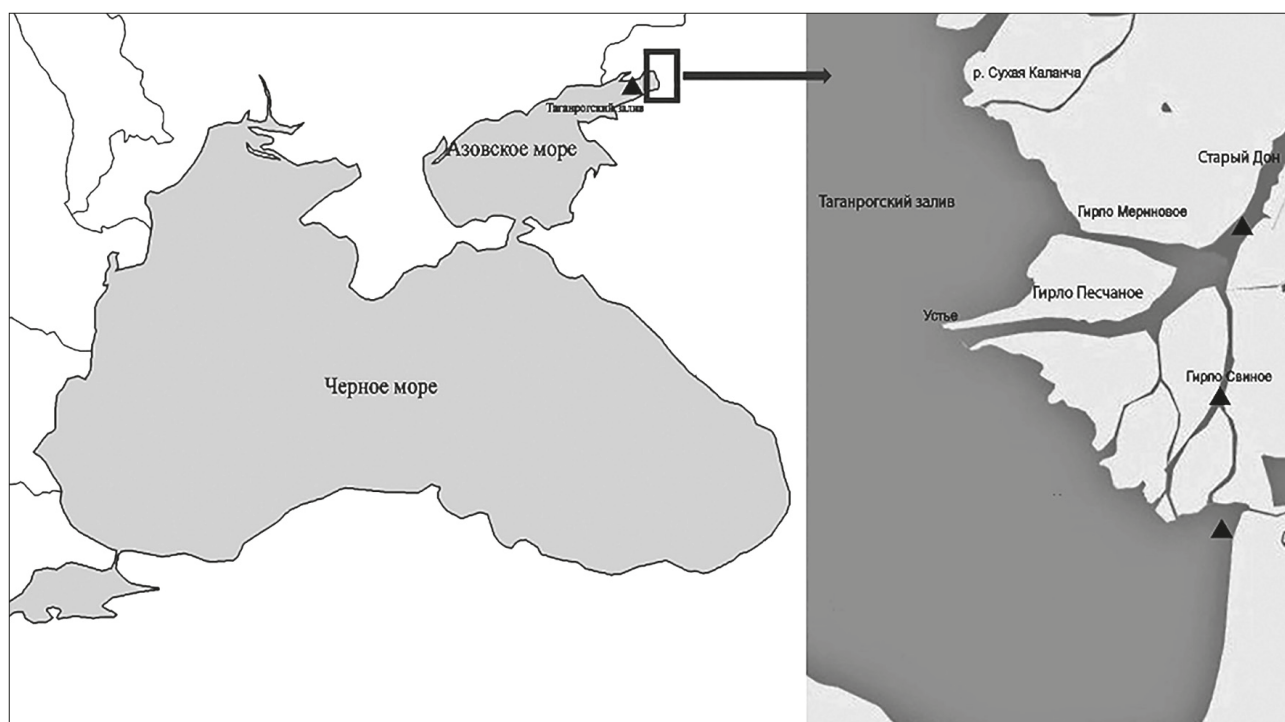


Рис. 1. Места поимки креветок (обозначены треугольным маркером).

карапакса) [Низяев и др., 2006] штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Плодовитость определяли прямым подсчётом яиц в кладе. Стадию эмбрионального развития устанавливали по 5-балльной шкале [Буруковский, 1992]. Собранный материал хранится в 96°-м этаноле в коллекции гидробионтов Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН.

Данные о температуре и солёности воды получены со стационарных гидрометеопостов, расположенных в устье Дона и в приустьевом взморье, а также по показаниям эхолота в местах ловов.

Результаты

Исследованный материал. В августе 2016 г. в дельте Дона были пойманы первые 9 экземпляры креветки (сборщик Статкевич С.В.):

1 самка (TL: 21.1 мм; SL: 17.5 мм; CL: 4.5 мм), судходный рукав Старый Дон, 47°07'02.15" с. ш., 39°19'12.94" в. д.; глубина 6–8 м. Песчаные и илистые грунты. Солёность воды 0.58‰, температура – 27.5 °С.

2 самки (TL: 27.5–51.8 мм; SL: 21.4–40.4 мм; CL: 6.5–12.3 мм) и 3 самца (TL: 34.2–36.9 мм; SL: 27.2–29.9 мм; CL: 7.9–8.4 мм), Свиное гирло, 47°04'40.77" с. ш., 39°18'14.57"

в. д.; глубина 3 м; илистые грунты. Солёность воды 0.61‰, температура – 27.6 °С.

3 самца (TL: 26.3–37.5 мм; SL: 21.3–29.7 мм; CL: 6.2–8.8 мм), Таганровский залив, 47°02'42.87" с. ш., 39°18'13.12" в. д.; глубина 1.1–1.9 м; илисто-песчаные грунты. Солёность воды в момент поимки 0.68‰, температура – 28.0 °С.

В октябре 2019 г. в восточной части Таганрогского залива (47°03'57.59" с. ш., 38°49'18.27" в. д.) пойманы 2 самки (TL: 37.1–66.2 мм; SL: 30.3–52.4 мм; CL: 8.4–16.0 мм), одна из которых с кладкой яиц на плеоподах (2511 яиц на IV стадии развития). Пойманы креветки на глубине 3–4 м; грунт – илисто-песчаный. В момент лова солёность воды около 5.0‰, температура – 17.0 °С. Сборщик Рыжилов М.С.

