

ISSN 1996–1499

2022 №2



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>Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ И АБОРИГЕННЫЕ ДОМИНАНТЫ ОКАЗЫВАЮТ СХОДНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО СИНАНТРОПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА	2
<i>Ермолаев И.В.</i> ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA) КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ <i>CAMERARIA OHRIDELLA</i> DESCHKA & DIMIĆ, 1986 (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)	18
<i>Интересова Е.А., Романов В.И., Давлетишина Г.И., Фёдорова В.С., Трифонов В.А.</i> РАСПИРЕНИЕ АРЕАЛА ВЬЮНА НИКОЛЬСКОГО <i>MISGURNUS NIKOLSKYI</i> (COBITIDAE) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	38
<i>Калашиян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А.</i> ВОСТОЧНОАЗИАТСКИЙ МРАМОРНЫЙ КЛОП <i>HALYOMORPHA HALYS</i> (STÅL, 1855) (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) ПРОНИК В АРМЕНИЮ	43
<i>Коузов С.А., Зайнагутдинова Э.М., Кравчук А.В., Абакумов Е.В.</i> СОВРЕМЕННЫЙ СТАТУС ЧЕГРАВЫ <i>HYDROPROGNE CASPIA</i> В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И НОВЫЕ МЕСТА РАЗМНОЖЕНИЯ ВИДА В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА	49
<i>Мельникова А.В., Гвоздарева М.А.</i> НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА <i>THEODOXUS PALLASI</i> LINDHOLM, 1924 (MOLLUSCA, GASTROPODA) В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	59
<i>Островский А.М.</i> <i>ATTAGENUS BRUNNEUS</i> FALDERMANN, 1835 (COLEOPTERA: DERMESTIDAE) – НОВЫЙ ИНВАЗИВНЫЙ ВИД ЖУКОВ-КОЖЕЕДОВ В ФАУНЕ БЕЛАРУСИ	65
<i>Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Кловиткин А.А., Артемьев В.А., Вазюля С.В., Буренков В.И.</i> ДИАТОМОВЫЕ ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ОСЕННЕМ ФИТОПЛАНКТОНЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ: РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ПОЛЕ СОЛЁНОСТИ	68
<i>Рубан Г.И., Сафаралиев И.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.</i> МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ СЕВРЮГИ (<i>ACIPENSER STELLATUS</i> PALLAS, 1771) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА (1992–2006) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД	83
<i>Файвуш Г.М., Алексанян А.С., Оганнисян Р.И.</i> ВЕКТОРЫ ИНВАЗИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В АРМЕНИИ	96
<i>Финенко Г.А., Дацык Н.А., Загородняя Ю.А., Аннинский Б.Е.</i> ПОПУЛЯЦИЯ ГРЕБНЕВИКА <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> A. AGASSIZ, 1865 И ЕГО ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЗООПЛАНКТОН В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ В ИЮЛЕ – АВГУСТЕ 2017 г.	107
<i>Шоренко К.И., Голуб В.Б., Николаева А.М.</i> ОЧАГ МАССОВОГО СКОПЛЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО ВИДА ДУБОВАЯ КРУЖЕВНИЦА, <i>CORYTHUCHA ARCUATA</i> (SAY, 1832) (HEMIPTERA: HETEROPTERA: TINGIDAE), НА ПЛАТО АЙ-ПЕТРИ (КРЫМ)	124
<i>Юрахно В.М., Слынько Е.Е., Слынько Ю.В.</i> О НАХОДКЕ ПАРАЗИТОВ <i>KUDOVA NOVA</i> И <i>KUDOVA NILUFERI</i> (MYXOSPORA: KUDOIDAE) В МЫШЦАХ БЫЧКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ <i>TRIDENTIGER TRIGONOCEPHALUS</i> И <i>GABIUS CRUENTATUS</i> (ACTINOPTERYGII: GOBIIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ	129
<i>Alfredo Jiménez-Sánchez, Petra Sánchez-Nava, Felipe de Jesús Rodríguez-Romero, Belem Flores-Nava</i> TESTING THE ENEMY RELEASE HYPOTHESIS IN THE INVASIVE FISH <i>AMATITLANIA</i> <i>NIGROFASCIATA</i> (PERCIFORMES: CICHLIDAE) IN MEXICO	136
<i>Maltsev A.N., Stakheev V.V., Ryabov S.V., Gololobova T.V., Gashev S.N., Bazhenov Yu.A., Kotenkova E.V.</i> LOW LEVEL OF RESISTANCE TO ANTICOAGULANT RODENTICIDES IN THE <i>VKORCI</i> GENE IN HOUSE MICE (<i>MUS MUSCULUS</i>) AND NORWAY RATS (<i>RATTUS NORVEGICUS</i>) IN RUSSIA	139

ЧУЖЕРОДНЫЕ И АБОРИГЕННЫЕ ДОМИНАНТЫ ОКАЗЫВАЮТ СХОДНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО СИНАНТРОПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

©2022 Акатов В.В.^{а, *}, Акатова Т.В.^б, Ескина Т.Г.^б, Сазонец Н.М.^а

^а Майкопский государственный технологический университет, Майкоп, 385000, Россия

^б Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп 385000, Россия

e-mail: *akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2020. После доработки 16.04.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Остается неясным, действительно ли чужеродные доминанты в среднем оказывают более сильное воздействие на видовое богатство растительных сообществ, чем аборигенные. Мы рассмотрели этот вопрос на примере 20 участков синантропных растительных сообществ с доминированием видов разного биогеографического происхождения (район исследований – Западный Кавказ, долина р. Белая, 190–680 м над ур. м.). В пределах каждого из них с 25–30 площадок 0.25 м² с разным покрытием доминантов были отобраны пробы надземной биомассы, которые затем были разобраны по видам и взвешены. Анализ данных показал: 1. Среднее число видов на участках сообществ с высоким участием чужеродных и аборигенных доминантов различается незначимо. 2. Теснота связи между степенью доминирования чужеродных видов и видовым богатством оказалась в среднем примерно такой же, как и между степенью доминирования аборигенных видов и видовым богатством. 3. Связь между этими характеристиками в большинстве случаев можно удовлетворительно объяснить на основе «energy-diversity» гипотезы. 4. Доля синантропных видов растений в сообществах с высоким участием как чужеродных, так и аборигенных доминантов, не выше, чем в сообществах с низким их участием. В целом – наши результаты указывают на сходный и преимущественно неизбирательный характер воздействия чужеродных и аборигенных доминантов на сопутствующие виды растительных сообществ.

Ключевые слова: синантропные сообщества, чужеродные доминанты, аборигенные доминанты, биомасса, видовое богатство, видовой пул.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-2-17

Введение

Согласно энергетической (energy-diversity) гипотезе [Wright, 1983] и объясняющей её гипотезе «большого числа особей» (larger number of individuals) [Srivastava, Lawton, 1998], чем выше продуктивность местообитаний, тем выше суммарная биомасса особей на участках сообществ и, соответственно, их плотность, тем выше вероятность, что эти особи будут относиться ко многим видам. Результаты полевых исследований преимущественно подтверждают правомерность этих предположений применительно к растительным сообществам, кроме тех случаев, когда они характеризуются разными по размеру видовыми пулами и в среднем существенно разной высотой (размером) особей [Grime, 1973; Garsia et al., 1993; Oksanen, 1996; Zobel, Partel, 2008; Šimová et al., 2013].

Из этих гипотез также следует, что чем выше участие доминантов в формировании растительных сообществ (степень доминирования), тем меньше ресурсов остаётся другим (сопутствующим) видам, тем ниже суммарная биомасса и число таких видов. Таким способом можно объяснить тесную связь между степенью доминирования и видовым богатством, которая часто наблюдается на небольших участках фитоценозов, в том числе синантропных, особенно если они относятся к конкурентному типу (CRS-модель организации) [Mirkin, 1994; Миркин и др., 2007; Акатов и др., 2018; 2019]. При этом данный механизм предполагает, что рост участия доминантов ведёт к неизбирательному (случайному) вытеснению из участков других (сопутствующих) видов. Результатом такого воздействия может стать существенное сни-

жение их встречаемости, однако любой из этих видов будет иметь определённую вероятность быть обнаруженным на любом участке фитоценоза с любым участием доминанта. Это означает, что размер видовой пулы этих участков будет примерно одинаковым. В этом случае определённая биомасса сопутствующих видов растений, отобранная на участках сообщества с высоким участием доминанта, должна включать примерно такое же число видов, как и сходная по запасу биомасса, отобранная на участках сообществ с низкой степенью его доминирования.

Однако доминанты могут влиять на сопутствующие виды и другими способами, например, путём трансформации экотопа (накопление ветоши, изменение светового и гидрологического режимов, физико-химических свойств почвы и т.д.) или аллелопатии [Работнов, 1983; Levine et al., 2003; Callaway, Ridenour, 2004; Reinhart et al., 2005; Csörgő et al., 2013; Lanta et al., 2013; Bartha et al., 2014; Gioria, Osborne, 2014; Blackburn et al., 2019]. Средообразующая деятельность доминантов может препятствовать произрастанию в сообществах одних (неустойчивых) видов, но не влиять на другие (устойчивые) виды – избирательное воздействие. В результате размер видовой пулы участков фитоценозов с высокой степенью доминирования будет меньше, чем участков с низкой степенью доминирования. В этом случае определённая биомасса сопутствующих видов растений, отобранная на участках сообщества с высоким участием доминанта, должна включать меньшее число видов, чем сходная по запасу биомасса, отобранная на участках сообществ с низкой степенью его доминирования. Можно также предположить, что связь между степенью доминирования и видовым богатством сообществ в этом случае должна быть более тесной, чем если бы она определялась только объёмом ресурсов, доступных для сопутствующих видов.

Одним из последствий насыщения регионов чужеродными видами является ситуация, когда в фитоценозах они становятся доминирующими [Rejmánek et al., 2013]. Обычно это происходит после серьёзного нарушения сообществ [Reinhart et al., 2005; Smith et al.,

2009], но, по-видимому, нельзя исключить и другие варианты. По ряду причин этот процесс может представлять угрозу фиторазнообразию регионов-реципиентов. Во-первых, чужеродные виды могут оказаться более сильными конкурентами за ресурсы по сравнению с аборигенными, обычно доминирующими в таких местообитаниях, и достигать более высокого обилия. При этом чем более высокой степени доминирования достигают чужеродные виды, тем сильнее их воздействие на другие виды [Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Hejda et al., 2009; Seabloom et al., 2015]. Во-вторых, известны факты, что местные виды растений более устойчивы к средообразующему воздействию аборигенных доминантов, чем чужеродных, поскольку имеют с ними длительный период совместного существования (сопряжённой эволюции) [Работнов, 1983; Meiners et al., 2001; Rejmánek, Simberloff, 2017; Hejda et al., 2017; Blackburn et al., 2019]. Наконец, в некоторых работах было показано, что смена аборигенных доминантов чужеродными нередко ведёт к росту доли синантропных растений среди сопутствующих видов из-за их большей устойчивости к воздействию данного фактора [Hejda, Rušek, 2006; обзоры: Гусев, 2017а; Веселкин, Дубровин, 2019]. Результатом этого процесса может стать существенно разный видовой состав (низкое видовое сходство) сообществ с низким и высоким участием чужеродного доминанта [Hejda et al., 2009].

Но действительно ли результат воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ зависит от того, являются они чужеродными или аборигенными? Многие исследования свидетельствуют в пользу этого предположения [Richardson et al., 1989; Standish et al., 2001; Акатов и др., 2012; Lanta et al., 2013; Hejda et al., 2017; Rijal et al., 2017; Vítková et al., 2017; Гусев, 2016, 2017а, б; Blackburn et al., 2019; Веселкин и др., 2020; и др.]. Между тем высказывается мнение, что поскольку объектами сравнения редко становились представительные выборки сообществ с доминантами разного происхождения, для положительного ответа на этот вопрос, несмотря на его значение для природоохранной практики, всё ещё нет

достаточных оснований [Houlahan, Findlay, 2004; Sagoff, 2005; Davis et al., 2011; Blackburn et al., 2019; Hejda et al., 2021]. Кроме того, информация о характере воздействия доминантов – как чужеродных, так и аборигенных – на крупные участки растительного покрова остаётся ограниченной и неопределённой [Richardson et al., 1989; Powell et al., 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Chase et al., 2015; Rejmánek, Stohlgren, 2015].

Мы рассмотрели эту проблему на примере 20 участков синантропных растительных сообществ нижнегорного пояса Западного Кавказа с хорошо выраженным доминированием чужеродных и аборигенных видов. При этом мы постарались ответить на следующие вопросы:

1. Действительно ли связь между степенью доминирования чужеродных видов и видовым богатством сообществ является в среднем более тесной, чем между значениями данных параметров в сообществах с доминированием аборигенных видов?

2. Действительно ли воздействие чужеродных доминантов на сопутствующие виды является в среднем более избирательным, а, соответственно, имеет более существенные последствия для крупных участков сообществ (размера их видовых пулов), чем воздействие аборигенных доминантов?

3. Действительно ли сообщества с высокой степенью доминирования чужеродных видов характеризуются более высокой долей синантропных видов в их составе, чем сообщества с низким участием таких доминантов, либо сообщества с высокой степенью доминирования аборигенных видов?

Материал и методика

Методы сбора фактического материала

Район исследований – Западный Кавказ, бассейн р. Белая от г. Майкопа (190–220 м над ур. м.) до пос. Гузерибль (660–680 м). Объекты изучения – 20 участков синантропных растительных сообществ площадью 40–60 м² каждый. В том числе: 10 участков с хорошо выраженным доминированием чужеродных видов (*Asclepias syriaca* – 2 участка, *Solidago canadensis* – 2 участка, *Ambrosia artemisiifolia*,

Helianthus tuberosus, *Impatiens glandulifera*, *Paspalum thunbergii*, *Silphium perfoliatum* и *Xanthium albinum* – по одному участку) и 10 участков с доминированием аборигенных видов (*Botriochloa ischaemum*, *Calamagrostis epigeios*, *Echium vulgare*, *Equisetum telmateia*, *Melilotus officinalis*, *Rubus caesius*, *Setaria viridis*, *Sisymbrium loeselii*, *Trifolium pratense* и *T. arvense* – по одному участку). Названия видов сосудистых растений даны по А.С. Зернову [2006]. Естественный ареал многих чужеродных видов (*Helianthus tuberosus*, *Asclepias syriaca*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Silphium perfoliatum*) находится в Северной Америке, центром происхождения *Xanthium albinum* считается Южная и Центральная Америка, *Impatiens glandulifera* – Гималаи, *Paspalum thunbergii* – Дальний Восток. Подавляющее большинство этих видов (*Impatiens glandulifera*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Helianthus tuberosus* и *Xanthium albinum*) считаются инвазионными [Виноградова и др., 2009]. По нашим наблюдениям, в районе исследований *Asclepias syriaca* также может быть отнесён к этой группе растений, поскольку встречается и местами достигает высокого обилия в сообществах лесных полей на террасах рек.

Участки были расположены в местообитаниях разных типов: 1. На месте заброшенных полей и огородов в окрестностях г. Майкопа (два участка с доминированием *Asclepias syriaca*, по одному участку с доминированием *Solidago canadensis*, *Calamagrostis epigeios*, *Melilotus officinalis*, *Echium vulgare*, *Trifolium pratense*, *T. arvense*, 200 м над ур. м.), а также в окрестностях пос. Каменноостровский (один участок с *Silphium perfoliatum*, 370 м) и в пос. Гузерибль (по одному участку с доминированием *Helianthus tuberosus* и *Impatiens glandulifera*, 660 м). 2. Вдоль грунтовых дорог в окрестностях г. Майкопа (по одному участку с доминированием *Ambrosia artemisiifolia*, *Botriochloa ischaemum* и *Equisetum telmateia*, 200–220 м) и пос. Краснооктябрьский (один участок с *Sisymbrium loeselii*, 280 м). 3. Вдоль опушек нарушенных участков леса на террасе р. Белая в окрестностях г. Майкопа (по одному участку с доминированием *Solidago canadensis* и *Rubus caesius*, 200 м). 4. На лес-

ной поляне, используемой для выпаса лошадей в окрестностях пос. Гузерипль (с доминированием *Paspalum thunbergii*, 680 м). 5. На прирусловой отмели р. Белая в окрестностях г. Майкопа (два участка с доминированием *Xanthium albinum* и *Setaria viridis*, 190 м).

В пределах выбранных участков сообществ было заложено по 25–30 площадок размером 0.5×0.5 м. Часть из них была заложена регулярным способом в виде одной-двух трансект, включающих по 10 площадок, другие – сериями по 5–15 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и низким проективным покрытием доминирующего вида, которое оценивали визуально. При этом на площадках с низким его участием ни один из других видов не имел хорошо выраженного преимущества перед другими видами. С каждой площадки были отобраны пробы наземной биомассы. Для каждой из них были определены: 1) вес сырой наземной биомассы в целом (W), биомассы доминирующего вида (W_d) и сопутствующих видов (W_s); 2) общее число видов (S) и число сопутствующих видов (S_s); 3) степень доминирования ($D = W_d / W$). Кроме того, для каждой серии проб мы определили общее число видов (N) и общее число сопутствующих видов (N_s).

Методы анализа фактического материала

Анализ фактических данных включал следующие процедуры:

1. Используя коэффициент ранговой корреляции Спирмена, для каждого участка был оценён характер (знак) и теснота связи между значениями: 1) D и S_s ; 2) D и W_s , 3) W_s и S_s ; 4) D и S_r , где S_r – доля вариации переменной S_s , не объяснённая с помощью уравнения регрессии (линейного или степенного типа) между S_s и W_s . То есть – это отклонение фактических значений S_s от рассчитанных на основе данного уравнения.

2. Путём построения регрессионных моделей и расчёта коэффициента корреляции Пирсона оценили характер и тесноту связи между значениями D и S_s ; D и W_s , W_s и S_s , D и S_r для сообществ с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов

в целом. Дополнительно мы сравнили среднее число сопутствующих видов растений в пробах биомассы со сходной степенью доминирования (менее 0.20, 0.20–0.39, 0.40–0.59, 0.60–0.79 и ≥ 0.80) чужеродных и аборигенных видов. Статистическую значимость различия средних значений этой характеристики оценивали с использованием критерия F (ANOVA).