Описание. Все пойманные особи были определены как восточная креветка *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (рис. 2а). Они полностью соответствовали имеющимся в литературе описаниям данного вида [Smaldon, 1979; Ashelby et al., 2004; d'Udekem d'Acoz et al., 2005; González-Ortegón, Cuesta, 2006; The living marine resources..., 2014]. Характерные признаки: на дорсальной стороне роострума 9–15 зубцов (у собранных креветок – 11–14 зубцов), из них два или три – на карапаксе

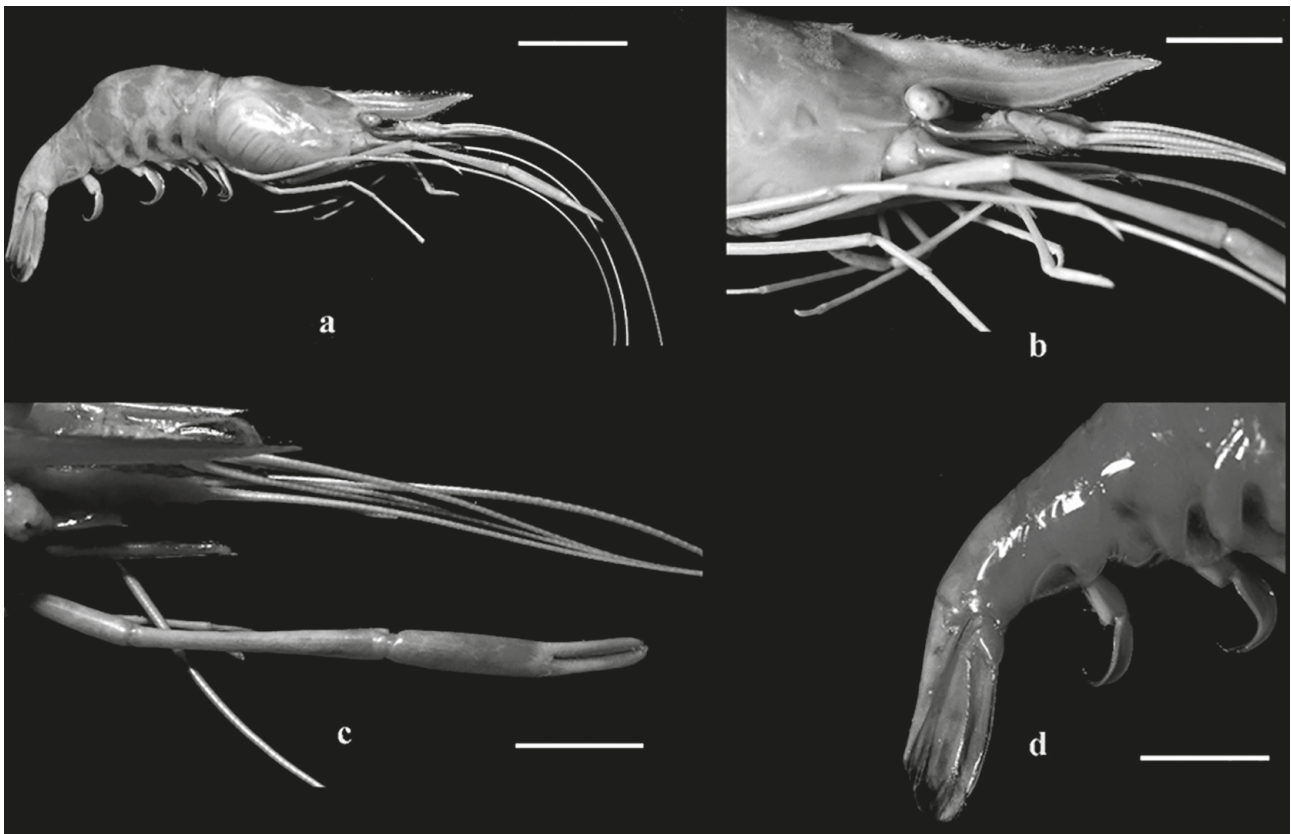


Рис. 2. *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902: a – общий вид; b – роstrум; c – вторая пара переопод; d – шестой сегмент абдомена. Масштабная линейка 10 мм (a), 5 мм (b, c, d).

позади заднего края орбиты глаза; расстояние между первым и вторым зубцами примерно в 1.5–2.0 раза больше, чем между остальными зубцами на роstrуме (рис. 2b). На вентральной стороне роstrума двойной ряд щетинок. Короткая ветвь внешнего жгутика антеннул сращена на 20% длины более длинной ветви. Пальцы клешней второй пары переопод составляют примерно 0.7 длины ладони (рис. 2c). Отсутствует выпуклость над дорсо-латеральным краем шестого сегмента абдомена (рис. 2d). По этим признакам *P. macrodactylus* легко отличается от обитающих в Азовском море *P. adspersus* Rathke, 1837 и *P. elegans* Rathke, 1837 [Тимофеев и др., 2019].

Такой признак, как окраска живой особи, который помогает при первоначальной идентификации вида, в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива бесполезен из-за высокой мутности воды, содержащей от 12.0 до 44.0 г/м³ (а может достигать 116.0 г/м³) взвеси [Клещенков, 2020]. В подобных условиях многим организмам свойственна утрата окраски. Это явление было отмечено также у

креветок данного вида из эстуария Жиронда (эстуарий рек Гаронна и Дордонь, Франция) [Béguyer et al., 2007]. Все исследованные нами особи тоже практически не имели окраски, характерной для этого вида.

Обсуждение

Нативная часть ареала *P. macrodactylus* – воды у северо-западного побережья Тихого океана (Япония, Корея, Тайвань, север Китая и южная часть российского Приморья) [Torres et al., 2012; Vázquez et al., 2013; Евченко и др., 2019; Тимофеев и др., 2019]. Начиная со второй половины XX в., в результате случайной интродукции, произошло расширение ареала *P. macrodactylus* за пределы его природных границ: находки этого вида зарегистрированы у западного и восточного побережья США, у берегов Австралии и Аргентины, у атлантического побережья Европы [Vázquez et al., 2012; Евченко и др., 2019; Тимофеев и др., 2019]; в Северном [d’Udekem d’Acoz et al., 2005] и Средиземном морях [Cuesta et al., 2014].

В Азово-Черноморском бассейне в настоящее время достоверно известно об обнаружении этого вида у берегов Румынии [Micu, Niță, 2009] и Болгарии [Raykov et al., 2010], где существуют хорошо развитые популяции. В 2019 г. в Керченском проливе была обнаружена единственная особь этого вида, самка с яйцами на плеоподах, а также несколько планктонных личинок [Евченко и др., 2019; Тимофеев и др., 2019].

Обнаружение *P. macrodactylus* в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива расширяет ареал этого вида в Азово-Черноморском регионе, сдвигая границу его распространения. Можно вполне обоснованно говорить о существовании постоянной популяции в данном районе, так как находки повторялись как в 2016, так и в 2019 гг., в уловах присутствовали половозрелые самцы и самки, в том числе с яйцами на плеоподах. В пользу этой версии свидетельствуют и поимки в Керченском проливе в 2017–2019 гг. четырёх экземпляров личинок *P. macrodactylus* [Евченко и др., 2019]. Учитывая длительность развития личиночных стадий и гидродинамические особенности данного региона, можно предполагать, что эти личинки принадлежат к уже существующей популяции в Азовском море.

В качестве наиболее вероятного вектора проникновения пойманных экземпляров в район исследования следует считать перенос, как взрослых особей, так и пелагических личинок, с балластными водами судов. Проникновение этого вида возможно как из тех районов Чёрного моря, где ранее были отмечены его локальные популяции, так и из более дальних мест обитания *P. macrodactylus*, прежде всего из Средиземного моря. Подтверждением данного факта служит обнаружение креветки в районах интенсивного судоходства, и в непосредственной близости от трёх крупнейших портов Азовского моря: Таганрогского, Ростовского и морского порта Азова, соединяющих Средиземное море с внутренними водами России.

Появление же *P. macrodactylus* в Азовском море в результате саморасселения маловероятно в связи с особенностями макроциркуляции вод Чёрного моря, которая характеризуется циклоническим движением вод с

главным структурным элементом кольцевым циклоническим течением [Динамические процессы..., 2003].

Успешное вселение *P. macrodactylus* в новые районы Мирового океана, очевидно, обеспечивается его эврибионтностью, способностью вида существовать в широких диапазонах солёности и температуры воды. Кроме этого, свою роль в натурализации вида могли сыграть особенности репродуктивной биологии и продолжительный нерестовый период (с апреля по октябрь) [Béguer et al., 2007; Micu, Niță, 2009].

P. macrodactylus в Азовском море может составить конкуренцию таким местным видам как *P. adspersus*, *P. elegans* и *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), вместе с тем в настоящее время отсутствуют сведения о каком-либо влиянии вида-вселенца на прибрежные экосистемы, возможно, из-за его малочисленности. Потенциально этот вид может представлять интерес как объект локального коммерческого лова.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность ведущему научному сотруднику ЮНЦ РАН Старцеву А.В., организовавшему исследование дельты Дона и Таганрогского залива, а также младшему научному сотруднику ФИЦ ИнБЮМ Рыжилову М.С., предоставившему нам для исследования и идентификации точную креветку. Выражаю глубокую признательность профессору ФГБОУ ВО «КГТУ», д. б. н. Буруковскому Р.Н. за рецензирование статьи и сделанные замечания.

Финансирование работы

Исследования выполнены в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у неё 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 // Наук. зап. терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. биол. 2015. № 3–4 (64). С. 29–32.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Буруковский Р.Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Сборник научных трудов Всеросс. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1992. С. 77–91.
- Динамические процессы береговой зоны моря / Под ред. Р.Д. Косьяна, И.С. Подымова, Н.В. Пыхова. М.: Научный мир, 2003. 320 с.
- 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.
- Клещенков А.В. Межгодовая динамика мутности воды в дельте Дона в условиях сокращения твёрдого стока // Мат. II Междунар. научн. конференции «Закономерности формирования и воздействия опасных явлений и катастроф на прибрежную зону РФ в условиях глобальных климатических и промышленных вызовов («Опасные явления – II»)), Ростов-на-Дону, 6–10 июля 2020 г. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2020. С. 382–386.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клигин А. К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2006. 114 с.
- 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.
- Ashelby C.W., Worsfold T.M., Fransen C.H.J.M. First records of the oriental prawn *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Caridea), an alien species in European waters, with a revised key to British Palaemonidae // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84. P. 1041–1050.
- Béguer M., Girardin M., Boët P. First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde Estuary) // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. P. 132–136.
- Béguer M., Bergé J., Martin J., Martinet J., Pauliac G., Girardin M., Boët P. Presence of *Palaemon macrodactylus* in a European estuary: evidence for a successful invasion of the Gironde (SW France) // Aquatic Invasions. 2011. Vol. 6. P. 301–318.
- d’Udekem d’Acoz C., Faasse M., Dumoulin E., De Blauwe H. Occurrence of the Asia shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, in the Southern Bight of the North Sea, with a key to the Palaemonidae of North-West Europe (Crustacea, Decapoda, Caridea) // Nederlandse Faunistische Mededelingen. 2005. Vol. 22. P. 95–111.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2006. Vol. 86. P. 93–102.
- Cuesta J.A., Bettoso N., Comisso G., Frogliola C., Mazza G., Rinaldi A., Rodriguez A., Scovacicchi T. Record of an established population of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) in the Mediterranean Sea: confirming a prediction // Mediterranean Marine Science. 2014. Vol. 15. P. 569–573.
- Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonidae) from the Black Sea // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4(4). P. 597–604.
- 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.
- Smaldon G. British Coastal Shrimps and Prawns // Synopses of the British Fauna (New Series) (edited by Doris M. Kermeack and R.S.K. Barnes). 1979. Vol. 15. P. 1–126.
- The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. Volume 1: Introduction, crustaceans, chitons, and cephalopods / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N. // FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes, Rome, FAO. 2014. P. 1–663.
- Torres A.P., Dos Santos A., Cuesta A., Carbonell A., Masuti E., Alemany F., Reglero P. First record of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) in the western Mediterranean // Mediterranean Marine Science. 2012. Vol. 13/2. P. 278–282.
- Vázquez M.G., Bas C.C., Spivak E.D. Life history traits of the invasive estuarine shrimp *Palaemon macrodactylus* (Caridea: Palaemonidae) in a marine environment (Mar del Plata, Argentina) // Scientia Marina. 2012. 76(3). P. 507–516.
- Vázquez M.G., Ituarte R.B., Bas C.C., Spivak E.D. Effects of temperature and salinity on the ovarian cycle and the embryonic development of the invasive shrimp *Palaemon macrodactylus* // Journal of Crustacean Biology. 2013. 33(2). P. 218–223.