3. Для каждого участка (серии проб) сформировали группы из пяти проб с наименьшим участием доминанта и для каждой из этих групп определили суммарную биомассу сопутствующих видов (1); сформировали группы проб с наиболее высоким участием этого вида, в которых суммарная биомасса сопутствующих видов примерно соответствовала значениям этой характеристики в группах проб с низким его участием (2); сопоставили общее число видов в группах проб с высоким и с низким участием доминантов (N'_s), но имеющих примерно равную суммарную биомассу сопутствующих видов (3). Соотношение числа видов, обнаруженных (N'_s) и необнаруженных ($N_s - N'_s$) в пробах с низким участием доминанта, рассматривали как ожидаемое для проб с высоким его участием. Статистическую значимость различий этих соотношений оценивали с использованием критерия χ^2 . Кроме того, мы оценили сходство видового состава групп проб биомассы с высоким и с низким участием доминантов. Для этого использовали коэффициент Сьеренсена $K_s = 2C / (A+B)$, где A и B – числа видов в сравниваемых группах проб; C – число видов, выявленных одновременно в обоих сравниваемых группах проб. Статистическую значимость разницы между средними значениями этой характеристики (K_s) для участков с доминированием чужеродных и аборигенных видов оценивали с использованием U -критерия (Манна – Уитни).

4. Дополнительно мы объединили пробы биомассы с разных участков сообществ в четыре группы и сравнили их видовое богатство и сходство. Две из них включали пробы с наименьшим участием чужеродных и аборигенных доминантов (по 50 проб), две другие – с наиболее высоким их участием (включали 145 и 121 пробу, соответственно). Объём

динённые группы проб с высоким и низким участием чужеродных доминантов характеризовались сходной суммарной биомассой сопутствующих видов, так же как группы проб с высоким и с низким участием аборигенных доминантов.

5. Для объединённых групп проб с низким и с высоким участием аборигенных и чужеродных доминантов мы сформировали сводные списки видов и для каждого из них определили долю синантропных (как облигатных, так и факультативных) видов, а также доли видов других флорценоэлементов. Отнесение видов к определённым флорценоэлементам было выполнено по А.Л. Иванову [2019]. Мы также сопоставили встречаемость синантропных и несинантропных видов в группах проб с разным участием аборигенных и чужеродных доминантов.

Если связь между участием доминанта и видовым богатством нельзя полностью объяснить на основе «energy-diversity» и «the more individuals» гипотез (то есть только тем, что число сопутствующих видов является положительной функцией их биомассы, а их биомасса – отрицательной функцией относительного обилия доминанта), то можно ожидать, что связь между D и S_r будет значимой отрицательной, а группа проб с высоким участием определённого доминанта будет включать существенно меньшее число видов, чем сходная по суммарной биомассе сопутствующих видов группа проб с низким его участием. В свою очередь, данные эффекты можно рассматривать как признаки избирательного воздействия доминантов на сопутствующие виды. Об этом же может свидетельствовать более высокая доля синантропных видов в сообществах со значительным участием доминанта, чем в сообществах с низким его участием [Hejda, Rušek, 2006; Hejda et al., 2009; Веселкин, Дубровин, 2019], также как низкое видовое сходство участков с высокой и низкой степенью доминирования [Hejda et al., 2009].

Таким образом, если чужеродные доминанты представляют более серьёзную угрозу для видового богатства растительных сообществ, чем аборигенные, то следует ожидать: 1. Теснота связи между D и S_r , так же как меж-

ду D и S_r , будет выше на участках с доминированием чужеродных видов, чем на участках с аборигенными доминантами. 2. Ситуация, когда группа проб с высокой степенью доминирования включает существенно меньшее число видов, чем сходная по суммарной биомассе сопутствующих видов группа проб с низкой степенью доминирования, должна чаще наблюдаться на участках сообществ с доминированием чужеродных видов, чем с аборигенными доминантами. 3. Участие синантропных видов в составе фитоценозов с высоким и низким участием чужеродных доминантов будет различаться в большей степени, чем в сообществах с высокой и низкой степенью доминирования местных видов. 4. Сходство видового состава групп проб с высоким и с низким участием чужеродных доминантов должно быть в среднем меньше, чем с высоким и с низким доминированием аборигенных видов.

Результаты

В таблице 1 представлена информация об участии доминантов и числе сопутствующих видов растений в пробах биомассы, отобранных на 20 участках синантропной растительности. Из неё видно, что чужеродные доминанты на изученных участках сообществ характеризуются в среднем более высокой биомассой, чем аборигенные. Наиболее высокой биомассой (в среднем) характеризуются *Silphium perfoliatum*, *Helianthus tuberosus* и *Impatiens glandulifera*, то есть чужеродные виды. Биомасса некоторых аборигенных видов – *Echium vulgare*, *Equisetum telmateia* и *Sisymbrium loeselii* – также значительна, но ниже. Из этой таблицы также видно, что во всех изученных сообществах, по крайней мере на некоторых их участках 0.25 м², доминанты имеют очень высокое участие – их доля в пробах биомассы достигает более 90%. Причём в среднем доля чужеродных доминантов в пробах биомассы несколько выше, чем аборигенных. Число видов, обнаруженных в отдельных пробах биомассы, отобранных в сообществах с доминированием чужеродных и аборигенных видов, в среднем примерно одинаково, так же, как и число видов в сериях проб.

Таблица 1. Участие доминирующих видов и видовое богатство на участках синантропных растительных сообществ

Доминирующие виды	n	W_d	D	S	N
Чужеродные					
<i>Helianthus tuberosus</i>	30	961/116/2353	0.62/0.18/0.99	10.2/2/19	37
<i>Asclepias syriaca</i>	30	380/34/1318	0.64/0.09/0.96	6.0/3/10	19
<i>Asclepias syriaca</i>	30	391/26/1026	0.64/0.12/0.94	5.8/3/9	21
<i>Silphium perfoliatum</i>	30	1143/81/2633	0.85/0.19/0.99	10.1/3/24	50
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	25	422/52/862	0.56/0.11/0.95	7.8/5/11	25
<i>Solidago canadensis</i>	25	269/56/455	0.70/0.28/0.98	9.2/4/16	34
<i>Solidago canadensis</i>	25	381/151/582	0.78/0.39/0.99	7.5/4/15	33
<i>Paspalum thunbergii</i>	25	266/107/449	0.71/0.32/0.91	10.3/8/15	26
<i>Impatiens glandulifera</i>	30	800/165/1815	0.70/0.36/0.95	11.4/5/18	29
<i>Xanthium albinum</i>	25	219/63/513	0.81/0.53/0.99	5.4/3/9	37
В среднем для всех участков	275	542.6±30.9	0.70±0.01	8.4±0.23	31.1±2.9
Аборигенные					
<i>Botriochloa ischaemum</i>	25	57/9/109	0.47/0.12/0.84	7.4/4/11	32
<i>Trifolium pratense</i>	30	310/11/562	0.57/0.04/0.89	8.3/4/16	27
<i>Melilotus officinalis</i>	30	297/59/576	0.66/0.29/0.97	7.2/3/12	34
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	157/59/278	0.59/0.28/0.93	6.4/3/12	28
<i>Echium vulgare</i>	30	645/24/2174	0.77/0.09/0.99	8.2/5/12	29
<i>Sisymbrium loeselii</i>	30	520/48/1290	0.54/0.09/0.91	16.8/9/24	31
<i>Trifolium arvense</i>	25	239/58/448	0.60/0.18/0.85	7.1/4/11	47
<i>Equisetum telmateia</i>	25	422/23/1337	0.70/0.18/0.94	9.9/6/16	42
<i>Rubus caesius</i>	30	308/38/713	0.60/0.14/0.98	6.9/4/13	28
<i>Setaria viridis</i>	25	57/21/114	0.74/0.45/0.98	4.9/8/9	20
В среднем для всех участков	280	308.8±17.2	0.62±0.01	8.4±0.25	31.8±2.4

Примечание: n – число проб в группах; W_d – биомасса доминирующего вида (среднее/минимальное/максимальное значения); D – степень доминирования; S – число видов на 0.25 м²; N – общее число видов в серии проб.

В таблице 2 показано соотношение между значениями: D и S_s , D и W_s , W_s и S_s , а также D и S_r . Из неё следует: 1) в большинстве сообществ с доминированием как чужеродных, так и аборигенных видов между D и S_s наблюдается умеренная или тесная отрицательная связь; 2) между D и W_s – тесная или умеренная отрицательная; 3) между W_s и S_s – тесная, умеренная или слабая положительная; 4) между D и S_r – статистически значимая отрицательная связь наблюдается только на двух участках. Причём в обоих случаях с доминированием аборигенных видов: *Melilotus officinalis* и *Rubus caesius*. В среднем теснота связи (значения коэффициента корреляции рангов) между всеми рассматриваемыми характери-

стиками (D и S_s , D и W_s , W_s и S_s , D и S_r) на участках с чужеродными и с аборигенными доминантами отличается незначимо (для проверки нулевой гипотезы использовался непараметрический U -критерий Манна – Уитни).

В таблице 3 показаны соотношения между значениями D и S_s , D и W_s , W_s и S_s , а также D и S_r в сообществах с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов в целом. Видно, что характер этих соотношений в сообществах с доминантами разного происхождения является сходным: первые три соотношения в обоих случаях характеризуются относительно невысокой, но статистически значимой корреляцией; связь между D и S_r в обоих случаях отсутствует.

Таблица 2. Значения коэффициента корреляции рангов Спирмена для соотношений $S_s(D)$, $W_s(D)$, $S_s(W_s)$ и $S_r(D)$

Доминирующие виды	n	Соотношения			
		$S_s(D)$	$W_s(D)$	$S_s(W_s)$	$S_r(D)$
Чужеродные					
<i>Helianthus tuberosus</i>	30	-0.654**	-0.772**	0.665**	0.167
<i>Asclepias syriaca</i>	30	-0.567**	-0.904**	0.566**	-0.294
<i>Asclepias syriaca</i>	30	-0.683**	-0.847**	0.620**	-0.060
<i>Silphium perfoliatum</i>	30	-0.893**	-0.950**	0.844**	-0.188
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	25	-0.368	-0.750**	0.410*	-0.073
<i>Solidago canadensis</i>	25	-0.661**	-0.943**	0.714**	-0.080
<i>Solidago canadensis</i>	25	-0.857**	-0.974**	0.894**	0.037
<i>Paspalum thunbergii</i>	25	-0.297	-0.932**	0.270	0.000
<i>Impatiens glandulifera</i>	30	-0.653**	-0.806**	0.362*	-0.357
<i>Xanthium albinum</i>	25	-0.642**	-0.882**	0.759**	-0.025
Аборигенные					
<i>Botriochloa ischaemum</i>	25	-0.749**	-0.736**	0.866**	-0.255
<i>Trifolium pratense</i>	30	-0.607**	-0.889**	0.572**	-0.108
<i>Melilotus officinalis</i>	30	-0.648**	-0.746**	0.344	-0.413*
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	-0.698**	-0.874**	0.265	-0.017
<i>Echium vulgare</i>	30	-0.190	-0.928**	0.112	0.020
<i>Sisymbrium loeselii</i>	30	-0.247	-0.820**	0.349	0.120
<i>Trifolium arvense</i>	25	-0.638**	-0.920**	0.670**	-0.039
<i>Equisetum telmateia</i>	25	-0.604**	-0.569**	0.341	-0.366
<i>Rubus caesius</i>	30	-0.630**	-0.624**	0.506**	-0.496**
<i>Setaria viridis</i>	25	-0.647**	-0.901**	0.699**	-0.153

Примечание: n – число проб биомассы, * – значения коэффициента корреляции рангов, которые являются статистически значимыми при $P < 0.05$, ** – при $P < 0.01$.

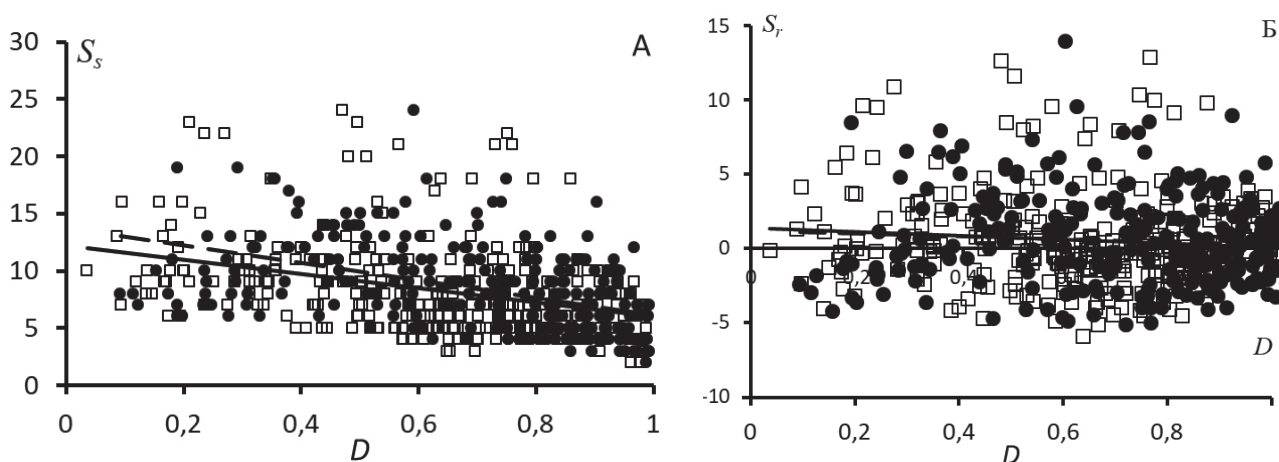


Рис. 1. Соотношения $S_s(D)$ и $S_r(D)$ в сообществах с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов в целом. Чёрные кружки, пунктирная линия регрессии – пробы биомассы с доминированием чужеродных видов; белые квадраты, сплошная линия регрессии – с доминированием аборигенных видов.

Таблица 3. Характер соотношений $S_s(D)$, $W_s(D)$, $S_s(W_s)$ и $S_r(D)$ в сообществах с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов в целом

Соотношение	Доминирующие виды					
	чужеродные			аборигенные		
	n	Модель	r	n	Модель	r
$S_s(D)$	275	$S_s = -7.68D + 13.77$	-0.477**	280	$S_s = -6.23D + 12.25$	-0.347**
$W_s(D)$	275	$W_s = -436.15D + 470.89$	-0.685**	280	$W_s = -319.83D + 325.37$	-0.540**
$S_s(W_s)$	275	$\lg S_s = 0.29 \lg W_s + 1.99$	0.623**	280	$\lg S_s = 0.28 \lg W_s + 2.10$	0.628**
$S_r(D)$	275	$S_r = -0.93 D + 1.16$	-0.071	280	$S_r = -1.29D + 1.34$	-0.090

Примечание: n – число проб биомассы, r – коэффициент корреляции Пирсона (** – значения r являются статистически значимыми при $P < 0.01$).

Таблица 4. Среднее видовое богатство растительных сообществ для участков 0.25 м² с разной степенью доминирования чужеродных и аборигенных видов

Показатели	Степень доминирования (D)				
	<0.20	0.20–0.39	0.40–0.59	0.60–0.79	≥0.80
Чужеродные доминанты					
n	10	30	48	66	121
S	9.0±1.2	11.2±0.7	10.9±0.5	8.9±0.4	6.4±0.2
Аборигенные доминанты					
n	16	29	56	101	73
S	10.6±0.8	10.8±0.8	9.3±0.6	7.8±0.4	6.5±0.3
F	1.45	0.15	4.08*	3.11	0.07

Примечание: F – критерий Фишера (ANOVA), * – фактическое значение F выше критического для $P < 0.05$.

На рисунке 1 показаны соотношения между значениями D и S_s , а также D и S_r . Видно, что линии регрессии в поле графиков либо расположены близко друг от друга (рис. 1А), либо совпадают (рис. 1Б). Как следует из таблицы 4, среднее видовое богатство проб со сходной степенью доминирования чужеродных и аборигенных видов различается преимущественно незначимо.

В таблице 5 представлены данные об общем числе сопутствующих видов растений (N'_s) в группах проб биомассы с наиболее высоким и с наиболее низким участием доминантов (D). Группы проб с низким участием доминантов состояли из пяти проб, с высоким – из 8–21 пробы. При этом суммарная биомасса сопутствующих видов (W_s) в сравниваемых группах проб является сходной. Как видно из таблицы, только в пяти группах проб с высоким участием доминантов (чужеродных: *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis*; аборигенных: *Trifolium arvense*, *Equisetum telmateia*

и *Rubus caesius*) обнаружено существенно меньшее число видов, чем в группах проб с низким их участием (разница достоверна для $P < 0.05$). Объединённые группы проб биомассы с относительно низким участием доминантов состояли из 50 проб (отобраны с площадок с общей площадью равной 12.5 м²), с относительно высоким – из 145 проб с доминированием чужеродных видов (отобраны с 36.25 м²) и 121 пробы с аборигенными доминантами (отобраны с 30.25 м²). Как видно из таблицы, общее число видов растений в сравниваемых группах проб (N'_s) различается незначимо.

Сходство видового состава (K_s) групп проб с высоким и с низким участием определённых чужеродных доминантов в среднем для 10 участков составило 0.69±0.04, с высоким и с низким участием определённых аборигенных доминантов (также в среднем для 10 участков) – 0.63±0.03. Разница между этими значениями является статистически незначи-

Таблица 5. Общее число сопутствующих видов растений в группах проб с низким и с высоким участием доминантов

Доминирующие виды	N_s	Низкое участие доминанта					Высокое участие доминанта				
		n	D	W_s	S_s	N'_s	n	D	W_s	S_s	N'_s
Чужеродные											
<i>Helianthus tuberosus</i>	37	5	0.24	2598	11.8	21	15	0.9	2607	6.3	23
<i>Asclepias syriaca</i>	19	5	0.2	1024	5.8	11	13	0.87	1020	4.2	10
<i>Asclepias syriaca</i>	21	5	0.2	1268	6.6	15	14	0.86	1268	4	10*
<i>Silphium perfoliatum</i>	50	5	0.47	1329	17.4	37	21	0.95	1330	6.6	31
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	25	5	0.23	2560	8	16	11	0.72	2546	5.9	16
<i>Solidago canadensis</i>	34	5	0.38	858	14.4	28	14	0.85	856	6.9	22**
<i>Solidago canadensis</i>	33	5	0.46	1042	11.4	24	18	0.87	1042	6.1	25
<i>Xanthium albinum</i>	26	5	0.58	451	6.2	16	16	0.9	455	3.8	18
<i>Paspalum thunbergii</i>	29	5	0.5	998	9.6	17	13	0.79	996	8.6	21
<i>Impatiens glandulifera</i>	37	5	0.42	1704	14.2	24	10	0.88	1701	7.6	26
В целом	150	50	0.40	13831	10.8	121	145	0.86	13833	6.5	117
Аборигенные											
<i>Botriochloa ischaemum</i>	32	5	0.24	479.8	9.2	21	11	0.64	478.6	5.4	17
<i>Trifolium pratense</i>	27	5	0.15	1527.2	10.8	17	12	0.78	1527.6	7.3	17
<i>Melilotus officinalis</i>	34	5	0.37	902.6	9.2	21	11	0.84	902.2	6.1	21
<i>Calamagrostis epigeios</i>	28	5	0.38	880.8	8	23	13	0.74	887.4	6.1	21
<i>Echium vulgare</i>	29	5	0.15	994	7.6	19	16	0.93	994	7.1	26
<i>Trifolium arvense</i>	31	5	0.27	1231	8.8	21	12	0.75	1228	4.9	15*
<i>Sisymbrium loeselii</i>	47	5	0.15	3413	15.2	32	13	0.74	3404	15.6	38
<i>Equisetum telmateia</i>	42	5	0.38	772	12.6	32	8	0.87	777	7.5	24*
<i>Rubus caesius</i>	27	5	0.23	427.8	10.0	20	10	0.78	427.2	5.5	9**
<i>Setaria viridis</i>	20	5	0.51	48.3	6.4	14	15	0.83	48.4	4.3	15
В целом	163	50	0.28	11827	10.8	130	121	0.78	11826	7.3	126

Примечание: n – число проб в группах; D – средняя для пробы степень доминирования; W_s – суммарная биомасса сопутствующих видов в группах проб; S_s – среднее для пробы число сопутствующих видов; N_s – общее число сопутствующих видов в сериях проб; N'_s – число сопутствующих видов, обнаруженных в группах проб с разным участием доминанта; * – соотношение N'_s и $(N_s - N'_s)$ в группах проб с высоким участием доминанта ниже, чем в группах проб с низким его участием, причём это различие статистически значимо на уровне $P < 0.05$, ** – на уровне $P < 0.01$ (критерий χ^2).

мой (критерий Манна – Уитни, $U = 37$). Наиболее низкое сходство видового состава выявлено между группами проб с высоким и с низким участием аборигенных доминантов – *Melilotus officinalis*, *Trifolium arvense* и *Rubus caesius* (0.50–0.55). Сходство видового состава (K_s) объединённых групп проб с высоким и с низким участием чужеродных доминантов составило 0.80, аборигенных – 0.76.

На рисунке 2 показано, что встречаемость сопутствующих видов растений в объеди-

нённых группах проб с высоким участием чужеродных и аборигенных доминантов преимущественно ниже, чем в группах проб с низким их участием. Кроме того, мы определили, что доля синантропных видов (облигатных и факультативных), имеющих более высокую встречаемость в объединённой группе проб с низким участием аборигенных доминантов, чем в группе проб с высоким их участием, составляет 0.81, несинантропных – 0.77 (разница статистически незначима, t

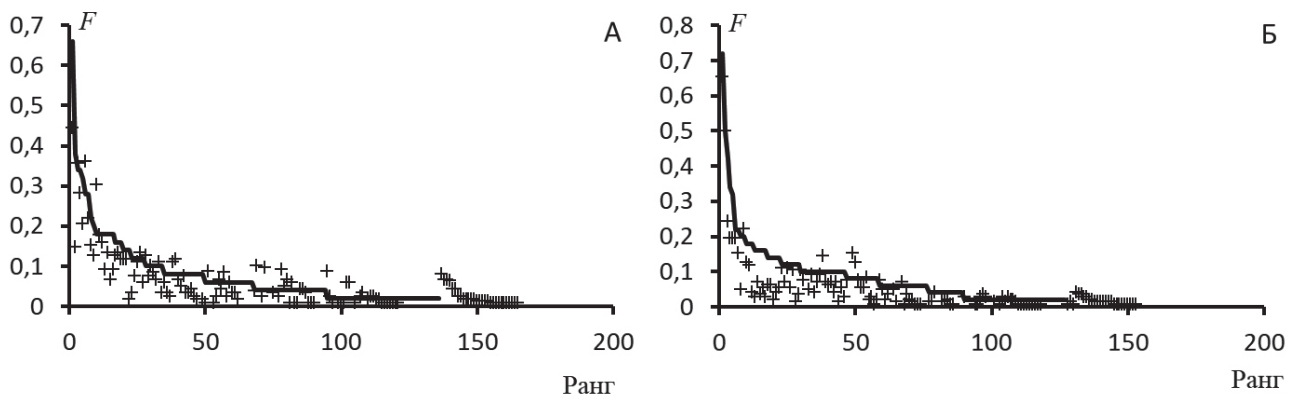


Рис. 2. Встречаемость сопутствующих видов растений (F) в объединённых группах проб биомассы с низкой и высокой степенью участия аборигенных (А) и чужеродных (Б) доминантов. По оси абсцисс – ранги видов по встречаемости (F) в пробах биомассы с низким участием доминантов. Значения F видов в таких пробах обозначены сплошной линией; значения F тех же видов в пробах с высоким участием доминантов обозначены крестиками.

= 0.57, $P < 0.05$); для групп проб с доминированием чужеродных видов значения этих показателей равны 0.86 и 0.88, соответственно (разница также незначима, $t = 0.32$, $P < 0.05$). В таблице 6 показано распределение по флороценоэлементам видов, выявленных в группах проб биомассы с низким и высоким участием аборигенных и чужеродных доминантов. Из неё следует, что доля синантропных (рудеральных) видов растений в сообществах с доминированием чужеродных видов несколько ниже, а луговых несколько выше, чем в сообществах с аборигенными доминантами, причём как на участках с низким, так и с высоким их участием.

Обсуждение

Итак, на изученных нами участках синантропных сообществ чужеродные доминанты характеризуются существенно более высокими значениями надземной биомассы и несколько более высокими значениями степени доминирования, чем аборигенные доминанты. При этом: 1. Среднее число видов на участках сообществ 0.25 м^2 с высоким участием чужеродных и аборигенных доминантов оказалось примерно одинаковым. 2. Теснота связи между степенью доминирования чужеродных видов и видовым богатством оказалась в среднем примерно такой же, как и между степенью доминирования аборигенных

Таблица 6. Распределение по флороценоэлементам видов, выявленных в группах проб биомассы с низким и высоким участием аборигенных и чужеродных доминантов

Доминанты	Аборигенные		Чужеродные	
	Средняя степень доминирования	Число проб	Средняя степень доминирования	Число проб
Средняя степень доминирования	0.28	121	0.40	145
Число проб	50	121	50	145
Общее число видов в пробах биомассы	130	126	121	117
Рудеральный облигатный (R)	0.24	0.24	0.19	0.18
Рудеральный факультативный (RP, RS, RA)	0.23	0.21	0.17	0.16
Лесной (S)	0.14	0.14	0.09	0.12
Лесо-луговой (SP)	0.01	0.02	0.07	0.06
Луговой (P)	0.24	0.25	0.32	0.33
Степной (ST)	0.12	0.10	0.09	0.09
Аквальный (A)	0.03	0.04	0.07	0.06

Примечание: в поле таблицы – доля видов определённого флороценоэлемента от общего числа видов (отнесение видов к определённым флороценоэлементам было выполнено по А.Л. Иванову [2019]).

видов и видовым богатством. 3. Связь между этими характеристиками как на отдельных участках, так и в целом для всех проб биомассы с доминированием чужеродных видов, а также для всех проб с доминированием аборигенных видов, можно удовлетворительно объяснить на основе «energy-diversity» и «the more individuals» гипотез. Исключение – два участка сообществ, причём оба с доминированием аборигенных видов (*Melilotus officinalis* и *Rubus caesius*).

Кроме того, общее число видов, выявленных в объединённых группах проб биомассы с высоким участием как аборигенных, так и чужеродных видов, оказалось примерно таким же, как и в сходных по суммарной биомассе группах проб с низким уровнем их доминирования. Если рассматривать участки сообществ с доминированием определённых видов, то только на пяти из них в группах проб с относительно высоким участием доминантов (в двух случаях с доминированием чужеродных видов, в трёх – аборигенных) обнаружено существенно меньшее число видов, чем в сходных с ними по запасу биомассы сопутствующих видов группах проб с низким их участием. Причём обратим внимание, что для изучения *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis* было использовано по два участка, и результаты оказались для них разными. Это может быть связано как со случайными процессами, так и, возможно, с тем, что воздействие одних и тех же доминантов может иметь разные последствия в разных сообществах [Hejda et al., 2017; Vítková et al., 2017].

Наконец, как следует из наших данных, в результате роста участия как аборигенных, так и чужеродных доминантов происходит снижение встречаемости большинства сопутствующих видов. Причём в обоих случаях синантропные виды снижают встречаемость в той же степени, что и несинантропные. Поэтому доля первых в сообществах с высоким участием как чужеродных, так и аборигенных доминантов не выше, чем в сообществах с низким их участием. Кроме того, сходство видового состава групп проб с высоким и с низким участием чужеродных доминантов оказалось примерно таким же, как групп проб с высоким и с низким участием местных доминантов.

Таким образом, результаты, полученные нами путём анализа данных с использованием разных приёмов, в целом хорошо согласуются между собой и указывают на сходный и преимущественно неизбирательный характер воздействия чужеродных и аборигенных доминантов на сопутствующие виды сообществ. Соответственно, мы не обнаружили свидетельств, что чужеродные доминанты представляют более серьёзную угрозу для видового богатства растительных сообществ, чем аборигенные. Единственным видом, для которого наши результаты согласованно показали признаки избирательного воздействия на другие виды, оказался *Rubus caesius*, доминирующий в опушечном сообществе. Это аборигенный низкий многолетний кустарник со стелющимися по субстрату и укореняющимися побегами, формирующими плотный полог. По-видимому, рост сомкнутости этого полога ведёт к исчезновению преимущественно видов, неустойчивых к низкой освещённости, в частности, *Convolvulus arvensis*, *Achillea millefolium*, *Vicia pannonica*, *V. hirsuta*, *Plantago lanceolata*, *Inula germanica*, *Torilis arvensis*. На участках с высокой долей биомассы ожины, а, соответственно, с высокой сомкнутостью её полога, сохраняются *Poa pratensis*, *Elytrigia repens*, *Calystegia silvatica*, *Stellaria holostea* и некоторые другие. Из них *Calystegia silvatica* и *Stellaria holostea* – виды лесов, зарослей кустарников, а *Elytrigia repens* в районе исследований часто является доминантом опушечных фитоценозов. Можно предположить три возможные причины, почему этот кустарник оказывает более избирательное воздействие на сопутствующие виды растений по сравнению с травянистыми видами: 1) из-за преимущественно горизонтального расположения листьев; 2) плотный полог, который формирует этот кустарник над травостоем, возможно, механически препятствует росту трав вверх; 3) в состав опушечных сообществ входят виды, более дифференцированные по устойчивости к затенению, чем, например, сообществ пустырей и залежей.

По мнению М. Гейды с соавторами [Hejda et al., 2009], виды, способные образовывать высокие и плотные заросли, малопригодные

для произрастания неустойчивых к затенению растений, оказывают наиболее сильное воздействие на сопутствующие виды травяных ценозов. На это указывается и в обзорах, представленных в Чёрной книге флоры Средней России [Виноградова и др., 2009]. В обзорах М. Гиории, Б.А. Осборн [Gioria, Osborne, 2014] и М. Чарнецкой-Вьера с соавторами [Czarniecka-Wiera et al., 2019], отмечается, что эффект затенения, создаваемый чужеродными видами благодаря их значительной биомассе, является одним из основных способов их воздействия на сообщества-реципиенты. Поэтому, учитывая, что биомасса чужеродных доминантов на изученных участках в среднем более значительна, чем аборигенных, можно было бы ожидать разных последствий их воздействия на синантропные сообщества. В связи с этим подчеркнём, что полученные нами результаты не обязательно свидетельствуют о полном отсутствии различий в этом отношении. Но из них следует, что роль этих различий в формировании изученных нами сообществ по сравнению с ролью других экологических процессов (флуктуаций абиотической среды, нарушений, поступления зачатков и т. д.), по-видимому, относительно невелика.

Полученные нами результаты не являются неожиданными, поскольку аналогичные выводы были сделаны и другими авторами. В частности, в работе Дж.Э. Хулахана, К.С. Финдли [2004] было показано, что на 58 внутренних водно-болотных угодьях Онтарио (Северная Америка) доля чужеродных доминантов, оказавших значительное отрицательное воздействие на местные растительные сообщества, была такой же, как и доля аборигенных доминантов, оказывающих сходное воздействие [Houlahan, Findlay, 2004]. М. Гейда с соавторами оценили характер влияния на растительные сообщества Центральной Европы нескольких аборигенных и чужеродных доминантов и не обнаружили между ними значительных различий в этом отношении [Hejda et al., 2021]. К.И. Пауэлл с соавторами сравнили участки лесных биомов разных типов (штаты Гавайи, Миссури и Флорида, США) с доминированием чужеродных видов древесных растений со сходными

по условиям произрастания участками лесов, но с доминированием аборигенных растений, участие которых было ниже [Powell et al., 2013]. Результаты показали, что на небольших участках сообщества с доминированием чужеродных видов характеризуются более низким видовым богатством, чем однотипные сообщества с аборигенными доминантами, однако на крупных участках сообществ с доминантами разного происхождения видовое богатство оказывалось близким. Аналогичные выводы были сделаны в результате изучения растительных сообществ заброшенных пастбищ Польши [Czarniecka-Wiera et al., 2019]. На отсутствие существенных последствий роста числа и численности чужеродных видов растений для фиторазнообразия регионов-реципиентов обращается внимание также в ряде обзорных работ [Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011; Rejmánek et al., 2013].

Однако следует ещё раз отметить, что известны и другие результаты, свидетельствующие о более сильном воздействии на сообщества чужеродных видов, чем аборигенных, и/или об избирательном характере такого воздействия [Richardson et al., 1989; Standish et al., 2001; Hejda et al., 2009; Акатов и др., 2012; Гусев, 2016, 2017; Rijal et al., 2017; Веселкин и др., 2020; и др.]. Кроме того, следует также обратить внимание на два обстоятельства, которые, по нашему мнению, могут быть причиной некоторой недооценки последствий воздействия доминантов – как чужеродных, так и аборигенных – на другие виды. Первое из них касается как наших результатов, так и результатов других авторов. Оно связано с тем, что влияние доминирующих видов на видовое богатство растительных сообществ в разном пространственном масштабе чаще оценивают на основе данных по относительно крупным их участкам [Richardson et al., 1989; Hejda et al., 2009; Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Rejmánek, Stohlgren, 2015]. Однако в пределах таких относительно крупных участков сообществ с высоким (в среднем) проективным покрытием доминантов нередко можно найти микроучастки, где их покрытие относительно невелико («окна»), что может повлиять на результаты оценки эффекта доминирования

[Hejda, Pyšek, 2006]. Поэтому в нашем исследовании мы использовали данные по сериям однородных микроплощадок (0.25 м²), заложенных как регулярным, так и типическим способом в пределах более крупных участков фитоценозов с доминированием определённого вида. При этом целенаправленный отбор проб был использован для усиления контрастности выборок по степени участия доминантов. Но даже в этом случае сформированные нами группы проб биомассы с высоким в среднем участием доминирующих видов нередко включали пробы с умеренным доминированием, которые могли включать виды, неустойчивые к воздействию данного фактора.

Второе обстоятельство связано с механизмом, который в соответствии с «the more individuals» гипотезой обуславливает связь между продуктивностью и видовым богатством сообществ: продуктивность ограничивает плотность особей, а плотность особей – число видов. Ключевым звеном в этой причинно-следственной цепочке является плотность особей. Однако количество особей на небольших участках сообществ зависит не только от веса надземной биомассы, но и от их размера, который предположительно может снижаться на градиенте роста участия доминанта. Поэтому возможно, что число особей и, соответственно, видов в пробах биомассы со значительным участием доминантов в некоторых случаях оказывалось несколько более высоким, чем это можно было бы ожидать в соответствии с её запасом.

Заключение

Таким образом, наши результаты свидетельствуют в пользу предположения, что чужеродные и аборигенные доминанты оказывают в среднем сходное воздействие на синантропные растительные сообщества, а также что рост их участия ведёт преимущественно к неизбирательному (случайному) вытеснению из сообществ сопутствующих видов. Такое воздействие не способно существенно повлиять на размер видового пула фитоценозов, а, соответственно, на видовое богатство крупных участков растительного покрова. При этом в сообществах с высо-

ким участием доминантов большинство сопутствующих видов характеризуются более низкой встречаемостью, чем в сообществах с низким их участием. Это делает их более уязвимыми к воздействию других факторов, например, фитофагов, флуктуаций среды, фрагментации и т. д. Однако, поскольку характер такого воздействия слабо зависит от происхождения доминантов, смена в растительном покрове местных доминантов чужеродными преимущественно не должна иметь значительных последствий для сопутствующих видов, по крайней мере, если рассматривать крупные по площади участки местности.