PRAWN *PALAEEMON MACRODACTYLUS* (DECAPODA, PALAEMONIDAE) IN THE DON RIVER DELTA

© 2022 Statkevich S.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russian Federation,
statkevich.svetlana@mail.ru

The first cases of the oriental prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 capture in the Don delta and the eastern part of the Taganrog Bay are described. The first 9 prawns were registered in August 2016, and 2 more prawns were registered in October 2019. Sexually mature specimens were found on sandy and silty soils with water salinity from 0.58 to 5.0‰. The presence of a stable population of *P. macrodactylus* in the investigated region substantially extends the range of this species in the Azov-Black Sea basin.

Key words: oriental prawn, *Palaemon macrodactylus*, Don delta, Taganrog Bay, naturalization.

ПЕРЕНОС МИГРИРУЮЩИМИ ПТИЦАМИ НА ЮГ РОССИИ КЛЕЩЕЙ *HYALOMMA RUFIPES* KOCH, 1844 – ПЕРЕНОСЧИКОВ ВИРУСА КОНГО-КРЫМСКОЙ ГЕМОРРАГИЧЕСКОЙ ЛИХОРАДКИ: ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

© 2022 Цапко Н.В.

ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,
Ставрополь 355090, Россия
capko-1982@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.11.2020. После доработки 12.01.2022. Принята к публикации 04.02.2022

Иксодовый клещ *Hyalomma rufipes* Koch, 1844 – основной переносчик вируса Конго-Крымской геморрагической лихорадки в странах южной и восточной Африки. При весенних миграциях птиц преимагинальные фазы этого вида переносятся за пределы ареала паразита и их периодически находят в различных странах Европы. Несмотря на то, что личинки и нимфы *H. rufipes* встречаются на перелётных птицах регулярно, находки взрослых клещей в Европе единичны. В июне 2018 г. на севере Ставропольского края один самец *H. rufipes* с типичными для вида признаками был обнаружен на корове. До этого единичные регистрации этого вида были известны на территории Астраханской области, Дагестана и Ставропольского края в середине прошлого века.

Ключевые слова: *Hyalomma rufipes*, Конго-Крымская геморрагическая лихорадка, перелётные птицы, распространение, Россия, Северный Кавказ.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-129-135

Введение

Ввиду относительной малоподвижности иксодовые клещи имеют ограниченные возможности к самостоятельному расселению. В природе данный процесс регулируется в основном территориальными перемещениями основных хозяев (млекопитающих, птиц, реже рептилий) различных видов иксодид, в результате чего происходит дисперсия паразитов. Птицы в этом плане относятся к наиболее эффективным транспортировщикам иксодовых клещей и связанных с ними болезнетворных микроорганизмов. На весенних и осенних миграциях перелётные птицы участвуют в трансконтинентальном переносе клещей, в том числе, через такие географические барьеры, как океаны, континенты, пустыни и горы [Hoogstraal et al., 1961]. Данный факт имеет большое значение в эпидемиологии, так как давно установлено, что вместе с клещами птицами переносятся ассоциированные с паразитами возбудители различных заболеваний как человека, так и животных. По материалам исследований иксодовых кле-

щей, паразитирующих на птицах на Северном Кавказе, установлено, что из 38 видов иксодид, отмеченных в пределах региона, облигатными паразитами птиц являются только 4 вида. А наиболее тесные трофические связи с птицами установлены для 12 видов иксодид, рассматриваемой территории [Золотарёв, 1956; Гусев и др., 1961; Ганиев, 1979; Цапко, 2017]. При этом самым обычным и широко распространённым паразитом птиц является клещ *Hyalomma marginatum* Koch, 1844. Неполовозрелые стадии этого вида найдены на более чем 50 видах птиц в пределах Северного Кавказа.

Согласно современным представлениям [Sands et al., 2017], род *Hyalomma* Koch, 1844 насчитывает 27 видов, населяющих сухостепные и полупустынные ландшафты от Южной Европы и всей территории Африки до Восточной Азии. *Hyalomma rufipes* Koch, 1844 – один из широко распространённых на Африканском континенте видов рода *Hyalomma*, долгое время рассматривался в рамках подвида полиморфного вида *H. marginatum* Koch,

1844. В отечественной литературе *H. rufipes* упоминался как *H. plumbeum impressum* (*H. marginatum impressum*) [Померанцев, 1950]. В настоящее время этот таксон рассматривают как самостоятельный вид, обладающий чёткими морфологическими и экологическими критериями. Наряду с *H. rufipes* в группу видов *H. marginatum* входят также *H. marginatum sensu stricto*, *H. turanicum* Pomerantzev, 1946, *H. isaaci* Sharif, 1928 и *H. glabrum* Delpy, 1949 [Sands et al., 2017]. Естественный ареал *H. rufipes* занимает большую часть Африки к югу от Сахары, Египет, а также Аравийский полуостров [Hoogstraal et al., 1961; Aranaskevich, Horak, 2008]. Регулярные находки личинок, нимф и реже взрослых клещей вне этой территории, очевидно, являются следствием переноса паразитов мигрирующими птицами. Хотя в некоторых странах Передней Азии (Турция, Иран) в настоящее время, вероятно, происходит натурализация вида, о чём свидетельствуют частые и регулярные находки взрослых особей *H. rufipes* [Bakirci et al., 2011; Hosseini-Chegeni et al., 2013, 2015].

Клещи группы *H. marginatum* являются двуххозяинными паразитами. Личинки и нимфы питаются на одной особи хозяина, которую покидают после насыщения нимфы. Данный тип паразитирования определяет длительность пребывания (до 25 дней) преимагинальных фаз на птицах, что способствует переносу паразитов мигрирующими птицами на далёкие расстояния. Подтверждением последнего служат регулярные находки весной в разных странах Европы личинок и нимф *H. rufipes* на птицах, мигрирующих с Африканского континента [Zeller et al., 1994; Hasle et al., 2009; Jameson et al., 2012; Capek et al., 2014]. Помимо простого расселения напавшихся нимф происходит также вынос инфицированных паразитов за пределы очага инфекции [Lindeborg et al., 2012; Wallmenius et al., 2014; Hoffman et al., 2018], что влечёт за собой определённые эпидемические риски. Общеизвестно, что клещи рода *Hyalomma* являются переносчиками возбудителей целого ряда вирусных и бактериальных инфекций, среди которых особое место занимает Крымская геморрагическая лихорадка (КГЛ).