При этом следует обратить внимание на то, что по нескольким причинам увеличение площади участков растительного покрова с доминированием травянистых чужеродных видов всё же нельзя рассматривать как абсолютно безопасное для фиторазнообразия регионов-реципиентов. Во-первых, в том случае, если чужеродные доминанты способны достигать существенно более высокого обилия, чем местные. Во-вторых, известно, что травяные сообщества, в том числе синантропные, нередко характеризуются отсутствием хорошо выраженных доминантов. Так, в районе наших исследований они занимают около 40% площади рудеральной растительности. Проникновение в такие сообщества и последующий рост участия чужеродных видов, по-видимому, будет иметь более значительные последствия для их видового богатства, чем усиление позиций чужеродных доминантов в исходно монодоминантных ценозах. В-третьих, имеются данные, что чужеродные доминанты способны на длительный период времени останавливать восстановительные сукцессии на стадии бедных видами монодоминантных сообществ [Гусев, 2016, 2017б]. Наконец, результат воздействия на сообщества чужеродных доминантов чаще оценивают по отношению к сопутствующим видам растений. При этом более уязвимыми к такому воздействию могут быть местные доминанты. В пользу этого предположения свидетельствуют представления Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой [2012] об организации травяных фитоценозов. По их мнению, они структурированы разными механизмами:

конкуренцией между доминантами (С-стратегами) и случайными процессами в группах менее обильных видов (S- и R-стратегов). Однако нам неизвестны работы, посвящённые взаимоотношениям между доминантами травяных сообществ разного происхождения в крупном пространственном масштабе.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Сазонец Н.М., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г. Природа связи между степенью доминирования и видовым богатством в растительных сообществах разных типов: биологические или случайные процессы? // Экология. 2019. № 5. С. 332–340 [Akotov V.V., Akatova T.V., Afanas'ev D.F., Sazonets N.M., Sushkova E.G., Chefranov S.G. The nature of correlation between the degree of dominance and species richness in plant communities of different types: are the processes biological or stochastic? // Russ. J. Ecol. 2019. Vol. 50. No. 5. P. 422–430. DOI: 10.1134/S1067413619040039].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. 2018. № 4. С. 264–274 [Akotov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // Rus. J. of Ecol. 2018. Vol. 49. No. 4. P. 296–305.]
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных видов // Экология. 2012. № 4. С. 276–283 [Akotov V.V., Akatova T.V., Shadzhe A.E. Species richness of tree and shrub layers in riparian forests of the Western Caucasus dominated by alien species // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43. No. 4. P. 294–301].
- Веселкин Д.В., Дубровин Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323–331 [Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Russ. J. Ecol. 2019. Vol. 50. No. 5. P. 413–421].
- Веселкин Д.В., Золотарева Н.В., Липихина Ю.А., Подгаевская Е.Н., Киселева О.А. Разнообразие растений в зарослях инвазивного *Sorbaria sorbifolia*: разный эффект для травяно-кустарничкового яруса и банка семян // Экология. 2020. № 6. С. 417–426.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 10–14.
- Гусев А.П. Вторжение золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) в антропогенные ландшафты Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2017а. № 4. С. 28–35.
- Гусев А.П. Задержка восстановительной сукцессии инвазивными видами растений (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2017б. № 4. С. 261–266.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
- Иванов А.Л. Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь: Изд-во СКФУ, 2019. 341 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 3. С. 227–238.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г. Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 6. С. 435–443.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Házi J., Zimmermann Z., Molnár Cs., Dancza I., Margóczy K., Pál R., Purger D., Schmidt D., Óvári M., Komoly C., Sutyinszki Zs., Szabó G., Csathó A.I., Juhász M., Penksza K., Molnár Zs. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Applied vegetation science. 2014. Vol. 17. No. 2. P. 201–213.
- Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. Alien versus native species as drivers of recent extinctions // Frontiers Ecol. Environ. 2019. Vol. 17. No. 4. P. 203–207. <https://doi.org/10.1002/fee.2020>
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. No. 2. P. 433–436.
- Chase J.M., Powell K.I., Knight T.M. 'Bigger data' on scale-dependent effects of invasive species on biodiversity

- sity cannot overcome confounded analyses: a comment on Stohlgren and Rejmánek (2014) // *Biol. Lett.* 2015. Vol. 10. 20150103. DOI:10.1098/rsbl.2015.0103.
- Csergő A.M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. No. 8: e73533.oi:10.1371.
- Czarniecka-Wiera M., Kacki Z., Chytry M., Palpurina S. Diversity loss in grasslands due to the increasing dominance of alien and native competitive herbs // *Biodiversity and Conservation*. 2019. Vol. 28. P. 2781–2796.
- Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., et al. Don't judge species on their origins. *Nature*. 2011. Vol. 474. P. 153–154.
- Gaertner M., Breyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*. 2009. Vol. 33. P. 319–338.
- García L.V., Marañón T., Moreno F., Clemente L. Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh // *Journal of Vegetation Science*. 1993. Vol. 4. P. 417–424.
- Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // *Front. Plant Sci.* 2014. Vol. 5. No. 501. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
- Grime J.P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // *Nature*. 1973. Vol. 242. P. 344–347.
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // *J. Ecol.* 2009. Vol. 97. P. 3393–3403.
- Hejda M., Sádlo J., Kutlvašr J., Petřík P., Vítková M., Vojík M., Pyšek P., Pergl J. Do invasive alien plants impact the diversity of vegetation more compared to native expansive dominants? // *Invasion of Alien Species in Holarctic*. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Ed. Yu.Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V.G. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 88–89.
- Hejda M., Štajerová K., Pyšek P. Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? // *Journal of Biogeography*. 2017. Vol. 44. P. 18–27.
- Houlahan J.E., Findlay C.S. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // *Conservation Biology*. 2004. Vol. 18. No. 4. P. 1132–1138.
- Lanta V., Hyvonen T., Norrdahl K. Non-native and native shrubs have differing impacts on species diversity and composition of associated plant communities // *Plant Ecol.* 2013. Vol. 214. No. 12. P. 1517–1528. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0272-0>
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M. et al. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003. Vol. 270. P. 775–781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // *Ecography*. 2001. Vol. 24. P. 633–644.
- Mirkin B.M. Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5. No. 2. P. 283–284.
- Oksanen J. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? // *Journal of Ecology*. 1996. Vol. 84. P. 293–295.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am J Bot.* 2011. Vol. 98. No. 3. P. 539–548.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *Science*. 2013. Vol. 339. P. 316–318.
- Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. 2005. Vol. 28. P. 573–582.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology*, Second Edition. Eddy van der Maarel and Janet Franklin. Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
- Rejmánek M., Simberloff D. Origin matters // *Environmental Conservation*. 2017. Vol. 44. No. 2. P. 97–99.
- Rejmánek M., Stohlgren T.J. Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. *Biol. Lett.* 2015. Vol. 11: 20150402. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0402>
- Richardson D.M., Macdonald I.A.W., Forsyth G.G. Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome // *South African Forestry Journal*. 1989. Vol. 149. P. 1–8.
- Rijal D.P., Alm T., Inger L.N., Alsos G. Giant invasive *Heracleum persicum*: Friend or foe of plant diversity? // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7. P. 4936–4950.
- Sagoff M. Do non-native species threaten the natural environment? // *J Agric Environ Ethics*. 2005. Vol. 18. P. 215–236.
- Seabloom E.W., Borer E.T., Buckley Y.M. et al. Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands // *Nature Communications*. 2015. Vol. 6. P. 1–8.
- Silliman B.R., Bertness M.D. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes // *Conservation Biology*. 2004. Vol. 18. P. 1424–1434.
- Šímová I., Li Y.M., Storch D. Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. P. 161–170.
- Smith D.M., Finch D.M., Gunning C. et al. Post-wildfire recovery of riparian vegetation during a period of water scarcity in the Southwestern USA // *Fire Ecology Special Issue*. 2009. Vol. 5. No 1. P. 38–55.
- Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // *Am. Nat.* 1998. Vol. 152. P. 510–529.
- Standish R.J., Robertson A.W., Williams P.A. The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native

- forest regeneration // Journal of Applied Ecology. 2001. Vol. 38. P. 1253–1263.
- Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // Biol. Lett. 2014. Vol. 10: 20130939. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0939>.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 384. P. 287–302.
- Wright D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory // Oikos. 1983. Vol. 41. P. 496–506.
- Zobel M., Partel M. What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? // Global Ecology and Biogeography. 2008. Vol. 17. P. 679–684.

ALIEN AND NATIVE DOMINANTS HAVE A SIMILAR EFFECT ON THE SPECIES RICHNESS OF SYNANTHROPIC PLANT COMMUNITIES OF THE WESTERN CAUCASUS

© Akatov V.V.^{a, *}, Akatova T.V.^b, Eskina T.G.^b, Sazonets N.M.^a

^aMaikop State Technological University, Maikop, 385000, Russia

^bCaucasian State Biosphere Nature Reserve, Maikop, 385000, Russia

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

It remains unclear whether alien dominants, on average, have a stronger effect on the species richness of plant communities than native ones. We examined this issue on the example of 20 areas of synanthropic plant communities dominated by species of different biogeographic origin (the study area is the Western Caucasus, the Belaya River valley, 190–680 m above the sea level). Within each of them, samples of aboveground biomass were taken from 25–30 plots of 0.25 m² with different coverings of dominants, which were then sorted by species and weighed. Analysis of the data has shown: 1) the average species richness of samples with a similar degree of dominance of alien and native species differs mainly insignificantly; 2) the close relationship between the degree of dominance of alien species and species richness is, on average, about the same as between the degree of dominance of native species and species richness; 3) the relationship between these characteristics in most cases can be satisfactorily explained on the basis of “energy-diversity” hypothesis; 4) the share of synanthropic plant species in communities with high participation of both alien and aboriginal dominants is not higher than in communities with low participation of these dominants. On the whole, our results indicate a similar and predominantly nonselective nature of the impact of alien and native dominants on accompanying species of communities.

Key words: synanthropic communities, alien dominants, native dominants, biomass, species richness, species pool.

ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA) КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ *CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIĆ, 1986 (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2022 Ермолаев И.В.

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130, Россия
e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.02.2021. После доработки 16.04.2022. Принята к публикации 28.04.2022

Обзор посвящён комплексам паразитоидов *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) во вторичном ареале минёра. За 30 лет исследований выявлено 99 видов из 6 семейств Hymenoptera. Виды представлены полифагами. Привлекательность *C. ohridella* для паразитоидов растёт в ряду: гусеница – прони́мфа – куколка. Яйцевые паразитоиды каштанового минёра не известны. Показатели заражённости паразитоидами в популяциях *C. ohridella* повсеместно низки. Показаны причины неэффективности комплексов паразитоидов минёра.

Ключевые слова: каштановая минирующая моль, *Cameraria ohridella*, паразитоид, Европа.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-18-37

Введение

Каштановая минирующая моль, или охридский минёр *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) – один из самых известных примеров инвазионного чешуекрылого в Европе. В 1879 г. вид был впервые отмечен в гербарном материале из Греции [Lees et al., 2011], описан из Македонии [Deschka, Dimić, 1986]. Основным кормовым растением минёра является каштан конский *Aesculus hippocastanum* L. В 1989 г. *C. ohridella* был найден близ г. Линца (Австрия) [Puchberger, 1990]. Отсюда вид расширил ареал по всей Европе. Динамика формирования вторичного ареала *C. ohridella* детально закартографирована [Tomiczek, Krehan, 1998; Šefrova, Laštůvka, 2001].

В зависимости от климатических условий Европы *C. ohridella* даёт от двух до пяти генераций в год. Продолжительность эмбрионального развития составляет менее двух недель, гусениц (4 возраста) и куколок – около четырёх и двух недель, соответственно. Куколки последнего поколения зимуют в опавшей осенней листве [Pschorn-Walcher, 1994; Šefrova, Skuhřavý, 2000; Šefrova, 2001].

Повреждение листьев каштана, наносимое *C. ohridella*, оказывает негативное влияние на декоративность [Зерова и др.,

2007], продуктивность [Salleo et al., 2003] и генеративную сферу [Thalman et al., 2003] растения. Повреждение 70% листовой поверхности вызывает преждевременное массовое опадание листьев [Антюхова, Мешкова, 2011]. Ослабленные минёром деревья подвержены инфекционным заболеваниям, например, вызванным *Guignardia aesculi* (Peck) V.B. Stewart 1916 или *Erysiphe flexuosa* (Peck) U. Braun & S. Takam. 2000 [Голосова и др., 2008]. Ослабление в результате хронической дефолиации и под влиянием патогенов может приводить к гибели деревьев [Зерова и др., 2007].

Комплексы паразитоидов *C. ohridella* в разных частях вторичного ареала вида исследованы относительно подробно. В настоящий момент существуют десятки таких работ. Со временем росло и количество известных видов паразитоидов, связанных с минёром. Например, если в 1998 г. во вторичном ареале *C. ohridella* таких видов было 22 [Hellrigl, 1998], то в 2001 г. – 26 [Hellrigl, 2001], в 2003 г. – 34 [Del Bene, Gargani, 2003], в 2004–2005 гг. – 37 [Stojamović, Marković, 2004; Kosibowicz, 2005]. К сожалению, анализ всех собранных материалов до сих пор отсутствует.

Цель представленной работы – обобщить многочисленные публикации, связанные с

комплексами паразитоидов *C. ohridella* в вторичном ареале этого вида.

Материал и методика

При составлении таблиц статьи были использованы следующие публикации: Австрия – [Deschka, 1995; Lethmayer, Grabenweger, 1997; Pschorn-Walcher, 1997; Stolz, 1997; Grabenweger, Lethmayer, 1999; Stolz, 2000a, 2000b; Lethmayer, 2002; Grabenweger, 2003; 2004; Baur, 2005; Lethmayer, 2005], Болгария – [Pelov et al., 1993; Tomov, 2002; Grabenweger et al., 2005; Girardo et al., 2007a, 2007b; Tomov, Hristov, 2007], Босния и Герцеговина – [Hellrigl, 2001], Великобритания – [Pocock et al., 2011; Bhatti et al., 2013], Венгрия – [Czencz, Búrge, 1996; Szabóky, 1997; Reider et al., 1999; Balázs, Thuróczy, 2000; Balázs et al., 2001; Тюроч и др., 2003; Horváth, Benedek, 2007], Германия – [Moreth et al., 2000; Freise, Heitland, 2001; Backhaus et al., 2002; Freise, Heitland, 2004; Jäckel et al., 2005; 2006a; Grabenweger et al., 2007; Girardo et al., 2007b; Sedlak, Melber, 2007; Klug et al., 2008], Греция – [Grabenweger et al., 2005], Италия – [Hellrigl, 1998; Maini, Santi, 1999; Hellrigl, 1999; 2001; Clabassi et al., 2002; Lupi, Jucker, 2002; Marchesini et al., 2002; Radeghieri et al., 2002; Zini, 2002; Del Bene, Gargani, 2003; Lupi, Colombo, 2003; Del Bene, Gargani, 2004; Baur, 2005; Lupi, 2005; Ferracini, Alma, 2007; Girardo et al., 2007b], Македония – [Grabenweger, Grill, 2000; Freise et al., 2002; Grabenweger et al., 2005], Польша – [Kosibowicz, 2005; Celmer-Warda et al., 2007; Bystrowski et al., 2008; Tarwacki et al., 2012], Россия – [Гниненко и др., 2011; Костюков и др., 2014a, 2014b, 2015; Костюков, 2016], Румыния – [Drosu et al., 2007; Oltean et al., 2015; Andriescu et al., 2016], Сербия – [Freise et al., 2002; Stojamović, Marković, 2004; Grabenweger et al., 2005; Sebeci et al., 2018], Словакия – [Toth, Lukas, 2005; Toth et al., 2006; Volter, Kenis, 2006], Словения – [Volter, Kenis, 2006], Турция – [Sebeci et al., 2011; Beyarslan, 2017; Sebeci et al., 2018], Украина – [Акимов и др., 2003; Зерова и др., 2007; Трибель и др., 2008; Мешкова, Микулина, 2013], Хорватия – [Grabenweger et al., 2005; Matošević, 2007], Чехия – [Volter, Kenis, 2006; Girardo et al., 2007b; Kuldova et al., 2007; Novákova et

al., 2016], Швейцария – [Baur, 2005; Girardo et al., 2006; 2007a, 2007b, 2007c], Швеция – [Rämert et al., 2011]. Данные таблицы 1 построены с учётом синонимии и современной таксономии [Alekseev et al., 2019].

Результаты и их обсуждение

Во вторичном ареале *C. ohridella* атакуют представители 15 семейств Нуменоптера: Pteromalidae, Eupelmidae, Encyrtidae, Torymidae, Eulophidae, Trichogrammatidae, Mymaridae, Diapriidae, Scelionidae, Platygasteridae, Megaspilidae, Ceraphronidae, Cynipidae, Braconidae, Ichneumonidae [Hellrigl, 2001].

Детальное исследование литературы позволило выявить 99 видов паразитоидов из 6 семейств: *Conomorium patulum* (Walker, 1835), *Mesopolobus mediterraneus* (Mayr, 1903), *Pteromalus chlorogaster* (Thomson, 1878), *P. semotus* (Walker, 1834), *P. varians* (Spinola, 1808) (Pteromalidae), *Eupelmus microzonus* Foerster, 1860, *E. urozonus* Dalman, 1820, *E. vesicularis* (Retzius, 1783) (Eupelmidae), *Isodromus vinulus* (Dalman, 1820) (Encyrtidae), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. elegantissimus* Westwood, 1832, *C. lynceus* Walker, 1838, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. salatis* Walker, 1838, *C. singa* Walker, 1838, *C. staryi* Bouček, 1959, *C. viticola* (Rondani, 1877), *C. vittatus* Walker, 1838, *Diglyphus isaea* (Walker, 1838), *D. minoens* (Walker, 1838), *Elachertus inunctus* Nees, 1834, *E. isadas* (Walker, 1839), *Euplectrus bicolor* (Swederus, 1795), *Hemiptarsenus fulvicollis* Westwood, 1833, *H. ornatus* (Nees, 1834), *H. wailesellae* Nowicki, 1929, *H. waterhousii* Westwood, 1833, *Pnigalio agraulis* (Walker, 1839), *P. cristatus* (Ratzeburg, 1848), *P. longulus* (Zettler, 1838), *P. mediterraneus* Ferrière & Delucchi, 1957, *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. euspilapterygis* (Erdős, 1958), *S. gordius* (Walker, 1839), *S. gregori* Bouček, 1959, *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *S. viridula* (Thomson, 1878), *Zagrammosoma talitzkii* (Bouček, 1961), *Z. variegatum* (Masi, 1907), *Achrysocharoides altilis* (Delucchi, 1954), *A. atys* (Walker, 1839), *A. butus* (Walker, 1839), *A.*

cilla (Walker, 1839), *A. latreillii* (Curtis, 1826), *A. niveipes* (Thomson, 1878), *A. zwoelferi* (Delucchi, 1954), *Chrysocharis amyite* (Walker, 1839), *Ch. elongata* (Thomson, 1878), *Ch. laomedon* (Walker, 1839), *Ch. nautius* (Walker, 1846), *Ch. nephereus* (Walker, 1839), *Ch. nitetis* (Walker, 1839), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. phryne* (Walker, 1839), *Ch. prodice* (Walker, 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Ch. purpurea* Bukovskii, 1938, *Closterocerus lyonetiae* (Ferriere, 1952), *C. trifasciatus* Westwood, 1833, *Derostenus gemmeus* Westwood, 1833, *D. punctiscuta* Thomson, 1878, *Neochrysocharis chlorogaster* (Erdős, 1966), *N. formosus* (Westwood, 1833), *Pediobius alcaeus* (Walker, 1839), *P. cassidae* Erdős, 1958, *P. facialis* (Giraud, 1863), *P. metallicus* (Nees, 1834), *P. pyrgo* (Walker, 1839), *P. saulius* (Walker, 1839), *Euderus albitarsis* (Zetterstedt, 1838), *Aprostocetus epicharmus* (Walker, 1839), *Baryscapus endemus* (Walker, 1839), *B. nigroviolaceus* (Nees, 1834), *B. turionum* (Hartig, 1838), *Melittobia acasta* (Walker, 1839), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *M. platanellus* (Mercet, 1922), *Sigmophora brevicornis* (Panzer, 1804) (Eulophidae), *Blacus maculipes* Wesmael, 1835, *Colastes braconius* Haliday, 1833, *C. flavitarsis* (Thomson, 1892), *C. vividus* Papp, 1975, *Macrocentrus marginator* (Nees, 1811), *Pholetesor bicolor* (Nees, 1834), *Ph. circumscriptus* (Nees, 1834), *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae), *Scambus calobatus* (Gravenhorst, 1829), *S. brevicornis* (Gravenhorst, 1829), *S. inanis* (Schrank, 1802), *Zatypota percontatoria* (Müller, 1776), *Itopectis alternans* (Gravenhorst, 1829), *I. clavicornis* (Thomson, 1889), *I. maculator* (Fabricius, 1775), *Gelis agilis* (Fabricius, 1775), *G. areator* (Panzer, 1804), *G. spurius* (Forster, 1850) (Ichneumonidae).

В комплекс паразитоидов *C. ohridella* входят также не определённые до вида представители родов: *Sphegigaster* sp. [Hellrigl, 2001], *Mesopolobus* sp. [Reider et al., 1999] *Pteromalus* sp. [Pschorn-Walcher, 1997; Reider et al., 1999; Zini, 2002; Туроч и др., 2003; Drosu et al., 2007; Bystrowski et al., 2008; Klug et al., 2008; Tarwacki et al., 2012] (Pteromalidae), *Cirrospilus* sp. [Туроч и др., 2003; Зерова и др., 2007; Kuldova et al., 2007; Matošević, 2007;

Pocock et al., 2011; Matošević, Melika, 2012; Horváth, Benedek, 2007], *Elachertus* sp. [Туроч и др., 2003], *Eulophus* sp. [Horváth, Benedek, 2007], *Pnigalio* sp. [Reider et al., 1999; Del Bene, Gargani, 2003; Туроч и др., 2003; Volter, Kenis, 2006; Зерова и др., 2007; Girardo et al., 2007b; Matošević, 2007; Pocock et al., 2011; Matošević, Melika, 2012; Oltean et al., 2015], *Sympiesis* sp. [Зерова и др., 2007; Horváth, Benedek, 2007], *Achrysocharoides* sp. [Marchesini et al., 2002; Del Bene, Gargani, 2003; Baur, 2005; Зерова и др., 2007], *Chrysocharis* sp. [Czencz, Bürge, 1996; Reider et al., 1999; Moreth et al., 2000; Hellrigl, 2001; Туроч и др., 2003; Volter, Kenis, 2006; Зерова и др., 2007; Girardo et al., 2007b; Klug et al., 2008; Pocock et al., 2011; Rämert et al., 2011; Мешкова, Микулина, 2013; Oltean et al., 2015], *Closterocerus* sp. [Туроч и др., 2003; Matošević, Melika, 2012; Bhatti et al., 2013], *Neochrysocharis* sp. [Reider et al., 1999; Matošević, 2007; Horváth, Benedek, 2007], *Pediobius* sp. [Lupi, Jucker, 2002; Lupi, Colombo, 2003; Oltean et al., 2015], *Aprostocetus* sp. [Reider et al., 1999; Туроч и др., 2003; Baur, 2005; Мешкова, Микулина, 2013], *Baryscapus* sp. [Czencz, Bürge, 1996; Hellrigl, 1998; Reider et al., 1999; Hellrigl, 2001], *Minotetrastichus* sp. [Hellrigl, 2001], *Oomyzus* sp. [Baur, 2005], *Tetrastichus* sp. [Deschka, 1995; Зерова и др., 2007] (Eulophidae), *Telenomus* sp. [Hellrigl, 2001] (Scelionidae), *Aphanogum* sp. [Hellrigl, 2001] (Ceraphronidae), *Adelognathus* sp. [Toth, Lukas, 2005], *Scambus* sp. [Pschorn-Walcher, 1997; Grabenweger, Lethmayer, 1999; Hellrigl, 2001; Freise et al., 2002], *Itopectis* sp. [Grabenweger, Lethmayer, 1999; Celmer-Warda et al., 2007], *Gelis* sp. [Freise et al., 2002] (Ichneumonidae).

Комплексы паразитоидов *C. ohridella* исследованы достаточно подробно в разных частях вторичного ареала вида (табл. 1). Очевидно, что видовое разнообразие паразитоидов вида на определённой территории может зависеть от разнообразия абиотических условий и площади насаждений его кормового растения. На основе анализа данных таблицы 1 видовое разнообразие комплекса паразитоидов *C. ohridella* в отдельной стране положительно и достоверно ($r = 0.46$; $n = 21$; $P < 0.01$) коррелирует с количеством выполненных на

Таблица 1. Видовая структура комплекса паразитов каштановой моли *S. ohridella* в её вторичном ареале (по данным на 2020 г.)

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
	Австрия	Болгария	Босния и Герцеговина	Великобритания	Венгрия	Германия	Греция	Италия	Македония	Польша	Россия	Румыния	Сербия	Словакия	Словения	Турция	Украина	Хорватия	Чехия	Швейцария	Швеция	
Pteromalidae																						
<i>Conomorium patulum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesopolobus mediterraneus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pteromalus chlorogaster</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. semotus</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>P. varians</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Eupelmidae																						
<i>Eupelmus microzonus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. urozonus*</i>	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. vesicularis*</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Encyrtidae																						
<i>Isodromus vinulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eulophidae																						
<i>Cirrospilus diallus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. elegantissimus*</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. lycus*</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pictus*</i>	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. salatis*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. singa*</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. staryi*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. viticola*</i>	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>C. vittatus*</i>	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Diglyphus isaea*</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

pentheus, *Closterocerus trifasciatus*, *Pediobius saulius*, *Baryscapus nigroviolaceus*, *Minotetrastichus frontalis*, *Colastes braconius*, *Scambus inanis*. Рассмотрим характеристики наиболее значимых видов.

Minotetrastichus frontalis – гregarный эктопаразитоид гусениц и куколок минирующих насекомых. Известен как вторичный и третичный паразитоид представителей Eulophidae и Braconidae [Graham, 1987]. *M. frontalis* зимует на стадии личинки в минах [Lupi, 2005]. Это один из наиболее важных паразитоидов *C. ohridella*, распространённый по всему ареалу хозяина. В 9 странах вид отмечен как доминант, в 8 – субдоминант (табл. 1). Паразитоид атакует минёра от гусениц младшего возраста (L2) до куколки, предпочитает гусениц старшего возраста (L4) [Lupi, 2005; Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. На одной гусенице *C. ohridella* находили до 9 [Lupi, 2005] и даже 10 [Grabenweger et al., 2010] личинок *M. frontalis*. В ряде случаев *M. frontalis* был отмечен как гиперпаразитоид, например, *P. agraulis*, *P. pectinicornis*, *P. saulius*, и, вероятно, *S. inanis* [Grabenweger, 2001; 2003; Lupi, 2005; Volter, Kenis, 2006; Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. Известны случаи мультипаразитизма *M. frontalis* с *P. saulius* и *C. trifasciatus* [Volter, Kenis, 2006].

Pediobius saulius – первичный, часто вторичный, редко третичный одиночный эндопаразитоид личинок и куколок преимущественно минирующих насекомых [Bouček, Askew, 1968]. Вид широко распространён в Палеарктике [Viggiani, 1964]. *P. saulius* в качестве паразитоида *C. ohridella* известен в 18 странах. В 9 из них вид отмечен как доминант. Это страны Балканского полуострова и соседние с ними – Словакия [Volter, Kenis, 2006], Венгрия [Horváth, Benedek, 2007] и Турция [Sebeci et al., 2011]. Паразитоид атакует минёра от гусениц старшего возраста (L4) до стадии куколки, предпочитает куколку [Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. Известны случаи гиперпаразитизма *P. saulius* на *Colastes braconius* [Tomov, Hristov, 2007].

Анализ образцов *P. saulius* (146 особей из 10 стран Европы) с помощью ДНК-барко-

динга (секвенирования фрагмента митохондриального гена COI) показал существование специализированной на *C. ohridella* балканской «расы» *P. saulius*. Потенциально этот балканский гаплотип может быть использован в качестве биологического агента против *C. ohridella* по всей Европе [Hernández-López et al., 2011].

C. trifasciatus – первичный, реже вторичный, одиночный эндопаразитоид личинок и куколок [Bouček, Askew, 1968]. Личинка зимует внутри куколки хозяина [Lupi, 2005]. *C. trifasciatus* повсеместно известен в качестве паразитоида *C. ohridella* (табл. 1). Вид отмечен как субдоминант в Италии [Lupi, 2005], Боснии и Герцеговине [Hellrigl, 2001], Германии [Sedlak, Melber, 2007], Хорватии [Grabenweger et al., 2005] и Греции [Grabenweger et al., 2005] входил в тройку наиболее значимых паразитоидов инвазионного вида. *C. trifasciatus* атакует *C. ohridella* от гусениц младшего возраста (L2) до куколки, предпочитает поздние стадии развития минёра [Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. Известен как гиперпаразитоид личинок и куколок других паразитоидов, например, *Chrysocharis* spp. [Grabenweger, 2001], *P. saulius* [Tomov, Hristov, 2007].

Pnigalio agraulis – одиночный эктопаразитоид преимущественно личинок насекомых-минёров [Bouček, Askew, 1968]. Фактическая плодовитость самок *P. agraulis* составляет в среднем 65 яиц [Jäckel et al., 2006b; Grabenweger et al., 2009]. Зимует на стадии куколки [Lupi, 2005]. Один из важных паразитоидов *C. ohridella*, выявленный в 20 странах. Вид отмечен как субдоминант в Великобритании [Bhatti et al., 2013], Швейцарии [Girardo et al., 2007c], Германии [Jäckel et al., 2006a], Польше [Bystrowski et al., 2008; Tarwacki et al., 2012] и Венгрии [Horváth, Benedek, 2007]. В Италии [Hellrigl, 1998], Румынии [Andriescu et al., 2016] и Болгарии [Tomov, Hristov, 2007] входил в тройку наиболее важных паразитоидов *C. ohridella*. *P. agraulis* атакует гусениц 4 возраста [Grabenweger, 2003] и прониимфы *C. ohridella* [Tomov, Hristov, 2007]. В ряде случаев *P. agraulis* был отмечен как гиперпаразитоид на куколках эувлофид [Volter, Kenis, 2006]. Раз-

работана методика выращивания *P. agraulis* в условиях лаборатории [Grabenweger et al., 2009].

Потенциальные паразитоиды также обладают определёнными адаптациями к *C. ohridella* и формируют связи с минёром на территории менее 50% его вторичного ареала. Как правило, эти территории может объединять схожесть абиотических условий среды. Это 17 видов (или 17.2% списка): *Eupelmus urozonus*, *Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus*, *Elachertus inunctus*, *Hemiptarsenus ornatus*, *Pnigalio longulus*, *P. mediterraneus*, *P. soemius*, *Sympiesis gordius*, *Zagrammosoma talitzkii*, *Z. variegatum*, *Chrysocharis nitetis*, *Ch. phryne*, *Closterocerus lyonetiae*, *Neochrysocharis chlorogaster*, *Minotetrastichus platanellus* и *Itopectis alternans*. Например, *E. urozonus* как паразитоид *C. ohridella* обычен в Центральной Европе: Германии [Sedlak, Melber, 2007], Австрии [Grabenweger, Lethmayer, 1999; Stolz, 2000a; Lethmayer, 2002; Grabenweger, 2004], Северной Италии [Hellrigl, 1998; 2001], Хорватии [Grabenweger et al., 2005; Matošević, 2007], Венгрии [Reider et al., 1999]. При этом известны отдельные случаи участия вида в комплексах паразитоидов минёра в Великобритании [Росock et al., 2011], Болгарии [Томов, Нристов, 2007] и России [Костюков и др., 2014а, 2014b]. Другой пример. Эктопаразитоид *P. mediterraneus* атакует *C. ohridella* преимущественно в странах близ Чёрного моря: Турции [Sebeci et al., 2011], Болгарии [Pelov et al., 1993], Румынии [Drosu et al., 2007], Украине [Мешкова, Микулина, 2013], России [Костюков, 2016].

Комплексы паразитоидов вторичного ареала *C. ohridella* характеризуются отсут-

ствием в них специалистов. Практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи, в том числе, с видами четырёх отрядов минирующих насекомых [Universal Chalcidoidea Database, 2022]. Например, каждый из одиннадцати видов чешуекрылых-минёров из родов *Phyllocnistis* и *Phyllonorycter*, развивающихся на декоративных широколиственных деревьях (*Populus* spp., *Salix* spp., *Prunus* spp., *Quercus* spp., *Platanus* spp., *Ulmus* spp.) близ конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.) в г. Турине (Сев. Италия), был атакован как минимум тремя видами паразитоидов комплекса *C. ohridella* из семи (*Pnigalio agraulis*, *Zagrammosoma variegatum*, *Pediobius saulius*, *Closterocerus trifasciatus*, *Chrysocharis nephereus*, *Minotetrastichus frontalis*, *M. platanellus*) [Ferracini, Alma, 2007].

Яйцевой паразитизм *C. ohridella* неизвестен [Grabenweger, 2003; Ferracini, Alma, 2007]. Привлекательность минёра для паразитоидов растёт в ряду: гусеница – пронимфа – куколка (табл. 2).

Несмотря на существующие методические различия подходов к оценке заражённости паразитоидами популяций *C. ohridella* практически во всех работах была показана несостоятельность комплекса этих энтомофагов как основного фактора регуляции динамики численности минёра (табл. 3). В отдельных локациях заражённость паразитоидами достигала значений 80.0–81.0% [Lupi, Colombo, 2003; Lupi, 2005], однако средние величины показателя на исследуемой территории были всегда низкими. Например, анализ более чем 111 тысяч мин *C. ohridella*, исследованных в период 2001–2003 гг. в 70 локациях Европы, показал среднюю заражён-

Таблица 2. Доля видов в комплексе паразитоидов (%), атакующих *C. ohridella*, на разных стадиях развития

Стадия	Источник			Средняя доля видов, %
	Grabenweger, 2004*	Girardo et al., 2006*	Volter, Kenis, 2006*	
Яйцо	0	0	0	0
Гусеница (L1–L2)	5.7	4.0	2.4	4.0
Гусеница (L3–L4)	34.3	21.5	11.7	22.5
Пронимфа	34.3	44.2	28.3	35.6
Куколка	25.7	30.3	57.6	37.9

Примечание. * – оригинальный пересчёт по материалам публикаций.

Таблица 3. Примеры заражённости паразитоидами (%) каштановой моли *C. ohridella* в разных частях вторичного ареала минёра

Страна	Период	Место	Биотоп	Заражённость паразитоидами	Авторы
Великобритания	2007	4 локации в г. Лондоне	Уличные посадки, парки	0–6.7, 3.2*	Bhatti et al., 2013
	2002–2004	г. Делемон	Посадки близ смешенного леса	5.0*	Girardoz et al., 2006, 2007c
Швейцария	2002–2003	г. Делемон, Базель	Уличные и загородные посадки	5.0*	Girardoz et al., 2007a
	2003	6 локаций по стране	Уличные посадки, парки	0.2–9.0, 2.8*	Girardoz et al., 2007b
	2000–2001	г. Верона	Уличные и загородные посадки	до 10.0	Marchesini et al., 2002
	2001	г. Тренто	Уличные посадки, парки, сады	5.5–51.7	Zini, 2002
Италия	2001–2002	г. Флоренция, Пистойя, Лукка	Уличные посадки, пригород	0–33.0, 5.0*	Del Bene, Gargani, 2003
	2001–2002	г. Милан, Монца, Бергамо, Комо, Варезе	Уличные посадки	0–80.0	Lupi, Colombo, 2003
	2001–2003	Ломбардия	5 парков	0–81.0, 6.0* (2001), 0–13.0, 2.1* (2002), 0–41.0, 7.7* (2003)	Lupi, 2005
	2001–2005	9 локаций в г. Турине	Уличные посадки, парки	1.4–14.7, 6.5*	Ferracini, Alma, 2007
	1998–2001	8 локаций в Баварии	Уличные посадки	0–17.9, 4.3*	Freise, Heitland, 2001
Германия	1999	Лангенбах (Бавария)	–	1.0–5.0	Freise, Heitland, 2004
	2003–2004	г. Берлин	Уличные посадки, парки	2.6–18.9, 8.0*	Jäckel et al., 2006a
	2006	3 локации близ г. Ганновера	Уличные посадки, парки	5.6–14.7, 9.3*	Sedlak, Melber, 2007
	1997–1998	–	–	0.2–7.0	Skuhravy, 1999
Чехия	2001–2002	г. Пльзень	Уличные посадки, парки	0.8–2.7, 1.9*	Girardoz et al., 2007b
	2001–2003	5 локаций по стране	Уличные посадки, парки	1.0–11.3, 5.4*	Volter, Kenis, 2006
Словения	2003	д. Липица	Уличные посадки	8.0	Volter, Kenis, 2006
	1996	2 локации в г. Вена, 1 – в Нижней Австрии	Уличные посадки, парки	1.0–5.2, 2.3*	Lethmayer, Grabenweger, 1997
Австрия	1996–1999	г. Вена, Нижняя Австрия	Уличные посадки, парки	0.5–45.0	Stolz, 2000a, 2000b
	1997	г. Вена	2 аллеи	7.0–21.5	Grabenweger, Lethmayer, 1999
	1998	г. Вена	Парк	9.8	Grabenweger, 2003
Хорватия	1996–2000	г. Вена, Нижняя Австрия	Уличные посадки	5.0–20.0	Lethmayer, 2002
	2001–2003	3 локации по стране	Искусственные посадки	8.0–15.8, 10.6*	Grabenweger et al., 2005

Польша	2004–2005	6 локаций по стране	Уличные посадки	10.9–57.4, 31.1*	Bystrowski et al., 2008
	2004–2006	6 локаций по стране	Уличные и дорожные посадки	9.6–48.8, 33.2*	Tarwacki et al., 2012
	2005–2006	8 локаций по стране	–	15.0–70.0	Celmer-Warda et al., 2007
Словакия	2003	г. Илава	Уличные посадки, парки	14.6	Volter, Kenis, 2006
	1997–1998	9 локаций в г. Будапеште	Уличные посадки, парки	0–32.5, 6.4*	Balázs, Thuróczy, 2000
Венгрия	1998–2004	г. Хедервар	Искусственные посадки	9.1–32.3, 18.6*	Horváth, Benedek, 2007
	1998–1999	6 локаций	–	2.5–21.1, 8.6*	Freise et al., 2002
	2001	8 локаций по стране	–	до 20.0	Stojamović, Marković, 2004
Сербия	2001–2003	1 локация	Искусственные посадки	16.5	Grabenweger et al., 2005
	2017	5 локаций в г. Белграде	Парки	0–12.0	Cebeci et al., 2018
	1998–1999	2 локации	–	3.7–25.1, 17.1*	Freise et al., 2002
Македония	2001–2003	Оз. Охрид	Искусственные посадки	14.0	Grabenweger et al., 2005
	2001–2003	9 локаций по стране	5 точек с естественными 4 – с искусственными посадками	4.2–20.9, 12.3* и 5.2–21.0, 11.4*	Grabenweger et al., 2005
Греция	2005–2006	г. Бухарест	Уличные посадки	7.8–22.1, 16.8*	Drosu et al., 2007
	2012–2013	г. Клуж-Напока	Уличные посадки, парки	до 10.4*	Oltean et al., 2015
Румыния	2001–2003	5 локаций по стране	1 точка с естественными, 4 – с искусственными посадками	10.6 и 3.6–11.7, 7.8*	Grabenweger et al., 2005
	2002–2003	г. София, Дервиша, Шумен	Уличные и загородные посадки	11.0*	Girardoz et al., 2007a
Болгария	2002–2003	г. София	Уличные посадки	2.7–14.1, 8.1*	Girardoz et al., 2007b
	2002–2003	17 локаций по стране	Искусственные посадки	4.2–43.5, 15.8*	Tomov, Hristov, 2007
Турция	2017	г. Стамбул	Лес	4.0–28.0	Cebeci et al., 2018
Украина	2008–2011	г. Харьков	Парки	0–3.2, 0.9*	Мешкова, Микулина, 2013
	2013	г. Краснодар	Агросистемы	12.5–33.6	Костоков и др., 2014a, 2014b, 2015
Россия	2014–2015	г. Краснодар	Агросистемы	12.5–66.7	Костоков, 2016

Примечание. * – средние значения показателя.