Несколько видов рода *Hyalomma* являются основными переносчиками и резервуарами вируса Конго-Крымской геморрагической лихорадки (ККГЛ) в очагах инфекции на территории от Южной Африки до Европы и Центральной Азии. На юге России Крымской геморрагической лихорадкой с 1999 по 2019 г. заболел уже 2331 человек, из которых 93 умерло.

Целью работы является оценка эпидемиологических рисков, связанных с переносом птицами на территорию России иксодовых клещей *H. rufipes* – переносчиков и резервуаров вируса ККГЛ.

Материал и методика

Сбор иксодовых клещей проводили в рамках мониторинга их заражённости вирусом ККГЛ с крупного (КРС) и мелкого рогатого скота (МРС) частного сектора в с. Дивное Апанасенковского района Ставропольского края с 2012 по 2019 г. (в мае, июне и июле). За этот период с домашних животных был собран 3251 экземпляр взрослых клещей *H. marginatum*. Помимо этого, в июле 2015 г. 6 клещей *H. marginatum* были сняты с зайца русака *Lepus europaeus*. Единственный самец *H. rufipes* был снят с коровы вместе с несколькими экземплярами *H. marginatum* в точке с координатами 45.902959° с. ш., 43.367795° в. д.

Помимо этого, проведён анализ сборов иксодовых клещей, хранящихся в коллекции Ставропольского противочумного института. Выявлено несколько новых точек находок личинок и нимф этого вида на юге России, сделанных с пролётных птиц во время весенних миграций. Диагностика собранных клещей проводилась по морфологическим критериям, описанным в работе Aranaskevich и Horak [2008].

Результаты

Представители рода *Hyalomma* являются доминирующими видами иксодид в степных и полупустынных ландшафтах юга России. Среди собранных нами в Апанасенковском районе взрослых клещей на долю представителей рода *Hyalomma* приходилось 97%. Всего с домашних копытных в описываемом ре-



Рис. 1. Самец *Hyalomma rufipes*. Дорсальная сторона.

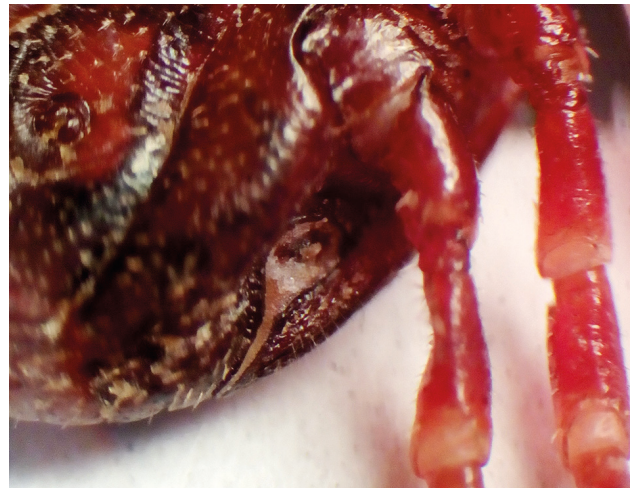


Рис. 2. Самец *Hyalomma rufipes*. Перитрема.

гионе было собрано 3251 экз. *H. marginatum* (97%), 10 экз. *H. scupense* Schulze, 1919 (0.5%) и 85 экз. *Rhipicephalus rossicus* Yakimov and Kol-Yakimova, 1911 (2.5%).

Самец *H. rufipes* был снят с коровы 27 июня 2018 г. К основным диагностическим признакам самцов этого вида, отличающих

его от других близких видов комплекса *H. marginatum*, относится густая и равномерная пунктировка на тёмном конскутуме, очень узкий и удлинённый отросток перитремы с многочисленными щетинками вокруг неё, отсутствие продольных полос эмалевого пигмента на лапах (рис. 1 и 2).

Таблица. Места находок нимф и личинок *H. rufipes*, собранных с птиц на Северном Кавказе и в Закавказье во время весенней миграции (по материалам коллекции Ставропольского противочумного института).

Хозяин	Место сбора	Дата	Кол-во клещей
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i>	Калмыкия, окр. г. Элисты	17.05.1954 г.	1 L
Конёк ? <i>Anthus sp.</i>	Калмыкия, окр. г. Элисты	15.05.1954 г.	3 N
Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i>	Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Шамхал-Янгиюрт	28.04.1957 г.	1 N
Полевой конёк <i>Anthus campestris</i>	Дагестан, Кумторкалинский р-н, Алмало-Прорва	11.05.1957 г.	1 N
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i>	Дагестан, Кумторкалинский р-н, Алмало-Прорва	11.05.1957 г.	1 L
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i>	Дагестан, Бабаюртовский р-н, Львовские хутора	09.04.1957 г.	1 N
Обыкновенный жулан <i>Lanius collurio</i>	Дагестан, Буйнакский р-н	07.05.1957 г.	3 N
Обыкновенный жулан <i>Lanius collurio</i>	Грузия, Эльдарская степь	15.05.1956 г.	2 N
Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i>	Азербайджан, приморье, р. Пирсагат	02.05.1954 г.	3 N
Черноголовая овсянка <i>Emberiza melanocephala</i>	Азербайджан, Лерикский р-н	08.05.1958 г.	1 N
Обыкновенный жулан <i>Lanius collurio</i>	Азербайджан, Лерикский р-н	11.05.1958 г.	2 N
Обыкновенная иволга <i>Oriolus oriolus</i>	Азербайджан, Лерикский р-н	13.05.1958 г.	1 N

Вероятнее всего, напитавшаяся нимфа отпала от птицы в конце весны этого года и спустя некоторое время перелиняла во взрослого клеща. По данным Хогстрала с соавторами [Hoogstraal et al., 1961], процесс метаморфоза нимф *H. rufipes*, снятых с мигрирующих птиц, занимает от 37 до 46 дней (как исключение до 2 месяцев), что, видимо, зависит от степени насыщения нимфы и некоторых абиотических факторов. Так, к примеру, одна нимфа, снятая с козодоя *Caprimulgus europaeus* в г. Ставрополе 21.05.1949 г., через 35 дней (25.06) перелиняла в самку *H. rufipes* [Резник, 1950].

Анализ коллекции иксодовых клещей, хранящихся в Ставропольском противочумном институте, показал, что во время весенней миграции неполовозрелые *H. rufipes* в сборах с пролётных птиц встречались довольно часто (таблица). Особенно это характерно для территорий, прилежащих к западному побережью Каспийского моря (прибрежные территории Дагестана и Азербайджана), где располагается один из миграционных коридоров птиц.

Принимая во внимание большое морфологическое сходство нимф *H. rufipes* с *H. turanicum*, возможность инвазии неполовозрелых фаз последнего вида также нельзя исключать. Особенно учитывая, что оба вида симпатрично обитают в некоторых местах на севере Африке и Аравийском полуострове [Apanaskevich, Horak, 2008].

Обсуждение

Жизненный цикл и трофические связи всех видов комплекса *H. marginatum* довольно сходны и сводятся к тому, что взрослые клещи паразитируют на крупных копытных, а неполовозрелые фазы на птицах, зайцах и ежах. Различия сводятся лишь в сроках появления личинок. Значительная часть литературы по экологии клещей группы *H. marginatum* базируется на изучении взрослых клещей, в то время как информация о сроках появления и сезонной активности преимагинальных фаз различных видов комплекса *H. marginatum* практически отсутствует. Достаточно обстоятельно изучен этот вопрос только для вида *H. marginatum* в российской части аре-

ала [Емельянова, 2006]. В Северной Африке первые личинки *H. marginatum* появляются в мае [Walker et al., 2003]. Несколько позже (в июне) появляются личинки у видов (*H. marginatum*, *H. turanicum*), населяющих юг Европы, Малую и Среднюю Азию [Ганиев, 1979; Емельянова, 2006]. Данные о времени появления личинок у видов, населяющих Африку (*H. rufipes*, *H. glabrum*) довольно скудны. В Египте с пролётных птиц личинок и нимф *H. rufipes* [Hoogstraal et al., 1961] снимали с первой половины марта. В Южной Африке личинки начинают встречаться на растительности с июля и вплоть до декабря [Horak et al., 2018].

Исследование мигрирующих весной птиц в Египте показало, что они заражены практически исключительно неполовозрелыми *H. rufipes* [Hoogstraal et al., 1961], а первые личинки и нимфы отмечены на птицах уже с первой половины марта. Подавляющее большинство видов птиц, на которых они были найдены, проводят зиму в Африке южнее Сахары, то есть в пределах ареала *H. rufipes*. Все находки личинок и нимф *H. rufipes* на птицах в Европе приходится на конец апреля – начало мая [Резник, 1950; Zeller et al., 1994; Hasle et al., 2009; Jameson et al., 2012; Capek et al., 2014]. Это время массовой миграции птиц с африканских зимовок, где они контактируют с *H. rufipes*. При этом доля заражённых клещами птиц в отловах составляет от 3 до 5% [Hoogstraal et al., 1961; Jameson et al., 2012; Wallmenius et al., 2014]. И среди всех иксодид на долю личинок и нимф *H. marginatum* комплекса приходится до 90% и более [Hoogstraal et al., 1961; Hoffman et al., 2018]. Учитывая, что ежегодно несколько миллиардов птиц возвращаются из Африки на места гнездования в Европу и Азию, нетрудно оценить какое количество нимф *H. rufipes* они переносят.

Личинки или нимфы *H. marginatum* комплекса были зарегистрированы на весенних мигрантах во многих странах Европы от Средиземноморья на юге до Скандинавии на севере [Zeller et al., 1994; Papadopoulos et al., 2002; Hasle et al., 2009; Jameson et al., 2012; Lindeborg et al., 2012; Capek et al., 2014; Hoffman et al., 2018], в то время как находки взрослых *H. rufipes* в Европе единичны и пока

известны только из Испании [Ruiz-Fons et al., 2006], Германии [Chitimia-Dobler et al., 2016], Нидерландов [Nijhof et al., 2007] и Венгрии [Hornok, Horvath, 2012].

Данные о регистрациях этого вида в пределах стран бывшего СССР ограничиваются упоминаниями о единичных находках взрослых клещей. Периодически одиночные взрослые *H. rufipes* отмечались в некоторых регионах юга России: Дагестан [Золотарёв, 1956; Ганиев, 1979], Ставропольский край [Резник, 1950], Астраханская обл. [Померанцев, 1950]. На территории прилежащих стран известны находки из Украины, Азербайджана, Казахстана [Померанцев, Матикашвили, 1940; Аранаскевич, Horak, 2008]. Несмотря на единичные факты находок взрослых клещей *H. rufipes*, очевидно, что такие инвазии носят регулярный характер.

Косвенным подтверждением этого является обнаружение на востоке Ставропольского края генотипа вируса ККГЛ, характерного для Африканского континента [Волынкина и др., 2017; Онищенко и др., 2018]. Генотип вируса Африка-3 выявлен в пробе сыворотки крови больной КГЛ в 2013 г. Инфицирование больной произошло при укусе клещом на приусадебном участке [Онищенко и др., 2018]. По всей вероятности, человек был укушен клещом *H. rufipes*, занесённым сюда мигрирующими птицами. Это единственный случай выявления данного генотипа в очаге КГЛ на юге России. Все остальные исследованные штаммы относятся к генотипу Европа-1 и несколько к генотипу Европа-3 [Онищенко и др., 2018].

В настоящее время это единственный случай выявления данного генотипа вируса в крови человека в Европе. До этого генотип Африка-3 вируса ККГЛ был выявлен в нимфах *H. rufipes*, снятых в апреле 2009 г. с красноголового сорокопуга *Lanius senator* на юге Греции [Lindeborg et al., 2012]. Чужеродный характер имеет также генотип вируса ККГЛ, выделенный от клещей *H. lusitanicum* Koch, 1844 в Испании в 2010 г. В данном случае генетическая последовательность оказалась на 98% сходна со штаммами вируса, циркулирующего в Мавритании и Сенегале [Estrada-Pena et al., 2012].

Помимо этого, на территории Казахстана у клещей *H. asiaticum* был выявлен штамм вируса филогенетически близкий штаммам из Южной Африки и Нигерии [Серёгин и др., 2007]. Авторы предполагают, что его появление на данной территории также связано с трансконтинентальными перелётами птиц.