ность паразитами 5.7% [Grabenweger et al., 2010]. Для того чтобы понять причины этого явления рассмотрим случай взаимодействия комплекса паразитоидов с аборигенным видом чешуекрылого-минёра.

Наше исследование хронического очага осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Gracillariidae), проведённое в течение 2014–2017 гг. близ г. Ижевска, показало, что развитие комплекса паразитоидов минёра было связано с ежегодным увеличением количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19, соответственно) и сменой доминантных видов ((*Pholetesor circumscriptus*) – (*Closterocerus trifasciatus* + *Minotetrastichus frontalis*) – (*Cirrospilus pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Chrysocharis pentheus*), соответственно) [Ермолаев и др., 2019, 2022]. Ежегодный рост показателя заражённости паразитоидами (до 70%) привёл к затуханию очага *Ph. apparella* в 2018 г. Другими словами, комплекс паразитоидов в очаге *Ph. apparella* проходит определённое развитие. Ежегодно растёт как количество видов, входящих в комплекс, так и общий показатель заражённости паразитоидами генераций минёра. Эти структурные и функциональные изменения сопровождаются ежегодной сменой доминирующих видов. Развитие структуры комплекса паразитоидов в очаге минёра основано на мультитрофических взаимодействиях между видами. Усложнение структуры (за всю историю очага – до 26 видов) могло происходить как за счёт усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счёт проявления новых случаев гиперпаразитизма. Увеличение видового разнообразия первичных паразитоидов хозяина положительно связано с числом видов гиперпаразитов [Hawkins, 1994, с. 135], а общий уровень гиперпаразитизма может достигать 90% [Holler et al., 1993].

Комплекс паразитоидов локальной популяции во вторичном ареале *C. ohridella* не проявляет развития структуры во времени. Например, семилетнее исследование динамики комплекса паразитоидов *C. ohridella* в г. Хедервар (Венгрия) показало отсутствие существенных изменений в его структуре [Horváth, Benedek, 2007]. То же было отмечено

и в пятилетних данных в г. Турине (Сев. Италия) [Ferracini, Alma, 2007].

Первая причина неэффективности комплекса паразитоидов *C. ohridella* связана с нехваткой видов первичных паразитоидов и прежде всего коинобионтов. Общеизвестно, что эндопаразитоиды предпочитают нападать на гусениц *Phyllonorycter* младшего возраста, в то время как эктопаразитоиды – преимущественно с четвёртого [Askew, Shaw, 1979]. Если в первом случае атакованная гусеница продолжает своё развитие, то во втором она будет жива, но необратимо парализована [Тобиас, 2004]. Отсюда представители двух разных стратегий паразитизма: идио- и коинобионты [Askew, Shaw, 1986]. Заражение и полное развитие идиобионта происходит на одной стадии развития хозяина, а коинобионта – на разных [Askew, Shaw, 1986]. В нашем случае (табл. 1) отношение идио- к коинобионтам среди перспективных паразитоидов – 8 : 6, среди потенциальных – 12 : 5. В обоих случаях отмечена нехватка представителей второй группы. Именно коинобионты, обладая физиологическими адаптациями к хозяину, оказывают наиболее значимый эффект в регуляции его численности. Проиллюстрируем этот тезис.

Интродукция узкоспециализированного коинобионта из первичного во вторичный ареал минёра зачастую полностью решала проблемы с инвазионным видом. В 1950 г. фоновый европейский вид *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) (Gracillariidae) был завезён в Новую Зеландию и стал основным вредителем дубов и ряда других деревьев [Thomas, Hill, 1989]. В 1957 г. здесь были выпущены два наиболее важных европейских коинобионта минёра: *Achrysocharoides splendens* (Delucchi, 1954) (Eulophidae) и *Pholetesor circumscriptus* (Nees, 1834) (Braconidae). Через несколько лет показатель заражённости минёра паразитоидами достиг 80%, в результате чего плотность *Ph. messaniella* была снижена до фонового уровня [Thomas, Hill, 1989]. Другой пример. Анализ плотности заселения европейским видом – листовничной чехлоноской *Protocryptis laricella* (Hübner, 1817) (Coleophoridae) листовницы западной *Larix occidentalis* Nutt.

и заражённости минёра завезённым из первичного ареала коинобионтом *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae), проведённый в течение 1972–1995 гг. на 13 пробных площадях в Голубых горах (Blue Mountains) (Канада), показал снижение в результате деятельности паразитоида плотности инвайдера до фоновой [Ryan, 1990, 1997]. Повторная работа на этих же пробных площадях в 2010 г. выявила крайне низкую среднюю плотность заселения деревьев чехлоноской (0.073 гусеницы на 1 брахибласт) [Oester, Shaw, 2012]. При этом заражённость паразитоидом *A. pumila* варьировала по пробным площадям от 1.8 до 53.4% [Oester, Shaw, 2012].

Становление доминантов среди первичных паразитоидов *C. ohridella* на определённой территории проходит в конкуренции с другими кандидатами (как перспективными, так и потенциальными видами паразитоидов) и может носить многоэтапный характер. Так, в результате реализации шести крупных проектов по всей территории Венгрии в период с 1994 по 2001 г. выявлено, что в начале инвазии *C. ohridella* (в 1994 г.) в стране среди паразитоидов минёра доминировал *Pnigalio agraulis* (I этап), однако в дальнейшем его доля в комплексе стремительно упала [Туроч и др., 2003]. С 1996 по 1999 г. среди паразитоидов преобладал *Minotetrastichus frontalis* (II этап). С 1998 г. стала расти доля *Pediobius saulius*, в результате чего в 2000–2001 гг. вид стал новым доминантом (III этап). Интересно, что динамика роли *M. frontalis* и *P. saulius* зеркально противоположна друг другу [Туроч и др., 2003]. Схожие трансформации в структуре доминантов отмечали, по-видимому, в Австрии [Lethmayer, 2003]. Другой пример. Если в 1998 г. в Сербии в комплексе паразитоидов *C. ohridella* доминировал *Closterocerus trifasciatus*, вторым был *P. agraulis*, а третьим – *P. saulius* (I этап) [Freise et al., 2002], то в 2001 г. начинает преобладать *M. frontalis*, вторым становится *P. saulius* (II этап) [Stojamović, Marković, 2004]. В 2002–2003 гг. преобладает *P. saulius* (III этап) [Grabenweger et al., 2005], который доминирует до сих пор [Sebeci et al., 2018]. Не исключено, что северо-западный и юго-восточный кластеры паразитоидов *C. ohridella* в Европе в фундаментальной рабо-

те Г. Грабенвегера и др. [Grabenweger et al., 2010] – это всего лишь срез состояния разных этапов становления доминантов в комплексе паразитоидов *C. ohridella*. На Балканах, где формирование комплекса началось значительно раньше, доминирует *P. saulius* (III этап), а в Центральной и Западной Европе, где времени прошло значительно меньше, преобладает *M. frontalis* (II этап). Очевидно, что продолжительность каждого этапа на определённой территории зависит от совокупности локальных экологических факторов.

Вторая причина неэффективности комплекса паразитоидов *C. ohridella* связана с отсутствием эволюционно сложившихся ассоциаций вторичных паразитоидов к определённому сочетанию «растение-хозяин – минёр – первичный паразитоид». Например, за 5 лет исследований в Турине из 29 033 экземпляров паразитированных гусениц и куколок *C. ohridella* гиперпаразитизм составил только 0.08% случаев [Ferracini, Alma, 2007]. Гиперпаразитоид может найти хозяина как по запаху, связанному с активностью микробиологических симбионтов (например, полиднавирусов у представителей ихневмонид и браконид), впрыснутых в тело фитофага первичным паразитоидом [Zhu et al., 2018], так и по летучим соединениям, выделяемым растением при питании личинки фитофага [Poelman et al., 2012]. Становление новых устойчивых инфохимических связей между видами комплекса паразитоидов нового фитофага (а в нашем случае ещё и на интродуцированном растении) требует времени. По мнению экспертов [Cornell, Hawkins, 1993], на эволюционное развитие комплекса паразитоидов, способного регулировать численность популяции инвазионного вида, необходимо до 10 000 лет.

Общей проблемой функционирования комплексов паразитоидов фитофагов Европы является преобладание искусственных насаждений в сочетании со значительной антропогенной нагрузкой на них. Известно, что видовая структура таких ассоциаций напрямую зависит от разнообразия альтернативных растительных хозяев и, как следствие, растений, входящих в эту экосистему. Помимо этого, альтернативные расте-

ния могут быть важным источником нектара при дополнительном питании паразитоидов. Эффект влияния разнообразия фитоценоза на заражённость паразитоидами *C. ohridella* отмечен в Австрии [Lethmayer, 2002], Румынии [Oltean et al., 2015] и России [Костюков, 2016]. Например, заражённость паразитоидами *C. ohridella* в парке г. Клуж-Напока (Румыния) была выше аналогичного показателя на его улицах [Oltean et al., 2015]. Исследование комплекса паразитоидов *C. ohridella* г. Краснодара, проведённое в 2012–2013 гг. близ агроэкосистемы (1-й вариант), позволило выявить 42 вида паразитоида минёра [Костюков и др., 2014а, 2014б]. Продолжение этой работы в 2014–2016 гг. на новой пробной площади с бóльшим (в 3 раза) разнообразием древесных и кустарниковых растений (2-й вариант) помогло установить ещё 26 видов [Костюков, 2016]. При этом локальная видовая структура комплекса паразитоидов *C. ohridella* пополнилась прежде всего за счёт потенциальных и перспективных паразитоидов – 22.1 и 17.6% от общего количества видов в комплексе, соответственно. Увеличение разнообразия растений в экосистеме оказывает положительное влияние и на значения заражённости минёров паразитоидами. Если в первом варианте показатель составил 12.5–33.6% [Костюков и др., 2014а, 2014б], то во втором – до 66.7% [Костюков, 2016].

Принято считать, что *C. ohridella* является видом Балканского происхождения [Lees et al., 2011]. Исследования в естественных и искусственных насаждениях каштана конского *Aesculus hippocastanum* в пяти странах Балкан показало удивительную схожесть видовых структур комплексов паразитоидов *C. ohridella*, доминирующих видов (*Pediobius saulius*, *Minotetrastichus frontalis*, *Closterocerus trifasciatus*) и показателей заражённости паразитоидами (от 3.6 до 21.0%) [Grabenweger et al., 2005]. Постоянно высокая плотность заселения каштана конского минёром на значительной территории Балкан, отсутствие здесь специфических видов паразитоидов (и, прежде всего, коинобионтов) в естественных насаждениях и низкий уровень заражённости паразитоидами свидетельствуют о том, что вопрос относительно истинного первичного

ареала *C. ohridella* может быть окончательно не решён.

Благодарности

Выражаю благодарность С.Ю. Синёву (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах её выполнения.

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

- Акимов И.А., Зерова М.Д., Нарольский Н.Б., Свиридов С.В., Коханец А.М., Никитенко Г.Н., Гершензон З.С. Биология каштановой моли *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Украине. Сообщение 1 // Вестник зоологии. 2003. Т. 37 (5). С. 41–52.
- Антохова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративных древесно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь: Приднестровский педагогический университет, 2011. 204 с.
- Гниненко Ю.И., Костюков В.В., Кошелева О.В. Новые инвазионные насекомые в лесах и озеленённых посадках Краснодарского края // Защита и карантин растений. 2011 (4). С. 49–50.
- Голосова М.А., Гниненко Ю.И., Голосова Е.И. Каштановый минёр *Cameraria ohridella* – опасный карантинный вредитель на объектах городского озеленения. М., 2008. 26 с.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Куропаткина Ю.С., Егоренкова Е.Н. Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осинового моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101 (4). С. 409–416.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Рублёва Е.А., Куропаткина Ю.С. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности осинового моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) в очаге минёра в Удмуртии // Зоологический журнал. 2019. Т. 98 (5). С. 525–534.
- Зерова М.Д., Никитенко Г.Н., Нарольский Н.Б., Гершензон З.С., Свиридов С.В., Лукаш О.В., Бабидорич М.М. Каштановая минирующая моль в Украине. Київ: Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, 2007. 88 с.

- Костюков В.В. Сообщение второе о паразитах каштановой моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic) в России // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы международной научно-практической конференции «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем». 20–22 сентября 2016 г. Краснодар, 2016. Вып. 9. С. 145–148.
- Костюков В.В., Кошелева О.В., Наконечная И.В., Гунашева З.М. Первое сообщение о паразитах каштановой моли в России // Защита и карантин растений. 2014а (9). С. 41–42.
- Костюков В.В., Кошелева О.В., Гунашева З.М., Наконечная И.В. Паразиты каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic, Lepidoptera, Gracillariidae) в окрестностях Краснодара // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы международной научно-практической конференции «Инновационные технологии применения биологических средств защиты растений в производстве органической сельскохозяйственной продукции». 16–18 сентября 2014 г. Краснодар. 2014б. Вып. 8. С. 177–181.
- Костюков В.В., Кошелева О.В., Наконечная И.В. Паразиты *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) в окрестностях Краснодара // Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум СНГ). Нижний Новгород, 6–12 сентября 2015 г. Н. Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2015. С. 88.
- Мешкова В.Л., Микулина И.Н. Энтомофаги адвентивных молей-минёров в зелёных насаждениях Харьковщины // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития. Материалы международной конференции. Гомель, 9–11 октября 2013 г. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2013. С. 92–96.
- Тобиас В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды Русского энтомологического общества. СПб.: ЗИН РАН, 2004. Т. 75 (2). 148 с.
- Трибель С.О., Гаманова О.М., Свентославскі Я. Каштанова мінуюча міль. Київ: Колобіг, 2008. 72 с.
- Туроч Ч., Балаш К., Шалы Р. Изменения в паразито-комплексе охридского минёра *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic в связи с появлением вредителя в Венгрии // Информационный бюллетень № 2 постоянной комиссии по биологической защите леса. Биологическая защита леса и лесопатологический мониторинг. Пушкино, 2003. С. 164–171.
- Alekseev V.N., Belokobylskij S.A., Chemyreva V.G., Davidian E.M., Egorenkova E.N., Humala A.E., Kasparyan D.R., Khalaim A.I., Kolyada V.A., Kosheleva O.V., Kostjukov V.V., Kotenko A.G., Lelej A.S., Melika G., Samartsev K.G., Sundukov Yu.N., Timokhov A.V., Trjapitsyn S.V., Trjapitsyn V.A., Tselikh E.V., Achterberg C. van, Zerova M.D. Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. II. Aprocrita: Parasitica // Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Supplement 8. St Petersburg: Zoological Institute RAS, 2019. 594 p.
- Andriescu I., Ureche C., Perju T., Stolnicu A.M. Formation of the parasitoid complexes in four invasive mining species of Macrolepidoptera in Romania // “Sustainable use, protection of animal world and forest management in the context of climate change” dedicated to the 70th anniversary from the creation of the first research institutions and 55th of the inauguration and foundation of the Academy of Sciences of Moldova. IX-th international conference of zoologists. 12–13 October 2016. Chisinau, 2016. P. 90–92.
- Askew R.R., Shaw M.R. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors // Zoological Journal of Linnean Society. 1979. Vol. 67. P. 31–49.
- Askew R.R., Shaw M.R. Parasitoid communities: their size, structure, and development // Insect Parasitoids. J. Waage, D. Greathead (eds.). London: Acad. Press, 1986. P. 225–264.
- Backhaus G.F., Wulf A., Kehr R., Schröder T. Die Rosskastanien-Miniermotte (*Cameraria ohridella*) – Biologie, Verbreitung und Gegenmaßnahmen // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. 2002. Bd. 54 (3). S. 56–62.
- Balázs K., Thuróczy C. Über den Parasitoidkomplex von *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic 1986 (Lepidoptera, Lithocolletidae) // Entomologica Basiliensia. 2000. Bd. 22. S. 269–277.
- Balázs K., Thuróczy C., Ripka G. Parasitoids of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) in Hungary // Parasitic Hymenoptera: taxonomy and biological control. International symposium. 14–17 May, 2001. Kőszeg, 2001. P. 24.
- Baur H. Determination list of entomophagous insects nr 14. Bulletin. Section Regionale Ouest Palaearctique, Organisation Internationale de Lutte Biologique. 2005. Vol. 28 (11). 71 p.
- Beyarslan A. Checklist of Turkish Doryctinae (Hymenoptera, Braconidae) // Linzer Biologische Beiträge. 2017. Vol. 49 (1). P. 415–440.
- Bhatti I., Ozanne C., Shaw P. Parasitoids and parasitism rates of the horse chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) across four sites in south-west London // Arboricultural Journal: The International Journal of Urban Forestry. 2013. Vol. 35 (3). P. 147–159.
- Bouček Z., Askew R.R. Index of Palaeartic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris, 1968. 260 p.
- Bystrowski C., Celmer-Warda K., Tarwacki G. Wpływ stanowiska kasztanowca (*Aesculus hippocastanum* L.) na występowanie i liczebność parazytoidów szrotówka kasztanowcowiaczka (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic) w centralnej Polsce // Leśne Prace Badawcze. 2008. Vol. 69 (1). P. 49–55.
- Cebeci H.H., Grabenweger G., Ayberk H. Eulophid parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) of the horse chestnut

- leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), from Istanbul, Turkey // Turkish Journal Zoology. 2011. Vol. 35 (5). P. 777–780.
- Cebeci H.H., Markovic C., Grabenweger G., Ayberk H., Dobrosavljevic J., Goltas M., Stojanovic A. Preliminary notes on pupal parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Belgrade and Istanbul // Fresenius Environmental Bulletin. 2018. Vol. 27 (10). P. 7122–7124.
- Celmer-Warda K., Bystrowski C., Tarwacki G. Species composition of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae) parasitoids from Poland // Alien invasive species and international trade. Warsaw: Forest Research Institute, 2007. P. 163–164.
- Clabassi I., Giugovaz L., Reggiori F., Rama F. Monitoraggio di *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae) dell'ippocastano nella provincia di Trieste: primi risultati con l'uso del feromone specifico // Atti Giornate Fitopatologiche. 2002. Vol. 1. P. 513–518.
- Cornell H.V., Hawkins B.A. Accumulation of native parasitoids species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders // American Naturalist. 1993. Vol. 141 (6). P. 847–865.
- Czencz K., Búrjes Gy. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic 1986, Lep. Lithocolletidae) // Növényvédelem. 1996. T. 32 (9). O. 437–445.
- Del Bene G., Gargani E. *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep. Gracillariidae) and its natural enemies in Tuscany // Redia. 2003. Vol. 86. P. 115–127.
- Del Bene G., Gargani E. Biology and control of *Phyllocnistis citrella* and *Cameraria ohridella* in Central Italy // 1st International *Cameraria* Symposium. *Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miners in Europe. Praga, 24–27 March, 2004. 2004. P. 8.
- Deschka G., Dimić N. *Cameraria ohridella* sp. n. (Lep., Lithocolletidae) aus Mazedonien, Jugoslawien // Acta entomologica Jugoslavica. 1986. Bd. 22 (1–2). S. 11–23.
- Deschka G. Beitrag zur Populationsdynamik der *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Gracillariidae, Lepidoptera, Chalcididae, Ichneumonidae, Hymenoptera) // Linzer Biologische Beiträge. 1995. Bd. 27 (1). P. 255–258.
- Drosu S., Chireceanu C., Ciobanu M., Manole T. Parasitism of the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) in Bucharest area // Entomologica Romanica. 2007. Vol. 12. P. 251–255.
- Ferracini C., Alma A. Evaluation of the community of native eulophid parasitoids on *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic in urban areas // Environmental Entomology. 2007. Vol. 36 (5). P. 1147–1153.
- Freise J.F., Heitland W. Neue Aspekte zur Biologie und Ökologie der Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic 1986 (Lep., Gracillariidae), einem neuartigen Schädling *Aesculus hippocastanum* // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. 2001. Bd. 13. S. 135–139.
- Freise J.F., Heitland W. Parasitierungsraten: Ermittlung und Interpretation am Fallbeispiel der Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella*, einer invasiven und faunen-
- fremden Schmetterlingsart in Europa // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. 2004. Bd. 14. S. 347–350.
- Freise J.F., Heitland W., Toshevski I. Parasitism of the horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae), in Serbia and Macedonia // Anzeiger für Schädlingskunde. 2002. Vol. 75. P. 152–157.
- Girardoz S., Kenis M., Quicke D.L.J. Recruitment of native parasitoids by an exotic leaf miner, *Cameraria ohridella*: host-parasitoid synchronization and influence of the environment // Agricultural and Forest Entomology. 2006. Vol. 8. P. 49–56.
- Girardoz S., Tomov R., Eschen R., Quicke D.L.J., Kenis M. Two methods of assessing the mortality factors affecting the larvae and pupae of *Cameraria ohridella* in the leaves of *Aesculus hippocastanum* in Switzerland and Bulgaria // Bulletin of Entomological Research. 2007a. Vol. 97. P. 445–453.
- Girardoz S., Volter L., Tomov R., Quicke D.L.J., Kenis M. Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners // Journal of Applied Entomology. 2007b. Vol. 131 (9–10). P. 603–612.
- Girardoz S., Quicke D.L.J., Kenis M. Factors favouring the development and maintenance of outbreaks in an invasive leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): a life table study // Agricultural and Forest Entomology. 2007c. Vol. 9. P. 141–158.
- Grabenweger G. Host-parasitoid-hyperparasitoid interactions in the *Cameraria ohridella* complex (Lepidoptera: Gracillariidae) // Abstracts of papers. International symposium. Parasitic Hymenoptera: taxonomy and biological control. 14–17 May, 2001. Kőszeg, Hungary. 2001. P. 30.
- Grabenweger G. Parasitism of different larval stages of *Cameraria ohridella* // BioControl. 2003. Vol. 48. P. 671–684.
- Grabenweger G. Poor control of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), by native European parasitoids: a synchronization problem // European Journal of Entomology. 2004. Vol. 101. P. 189–192.
- Grabenweger G., Avtzis N., Girardoz S., Hrasovec B., Tomov R., Kenis M. Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans // Agricultural and Forest Entomology. 2005. Vol. 7. P. 291–296.
- Grabenweger G., Grill R. On the place of origin of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Gracillariidae: Lepidoptera) // Beiträge zur Entomofaunistik. 2000. Bd. 1. S. 9–17.
- Grabenweger G., Hopp H., Jäckel B., Balder H., Koch T., Schmolling S. Impact of poor host-parasitoid synchronization on the parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // European Journal of Entomology. 2007. Vol. 104. P. 153–158.
- Grabenweger G., Hopp H., Schmolling S., Koch T., Balder H., Jäckel B. Laboratory rearing and biological parameters of the eulophid *Pnigalio agraulis*, a parasitoid of *Cameraria ohridella* // Journal of Applied Entomology. 2009. Vol. P. 133 (1). 1–9.

- Grabenweger G., Kehrli P., Zweimüller I., Augustin S., Avtzic N., Bacher S., Freise J., Girardo S., Guichard S., Heitland W., Lethmayer C., Stolz M., Tomov R., Volter L., Kenis M. Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12 (8). P. 2797–2813.
- Grabenweger G., Lethmayer C. Occurrence and phenology of parasitic Chalcidoidea on the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae) // *Journal of Applied Entomology*. 1999. Vol. 123. P. 257–260.
- Graham M.W.R. de V. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera // *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. Entomology Series. 1987. Vol. 55 (1). P. 89–210.
- Hawkins B. A. Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge: University Press, 1994. 190 p.
- Hellrigl K. Zum Auftreten der Robinien-Miniermotte, *Phyllonorycter robiniella* (Clem.) und der Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* Desch. & Dim. (Lep., Gracillariidae) in Südtirol // *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*. 1998. Bd. 71. S. 65–68.
- Hellrigl K. Die Verbreitung der Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) in Südtirol // *Veröffentlichungen des Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum*. 1999. Bd. 79. S. 265–300.
- Hellrigl K. Neue Erkenntnisse und Untersuchungen über die Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // *Gredleriana – Naturmuseum Südtirol*. 2001. Bd. 1. S. 9–81.
- Hernández-López A., Rougerie R., Augustin S., Lees D.C., Tomov R., Kenis M., Çota E., Kullaj E., Hansson C., Grabenweger G., Roques A., López-Vaamonde C. Host tracking or cryptic adaptation? Phylogeography of *Pediobius saulius* (Hymenoptera, Eulophidae), a parasitoid of the highly invasive horse-chestnut leafminer // *Evolutionary Applications*. 2011. 14 p. (doi: 10.1111/j.1752-4571.2011.00220.x)
- Holler C., Borgemeister C. W., Haardt H., Powell W. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data // *Journal of Animal Ecology*. 1993. Vol. 62 (1). P. 12–21.
- Horváth B., Benedek P. Changes in the population density of the horse-chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* and of its parasitoid community at Hédervar during 7 consecutive years (1998–2004) // *International Journal of Horticultural Science*. 2007. Vol. 13 (1). P. 65–73.
- Jäckel B., Balder H., Grabenweger G., Hopp H., Koch T., Schmolling S. Standortabhängiges Parasitierungsverhalten von Gegenspielern der Roßkastanienminiermotte (*Cameraria ohridella*) in Berlin // *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*. 2006a. Bd. 15. S. 81–84.
- Jäckel B., Grabenweger G., Hopp H., Balder H., Koch T., Schmolling S. Biologische Parameter von *Pnigalio agraulis*, ein Parasitoid der Kastanienminiermotte // *Das Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*. 2006b. Bd. 58 (10). S. 268.
- Jäckel B., Grabenweger G., Hopp H., Koch T., Schmolling S., Balder H. Spectrum of hymenopterous parasitoids on urban stands of horse chestnut trees // *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species*. Humboldt University, Berlin, Germany, 9–11 June 2005. 2005. P. 237–238.
- Klug T., Meyhöfer R., Kreye M., Hommes M. Native parasitoids and their potential to control the invasive leafminer, *Cameraria ohridella* Desch. & Dim. (Lep.: Gracillariidae) // *Bulletin of Entomological Research*. 2008. Vol. 98. P. 379–387.
- Kosibowicz M. Szrotówek kasztanowcowiaczek *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae), nowy inwazyjny szkodnik kasztanowca białego *Aesculus hippocastanum* L. w Polsce – biologia i metody zwalczania // *Leśne Prace Badawcze*. 2005. T. 2. S. 121–132.
- Kuldova J., Hrdy I., Janšta P. The horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: chemical control and notes on parasitisation // *Plant Protection Science*. 2007. Vol. 43 (2). P. 47–56.
- Lees D.C., Lack H.W., Rougerie R., Hernandez-Lopez A., Raus T., Avtzic N.D., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leaf miner // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2011. Vol. 9 (6). P. 322–328.
- Lethmayer C. The parasitism of the horse chestnut leafmining moth (*Cameraria ohridella*) in Austria // *Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control*. International Symposium (14–17 May 2001, Kőszeg, Hungary). Agroiinform Budapest. 2002. P. 400–404.
- Lethmayer C. Über 10 Jahre *Cameraria ohridella* (Gracillariidae, Lepidoptera) – neue Nützlinge? // *Entomologica Austriaca*. 2003. Bd. 8. S. 3–6.
- Lethmayer C. 10 years of experience with the invasive horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) in Austria // *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species*. British Crop Production Council. 2005. Vol. 81. P. 61–66.
- Lethmayer C., Grabenweger G. Natürliche Parasitoide der Kastanienminiermotte (*Cameraria ohridella*) // *Forstschutz Aktuell*. 1997. Bd 21. S. 30.
- Lupi D. A 3 year field survey of the natural enemies of the horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* in Lombardy, Italy // *BioControl*. 2005. Vol. 50. P. 113–126.
- Lupi D., Colombo M. Indagini preliminari sui limitatori naturali di *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lombardia // *Informatore Fitopatologico*. 2003. Vol. 1. P. 48–52.
- Lupi D., Jucker C. *Minotetrastichus ecus* y *Closterocerus trifasciatus* dos parasitoides importantes de *Cameraria ohridella* // *Phytoma España*. 2002. No. 144. P. 202–203.
- Maini S., Santi F. *Cameraria ohridella* microlepidottero dannoso all'ippocastano: prima segnalazione a Bologna e dintorni // *Notiziario sulla protezione delle piante*. 1999. Vol. 10. P. 73–77.

- Marchesini E., Pasini M., Galbero G. Parassitoidi della minatrice fogliare degli ippocastani // L'Informatore Agrario. 2002. Vol. 58 (27). P. 75–77.
- Matošević D. Lisni mineri drvenastog bilja u hrvatskoj i njihovi parazitoidi. Disertacija. Zagreb, 2007. 195 s.
- Matošević D., Melika G. Raznolikost parazitoidskih kompleksa domaćih i stranih vrsta lisnih minera u Hrvatskoj // Šumarski list. 2012 (7–8). P. 367–376.
- Moreth L., Baur H., Schönitzer K., Diller E. Zum Parasitoid-Komplex der Roßkastanien-Miniermotte in Bayern (*Cameraria ohridella*, Gracillariidae, Lithocolletinae) // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie. 2000. Bd. 12. S. 489–492.
- Novákova P., Holuša, Horák J. The role of geography and host abundance in the distribution of parasitoids of an alien pest // PeerJ. 2016. 4:e1592. DOI 10.7717/peerj.1592.
- Oester P., Shaw D. Persistence of introduced parasitoid wasps on larch casebearer (*Coleophora laricella*) in the Blue Mountains, Oregon // MWM Gazette. Winter 2012. P. 2–3.
- Oltean I., Soporan C., Florian V., Varga M., Macavei L., Florian T. Results on parasitic of level of larvae and pupae of *Cameraria ohridella* Deschka-Dimić // Bulletin UASVM Agriculture. 2015. Vol. 72 (1). P. 187–192.
- Pelov V., Tomov R., Trenchev G. *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic (Gracillariidae: Lepidoptera) – new pest of *Aesculus hippocastanum* L. in Bulgaria // National Conference for Forest Protection, Sofia, 30, March. 1993. P. 95–99.
- Pocock M., Evans D., Straw N., Polaszek A. The horse-chestnut leaf-miner and its parasitoids // British Wildlife. 2011. P. 305–313.
- Poelman E.H., Bruinsma M., Zhu F., Weldegergis B.T., Boursault A.E., Jongema Y., van Loon J.J.A., Vet L.E.M., Harvey J.A., Dicke M. Hyperparasitoids use herbivore-induced plant volatiles to locate their parasitoid host // PLOS Biology. 2012. Vol. 10 (11). P. 1–13.
- Pschorn-Walcher H. Freiland-Biologie der eingeschleppten Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Demic (Lep., Gracillariidae) im Wienerwald // Linzer biologische Beiträge. 1994. Bd. 26 (2). S. 633–642.
- Pschorn-Walcher H. Zur Biologie und Populationsentwicklung der eingeschleppten Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* // Forstschutz Aktuell. 1997. Bd. 21. S. 7–10.
- Puchberger K.M. *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić (Lep., Lithocolletidae) in Oberösterreich // Steyrer Entomologengerichte. 1990. Vol. 24. P. 79–81.
- Radeghieri P., Santi F., Maini S. New species for the Italian fauna: *Cirrospilus talitzkii* (Hymenoptera Eulophidae), a new parasitoid of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera Gracillariidae) (Preliminary note) // Bulletin of Insectology. 2002. Vol. 55 (1–2). P. 63–64.
- Rämert B., Kenis M., Kärnestam E., Nyström M., Rännbäck L.-M. Host plant suitability, population and parasitoids of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in southern Sweden // Acta Agriculturae Scandinavica Section B – Soil and Plant Science. 2011. P. 1–7.
- Reider S.K., Thuróczy Cs., Urfi Fogarasi E., Ripka G. Survey of hymenopterous pupal parasitoids of horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae)) in Hungary in 1996–1998 // Nauchni Trudove. Vissh Selskostopanski Institut Plovdiv. 1999. Vol. 44 (2). P. 121–128.
- Ryan R.B. Evaluation of biological control: introduced parasites of larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in Oregon // Environmental Entomology. 1990. Vol. 19 (6). P. 1873–1881.
- Ryan R.B. Before and after evaluation of biological control of the larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in the Blue Mountains of Oregon and Washington, 1972–1995 // Environmental Entomology. 1997. Vol. 26 (3). P. 703–715.
- Salleo S., Nardini A., Raimondo F., Lo Gullo M.A., Pace F., Giacomich P. Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in north-eastern Italy // Trees. 2003. Vol. 17. P. 367–375.
- Sedlak E., Melber A. Die Roskastanien-Miniermotte (*Cameraria ohridella*) im Raum Hannover and ihre Parasiten // Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover. 2007. Bd. 149. S. 83–106.
- Šefrova H. Control possibility and additional information on the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2001. Vol. 49 (5). P. 121–127.
- Šefrova H., Laštůvka Z. Dispersal of the horse-chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986, in Europe: its course, ways and causes (Lepidoptera: Gracillariidae) // Entomologische Zeitschrift. Stuttgart. 2001. Bd. 111 (7). S. 194–198.
- Šefrova H., Skuhřavý V. The larval morphology of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić compared with the genus *Phyllonorycter* Hübner (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2000. Vol. 48 (4). P. 23–30.
- Skuhřavý V. Zusammenfassende Betrachtung der Kenntnisse über die Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* Desch. & Dem. (Lep., Gracillariidae) // Anzeiger für Schädlingskunde. 1999. Bd. 72 (4). S. 95–99.
- Stojamović A., Marković C. Parasitoid complex of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Serbia // Phytoparasitica. 2004. Vol. 32 (2). P. 132–140.
- Stolz M. Untersuchungen über Larval- und Puppenparasitoiden von *Cameraria ohridella* in Hinblick auf ihre Eignung zur Laborzucht // Forstschutz Aktuell. 1997. Bd. 21. S. 31.
- Stolz M. Untersuchungen zur Befallsregulierung der Kastanienminiernotte (*Cameraria ohridella*) durch natürliche Gegenspieler // Förderungsdienst. 2000a. Bd. 48. S. 193–195.
- Stolz M. Untersuchungen zur Befallsregulierung der Kastanienminiernotte (*Cameraria ohridella*) durch natürliche Gegenspieler // Abschlußbericht des Forschungsprojektes Nr. L 1061/96. 2000b. 33 s.