Заключение

Единичные находки взрослых клещей *H. rufipes* не сопоставимы с регулярными находками неполовозрелых фаз этого вида, переносимых птицами на территорию Европы во время весенней миграции. Возможно, это говорит о том, что климатические условия на большей части Европы находятся вне зоны оптимума этого вида, что и препятствует образованию устойчивых природных популяций *H. rufipes* в европейских странах. Однако имеющиеся данные о ландшафтно-биотопическом размещении клещей в исконной части ареала говорят о том, что температура не является ограничивающим фактором в распространении *H. rufipes*. На юге Африки эти клещи населяют как высокогорья, где морозный период длится до 4 месяцев, так и низменные полупустынные ландшафты с продолжительными засухами. Неблагоприятны для этого паразита только территории с высокой влажностью [Hoogstraal et al., 1961]. Тем не менее, находки взрослых клещей далеко к северу от естественного ареала, говорят о том, что отпавшие от птиц нимфы успешно линяют и прикрепляются к прокормителю, в том числе и человеку, о чем свидетельствует описанный выше случай выявления вируса ККГЛ генотипа Африка-3 в крови заболевшего КГЛ на юге России. Это ещё раз подтверждает эпидемиологическую значимость клещей, переносимых птицами из тропических и субтропических регионов Африки, что говорит о необходимости непрерывного мониторинга фауны и населения этих паразитов на эндемичных по различным заболеваниям территориях. Помимо этого, для понимания масштабов инвазии клещей птицами необходимо дополнительное изучение пролётных птиц на весенних миграциях вдоль основных миграционных коридоров на юге России. Анализ

коллекционного материала показал, что неполовозрелые клещи *H. marginatum* комплекса регулярно встречаются на птицах, возвращающихся с зимовок.

Финансирование работы

Исследование проведено в рамках плановой работы.

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

- Ганиев И.М. Клещи – паразиты и переносчики болезней животных. Махачкала: Дагестанское книжное издательство, 1979. 78 с.
- Гусев В.М., Бедный С.Н., Гусева А.А., Лабунец Н.Ф., Бакеев Н.Н. Экологические группы птиц Кавказа и их роль в жизни клещей и блох // Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, 1961. Вып. 5. С. 217–267.
- Волынкина А.С., Лисицкая Я.В., Котенев Е.С., Писаренко С.В., Куличенко А.Н. Генетическое разнообразие и эволюция вируса Крымской-Конго геморрагической лихорадки на Юге России // Молекулярная диагностика 2017: Сб. тр. IX Всерос. науч.-практ. конф. с международ. участием: В 2 т. / Под ред. В.И. Покровского. Т. 1. М.; Тамбов: Юлис, 2017. С. 301–302.
- Емельянова И.Н. Иксодовые клещи рода *Hyalomma* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae) Центрального Предкавказья и сопредельных территорий (распространение, экология, роль в природном очаге Крымской геморрагической лихорадки): Дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2006. 143 с.
- Золотарёв Н.А. Фауна клещей домашних животных Дагестана и значение их в эпизоотологии гемоспоридиозов // Труды института животноводства АН СССР. Махачкала, 1956. Вып. 3. С. 12–19.
- Онищенко Г.Г., Куличенко А.Н., Малецкая О.В., Василенко Н.Ф., Манин Е.А., Волынкина А.С., Прислегина Д.А., Семенко О.В. Крымская геморрагическая лихорадка. Воронеж, 2018. 288 с.
- Померанцев Б.И. Иксодовые клещи (Ixodidae) // Фауна СССР. Паукообразные. Л.: Изд. АН СССР, 1950. 224 с.
- Померанцев Б.И., Матикашвили Н.В. Эколого-фаунистический очерк клещей Ixodidae (Acarina) Закавказья // Паразитологический сборник. 1940. Т. 7. С. 100–133.
- Резник П.А. Зоогеографические заметки (пастбищные клещи семейства Ixodidae) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1950. Т. 19, вып. 6. С. 525–526.
- Серёгин С.В., Петрова И.Д., Вышемирский О.И. и соавт. Изучение генетической вариативности штаммов вируса Крымской-Конго геморрагической лихорадки, циркулирующих в России и странах Средней Азии // Арбовирусы и арбовирусные инфекции: Мат. расширенного пленума проблемной комиссии «Арбовирусы» и научно-практ. конф. «Арбовирусы и арбовирусные инфекции». Астрахань, М., 2007. С. 52–56.
- Цапко Н.В. Иксодовые клещи (Acari, Ixodidae) Северного Кавказа: видовое разнообразие, паразито-хозяйственные отношения // Паразитология. 2017. Вып. 2. С. 104–120.
- Apanaskevich D.A., Horak I.G. The genus *Hyalomma* Koch, 1844: V. Re-evaluation of the taxonomic rank of taxa comprising the *H. (Euhyalomma) marginatum* Koch complex of species (Acari: Ixodidae) with redescription of all parasitic stages and notes on biology // Int. J. Acarol. 2008. Vol. 34. P. 13–42.
- Bakirci S., Sarali H., Aydin L., Latif A., Eren H., Karagenc T. *Hyalomma rufipes* (Koch, 1844) infesting cattle in the West Aegean region of Turkey // Turk. J. Anim. Sci. 2011. Vol. 35. No. 5. P. 359–363.
- Capek M., Literak I., Kocianova E., Sychra O., Najer T., Trnka A., Kverek P. Ticks of the *Hyalomma marginatum* complex transported by migratory birds into Central Europe // Ticks Tick Borne Dis. 2014. Vol. 5. P. 489–493.
- Chitimia-Dobler L., Nava S., Bestehorn M., Dobier G., Wölfel S. First detection of *Hyalomma rufipes* in Germany // Ticks Tick-borne Dis. 2016. Vol. 7. P. 1135–1138.
- Estrada-Pena A., Palomar A.N., Santibanez P., Sanchez N., Habela M.A., Portillo A., et al. Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in ticks, southwestern Europe, 2010 // Emerg Infect Dis. 2012. Vol. 18. P. 179–80. <http://dx.doi.org/10.3201/eid1801.111040>
- Hasle G., Bjune G., Edvardsen E., Jakobsen C., Linnehol B., Røer J.E., Mehl R., Røed K.H., Pedersen J., Leinaas H.L. Transport of ticks by migratory passerine birds to Norway // J. Parasitol. 2009. Vol. 95. P. 1342–1351.
- Hoffman T., Lindeborg M., Barboutis C., Erciyas-Yavuz K., Evander M., Fransson T., Figuerola J., Jaenson T., Kiat Y., Lindgren P., Lundkvist A., Mohamed N., Moutailler S., Nystrom F., Olsen B., Salaneck E. Alkhurma Hemorrhagic Fever Virus RNA in *Hyalomma rufipes* ticks infesting migratory birds, Europe and Asia Minor // Emerging infectious diseases. 2018. Vol. 5. P. 879–882.
- Hoogstraal H., Kaiser M.N., Traylor M.A., Gaber S., Guindy E. Ticks (Ixodidae) on birds migrating from Africa to Europe and Asia // Bull World Health Organ. 1961. Vol. 24. P. 197–212.
- Horak I.G., Heyne H., Williams R., Gallivan G.J., Spickett A., Bezuidenhout J.D., Estrada-Peña A. The ixodid ticks (Acari: Ixodidae) of southern Africa. Springer, Cham, 2018. 676 pp.
- Hornok S., Horvath G. First report of adult *Hyalomma marginatum rufipes* (vector of Crimean-Congo haemor-

- rhagic fever virus on cattle under a continental climate in Hungary // *Parasites Vectors*. 2012. Vol. 5. P. 170.
- Hosseini-Chegeni A., Hosseini R., Tavakoli M., Telmadarraiy Z., Abdigoudarzi M. The Iranian *Hyalomma* (Acari: Ixodidae) with a key to the identification of male species // *Persian Journal of Acarology*. 2013. Vol. 2. P. 503–529.
- Hosseini-Chegeni A., Hosseini R., Abdigoudarzi M., Telmadarraiy Z. & Tavakoli M. An additional records of *Hyalomma marginatum rufipes* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae) in southwestern and southern Iran with a molecular evidence // *Iranian Journal of Animal Biosystematics*. 2015. Vol. 11. No. 1. P. 79–89.
- Jameson L.J., Morgan P.J., Medlock J.M., Watola G., Vaux A.G.C. Importation of *Hyalomma marginatum*, vector of Crimean-Congo haemorrhagic fever virus, into United Kingdom by migratory birds // *Ticks Tick Borne Dis*. 2012. Vol. 3. P. 95–99.
- Lindeborg M., Barboutis C., Ehrenborg C., Fransson T., Jaenson T.G.T., Lindgren P-E., et al. Migratory Birds, Ticks, and Crimean-Congo Hemorrhagic Fever Virus // *Emerg Infect Dis*. 2012. Vol. 18. P. 2095–2097.
- Nijhof A.M., Bodaan C., Postigo M., Nieuwenhuijs H., Opsteegh M., Fransses L., Jebbink F., Jongejan F. Ticks and associated pathogens collected from domestic animals in the Netherlands // *Vector Borne Zoonotic Dis*. 2007. Vol. 7. P. 585–595.
- Papadopoulos B., Humair P.F., Aeschlimann A., Vaucher C., Büttiker W. Ticks on birds in Switzerland // *Acarologia*. 2002. Vol. 42. P. 3–19.
- Ruiz-Fons F., Fernández-de-Mera I.G., Acevedo P., Höfle U., Vicente J., de laFuente J., Gortazár C. Ixodid ticks parasitizing Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and European wild boar (*Sus scrofa*) from Spain: geographical and temporal distribution // *Vet. Parasitol*. 2006. Vol. 140. P. 133–142.
- Sands A.F., Apanaskevich D.A., Matthee S., Horak I.G., Harrison A., Karim S., Mohammad M.K., Mumcuoglu K.Y., Rajakaruna R.S., Santos-Silva M.M. & Matthee C.A. Effects of tectonics and large scale climatic changes on the evolutionary history of *Hyalomma* ticks // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2017. Vol. 114. P. 153–165.
- Walker A.R., Bouattour A., Camicas J.-L., Estrada-Peña A., Horak I., Latif A., Pegram R. and Preston P. Ticks of Domestic Animals in Africa. A Guide to Identification of Species. University of Edinburgh, 2003. 221 pp.
- Wallmenius K., Barboutis C., Fransson T., Jaenson T.G., Lindgren P.E., Nystrom F., Olsen B., Salaneck E., Nilsson K. Spotted fever *Rickettsia* species in *Hyalomma* and *Ixodes* ticks infesting migratory birds in the European Mediterranean area // *Parasites Vector*. 2014. Vol. 7. P. 318.
- Zeller G.H., Cornet J.P., Camicas J.L. Experimental transmission of Crimean Congo Hemorrhagic Fever virus by west African wild ground-feeding birds to *Hyalomma marginatum rufipes* ticks // *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 1994. Vol. 50. P. 676–681.

THE TICKS *HYALOMMA RUFIPES* KOCH, 1844 IMPORTATION BY MIGRATORY BIRDS TO THE SOUTH OF RUSSIA – VECTORS OF CRIMEAN-CONGO HAEMORRHAGIC FEVER VIRUS: EPIDEMIOLOGICAL ASPECT

© 2022 Tsapko N.V.

Stavropol Anti-Plague Institute, Stavropol 355090, Russian Federation
capko-1982@yandex.ru

Hyalomma rufipes Koch, 1844 (Acari, Ixodidae) is the main vector of the Crimean-Congo haemorrhagic fever (CCHF) virus in southern and eastern Africa. In the spring migrations of birds, immature stages of this species are carried out beyond the range of the parasite and are often found in various countries of Europe. Finds of adult ticks in Europe are single. In June 2018, in the north of the Stavropol Territory, one male of *H. rufipes* with characteristic features was removed from a cow. Prior to this, single registrations of this species were known on the territory of the Astrakhan Region, Dagestan and the Stavropol Territory in the middle of the last century.

Keywords: *Hyalomma rufipes*; Crimean-Congo haemorrhagic fever; migratory birds; distribution; Russia; North Caucasus.