- Szabóky C. Verbreitung der Roßkastanienminiermotte in Ungarn // Forstschutz Aktuell. 1997. Bd. 21. S. 4.
- Tarwacki G., Bystrowski C., Celmer-Warda K. Effect of sun-exposure of the horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) on the occurrence and number of parasitoids of the horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic) in central Poland in 2004–2006 // Folia Forestalia Polonica. Series A. 2012. Vol. 54 (1). P. 56–62.
- Thalmann Ch., Freise J., Heitland W., Bacher S. Effects of defoliation by horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) on reproduction in *Aesculus hippocastanum* // Trees. 2003. Vol. 17. P. 383–388.
- Thomas W.P., Hill R.L. *Phyllonorycter messaniella* (Zeller), oak leaf-miner (Lepidoptera; Gracillariidae) // A Review of Biological Control of Invertebrate Pest and Weeds in New Zealand 1974 to 1987 / Cameron P.J., Hill R.L., Thomas W.P. (Eds.). CAB International Institute of Biological Control and DSIR Entomology Division. Wallingford and Auckland. 1989. P. 289–293.
- Tomiczek Ch., Krehan H. The horsechestnut leafmining moth (*Cameraria ohridella*): a new pest in Central Europe // Journal of Arboriculture. 1998. Vol. 23 (3). P. 144–148.
- Tomov R.I. Parasitoid community attacking invading leafminer *Cameraria ohridella* Deshka et Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) in region of Sofia // 7th European Congress of Entomology. October 7–13, 2002, Thessaloniki, Greece. 2002. P. 12.
- Tomov R., Hristov B. Parasitoids of *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic (Lep., Gracillariidae) in artificial stands of horse-chestnut of Bulgaria // Alien Arthropods in South East Europe – crossroad of three continents. Proceeding of the international conference. 19–21 September 2007, Sofia, Bulgaria. 2007. P. 77–87.
- Toth P., Kohlmajerova J., Lukas J. First records of some Chalcidoidea species (Hymenoptera) parasiting on horse chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae), in Slovakia // Biologia, Bratislava. 2006. Vol. 61 (5). P. 495–496.
- Toth P., Lukas J. Parasitic Ichneumonoidea on the horse chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Slovakia // Journal of Pest Science. 2005. Vol. 78. P. 151–154.
- Universal Chalcidoidea Database. 2022 // (<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/index.dsml>). Accessed on 07.02.2022.
- Viggiani G. Morpho-biologia di *Pediobius saulius* Walk. (Hym. Eulophidae) e considerazioni sulle specie congeneri europee // Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria “Filipo Silvestri” di Portici. 1964. Vol. 22. P. 205–244.
- Volter L., Kenis M. Parasitoid complex and parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Czech Republic, Slovakia and Slovenia // European Journal Entomology. 2006. Vol. 103. P. 365–370.
- Zhu F., Cusumano A., Bloem J., Weldegergis B.T., Villela A., Fatouros N.E., van Loon J.J.A., Dicke M., Harvey J.A., Vogel H., Poelman E.H. Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids // PNAS. 2018. Vol. 115 (20). P. 5205–5210.
- Zini M. Il microlepidottero *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidopt., Gracillariidae) in città di Trento nel 2001: Monitoraggio del volo e prove di controllo con trattamenti endoterapici // Gredleriana. 2002. Vol. 2. P. 147–162.

PARASITIDS (HYMENOPTERA) AS MORTALITY FACTOR FOR *CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIĆ, 1986 (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2022 Ermolaev I.V.

Botanic Garden Institute of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130, Russia
e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

The review is devoted to the complexes of parasitoids of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) in the secondary range of the leaf miner. Over 30 years of research, 99 species from 6 families of Hymenoptera have been identified. The parasitoids are represented by polyphages. The attractiveness of *C. ohridella* for parasitoids grows in the following stage order: caterpillar – pronymph – pupa. Egg parasitoids of the miner are not known. Indices of parasitoid infestation in *C. ohridella* populations are everywhere low. The reasons for the ineffectiveness of the miner parasitoids complexes are shown.

Key words: horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella*, parasitoid, Europe.

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ВЬЮНА НИКОЛЬСКОГО *MISGURNUS NIKOLSKYI* (СОБИТИДАЕ) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2022 Интересова Е.А.^{a, b, *}, Романов В.И.^{b, **}, Давлетшина Г.И.^{c, d, ***},
Фёдорова В.С.^{b, ****}, Трифионов В.А.^{c, *****}

^aНовосибирский филиал «ФГБНУ ВНИРО», Новосибирск, 630091, Россия

^bТомский государственный университет, Томск, 634050, Россия

^cИнститут молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск, 630090, Россия

^dИнститут цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, 630090, Россия

e-mail: *interesovaea@yandex.ru; **icht.romanov@yandex.ru; ***guzel@mcb.nsc.ru;

****klimovavs42@gmail.com; *****vlad@mcb.nsc.ru

Поступила в редакцию 28.12.2021. После доработки 05.05.2022. Принята к публикации 28.05.2022

Представлены сведения о новых находках вьюна Никольского *Misgurnus nikolskyi* на юге Западной Сибири, максимально на расстоянии около 200 км ниже по течению р. Оби от места первого обнаружения. Высказано предположение, что основным способом расселения вьюна Никольского в данном регионе является преднамеренная интродукция. Показано, что гаплотипы мтДНК локуса *cyt b* вьюна Никольского, обитающего в бассейне р. Оби, идентичны описанным из бассейна Нижнего Амура.

Ключевые слова: вьюн Никольского, *Misgurnus nikolskyi*, р. Обь, Западная Сибирь, чужеродные виды.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-38-42

В Западной Сибири к настоящему времени отмечено 23 чужеродных вида рыб [Interesova et al., 2020] и 21 вселённый вид водных беспозвоночных [Yanugina, 2017]. Некоторые из них, в частности, верховка *Leucaspis delineatus*, уклейка *Alburnus alburnus*, ротан *Percottus glenii* и речная живородка *Viviparus viviparus*, впервые появившись в регионе во второй половине XX в., в настоящее время стремительно увеличивают численность и расширяют свои ареалы [Решетников, Петлина, 2007; Решетников, Чибилев, 2009; Интересова, 2012; Интересова, Хакимов, 2015; Решетников и др., 2017; Яныгина, Визер, 2020].

В 2008 г. в Западной Сибири впервые был отмечен вьюн Никольского *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001 (Cypriniformes, Cobitidae) [Интересова и др., 2010], распространённый в Восточной Азии [Васильева и др., 2003]. Было высказано предположение, что он является чужеродным видом для региона и был завезён в ходе работ по интродукции гидробионтов, проводившихся на Новосибирском водохранилище в середине XX в. Целью данной работы является молекулярно-генетическое подтверждение видовой идентифи-

кации вьюна, обитающего на юге Западной Сибири, а также анализ его современного распространения в регионе.

Для молекулярно-генетического анализа использовали образцы тканей (фрагменты грудных плавников, фиксированные в 96%-м этаноле) пяти вьюнов, отловленных в озере на материковой террасе р. Оби, по левому берегу Новосибирского водохранилища (Новосибирская область, Искитимский район, № 3 в таблице и на рисунке). Отлов рыб производили раколовками длиной 2.5 м с ячейёй 5 мм.

Выделение ДНК из 50 мг ткани производили с помощью набора QIAmp DNA kit («Qiagen», Германия) по протоколу производителя. Для определения нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*) использовали праймеры Glu-L.Ca и Thr-H.Ca по Šlechtová et al. [2006]. Смесь для ПЦР объёмом 20 мкл содержала: 10 мкл смеси Биомастер HS-Taq ПЦР-Color (2x), по 1 мкМ каждого праймера и 10 нг ДНК. Температурный профиль реакции: 5 мин при 95 °С, далее 30 циклов (денатурация при 95 °С – 30 с, отжиг праймеров при 58 °С –

Таблица. Точки находок вьюна Никольского на юге Западной Сибири.

Но- мер	Область, край	Бассейн	Водоём	Связь с водо- током	Географические координаты	Год	Источник данных
1	Новосибирская обл.	р. Обь	озеро	система ста- риц→ р. Обь	54°52'43" с. ш., 83°03'02" в. д.	2008	Интересова и др., 2010
2	Новосибирская обл.	р. Обь	озеро	нет	54°32'35" с. ш., 82°42'15" в. д.	2008	Интересова и др., 2010
3	Новосибирская обл.	р. Обь	озеро	нет	54°49'47" с. ш., 82°48'28" в. д.	2014	Собственные находки
4	Новосибирская обл.	р. Обь	озеро	нет	54°48'16" с. ш., 82°45'55" в. д.	2014	Собственные находки
5	Новосибирская обл.	р. Обь	пруд	р. Талая→ р. Иня→р. Обь	55°04'38" с. ш., 83°27'58" в. д.	2016	Собственные находки
6	Алтайский край	р. Бурла	пой- менное озеро	нет данных	с. Подойниково 53°51' с. ш., 80°28' в. д.	2016	Романенко, Зе- ленцов, 2020
7	Томская обл.	р. Обь	озеро	протока Та- ган→ р. Обь	56°13'49" с. ш., 84°04'44" в. д.	2018	Со слов. Под- тверждено предо- ставленными экз.
8	Новосибирская обл.	р. Обь	заболо- ченное озеро	нет	54°52'33" с. ш., 83°03'25" в. д.	2018	Собственные находки

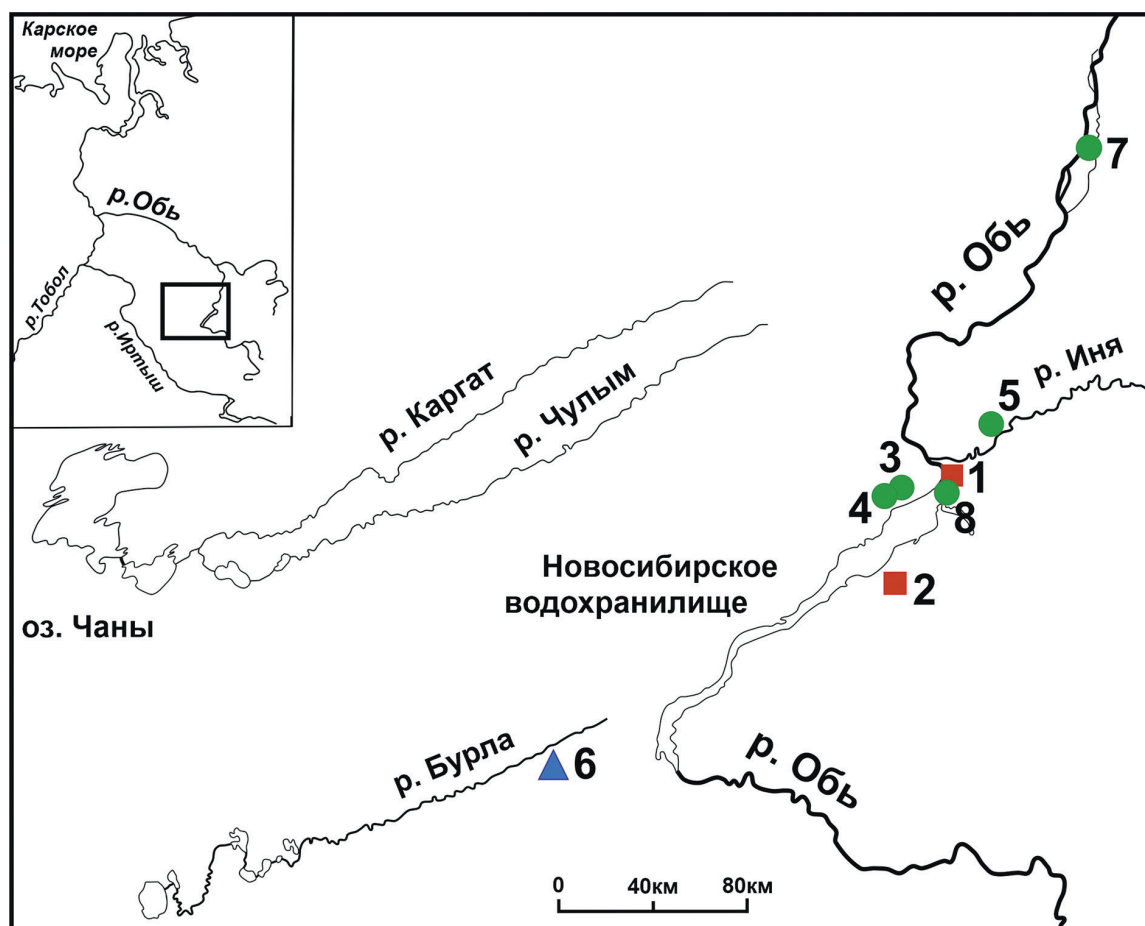


Рис. Распространение вьюна Никольского на юге Западной Сибири:

- – ранее опубликованные собственные данные;
- ▲ – опубликованные данные других авторов;
- – новые находки.

30 с, элонгация при 72 °С – 60 с) и финальная элонгация – 5 мин при 72 °С.

Реакцию терминирующего секвенирования проводили с помощью набора BigDye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kits, согласно протоколу производителя. Секвенирование с прямого и обратного праймеров проводили в центре коллективного пользования «Молекулярная и клеточная биология» (ИМКБ СО РАН, Новосибирск) на капиллярном секвенаторе 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems). Анализ полученных секвенограмм, коррекцию ошибок, а также выравнивание на референсную последовательность проводили с помощью пакета программного обеспечения MEGA 11 [2022].

Материалом для анализа распространения вьюна Никольского на юге Западной Сибири послужили данные, накопленные авторами, а также опубликованные литературные сведения.

В результате молекулярно-генетического анализа выявлено, что последовательности гена *cyt b* всех исследованных особей полностью совпадают с ранее опубликованным гаплотипом *Misgurnus nikolskyi* JN858855.1 из нижнего течения р. Амур [Perdices et al., 2011], что подтверждает дальневосточное происхождение обитающего в Западной Сибири вьюна. Все пять образцов имели одинаковый гаплотип, что может быть объяснено низким генетическим разнообразием из-за эффекта основателя (так в р. Амур было обнаружено значительное гаплотипическое разнообразие по этому локусу), однако необходимо увеличить выборку для подтверждения этой гипотезы. Полученные нуклеотидные последовательности были депонированы в международной базе данных GenBank под номерами OM654515-OM654519.

За 13 лет, прошедших с момента первого обнаружения вьюна Никольского, стало известно о его большем распространении по территории юга Западной Сибири. По результатам собственных находок, а также анализа сообщений рыболовов-любителей, к настоящему времени мы зафиксировали присутствие данного вида в 7 разнообразных водных объектах, в том числе на расстоянии более 200 км вниз по течению р. Оби от первого места обнаружения. Кроме того, имеют-

ся опубликованные сведения о его находке в пойменном водоёме р. Бурла (№ 6 в таблице и на рисунке) [Журавлёв и др., 2020; Романенко, Зеленцов, 2020], относящейся к области замкнутого стока Обь-Иртышского междуречья и не имеющей водной связи с Обью (таблица). Б.Ю. Кассал [Kassal, 2021] указывает вьюна Никольского в списке рыб для участка Среднего Иртыша Омской области. К сожалению, более подробной информации о его находке автор не привёл. Таким образом, в настоящее время вьюн Никольского распространён на территории юга Западной Сибири от 53° до 56° с. ш. (рисунок).

В водоёмах, где данный вид выявлен, он многочислен. Учитывая, что за анализируемый период (13 лет) авторами было лично или при их непосредственном участии обследовано более 300 водных объектов в Западной Сибири с 49° по 60° с. ш. и с 69° по 89° в. д., можно констатировать отсутствие широкого распространения вьюна Никольского в регионе. Анализ имеющихся данных показывает, что освоение только одного из вновь выявленных местообитаний вьюна (№ 7) может быть связано с его саморасселением с током воды по речной сети. Остальные требуют преодоления значительных расстояний против течения водотоков (№ 5), не имеют связи с р. Обь (№ 6), или вовсе изолированы от речной сети (№№ 2–4 и 8).

Финансирование работы

Работа выполнена с использованием научного оборудования УНУ «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» НИ ТГУ при финансовой поддержке Минобрнауки России (RF-2296.61321X0043, 13.УНУ.21.0005, соглашение № 075-15-2021-672)

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

- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Скоморохов М.О. Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. II. Морфологическая характеристика, синонимия, диагнозы, кариология, особенности биологии и распространение // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. № 4. С. 447–456.
- Журавлёв В.Б. Романенко Г.А., Теряева И.Ю., Лукерин А.Ю. Аннотированный список рыбообразных и рыб Алтайского края (Россия, Западная Сибирь) // Алтайский зоологический журнал. 2020. Вып. 16. С. 23–34.
- Интересова Е.А. Верховка *Leucaspilus delineatus* (Cyprinidae) в водоёмах юга Западной Сибири // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 3. С. 352–357.
- Интересова Е.А., Хакимов Р.М. К биологии уклейки *Alburnus alburnus* (Cyprinidae) реки Иня (юг Западной Сибири) // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 2. С. 225–227.
- Интересова Е.А., Ядрёнкина Е.Н., Васильева Е.Д. Находка вьюна Никольского *Misgurnus nikolskyi* (Cobitidae) на юге Западной Сибири // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50. № 2. С. 270–273.
- Решетников А.Н., Голубцов А.С., Журавлёв В.Б., Ломакин С.Л., Резвый А.С. Расширение ареалов ротана *Perccottus glenii*, верховки *Leucaspilus delineatus* и уклейки *Alburnus alburnus* в бассейне р. Обь // Сибирский экологический журнал. 2017. Т. 24. № 6. С. 697–707.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 4. С. 551–555.
- Решетников А.Н., Чибилёв Е.А. Распространение рыбы ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне р. Иртыш и анализ возможных последствий для природы и человека // Сибирский экологический журнал. 2009. № 16(3). С. 405–411.
- Романенко Г.А., Зеленцов Н.В. Вьюн Никольского *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001 – новый вид в ихтиофауне Алтайского края (Западная Сибирь, Россия) // Амурский зоологический журнал. 2020. Т. 12. № 1. С. 56–61. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-1-56-61
- Яныгина Л.В., Визер А.М. Многолетняя динамика и современное распределение речной живородки (*Viviparus viviparus*) в Новосибирском водохранилище // Вестник Томского гос. университета. Биология. 2020. № 49. С. 149–165. DOI: 10.17223/19988591/49/8
- Interesova E.A., Vilizzi L., Copp G.H. Risk screening of the potential invasiveness of non-native freshwater fishes in the River Ob basin (West Siberian Plain, Russia) // Regional Environmental Change. 2020. Т. 20. № 2. DOI: 10.1007/s10113-020-01644-3
- Kassal B.Yu. Fish-invasaders in the water area of the middle Irtysh ichthyological region // International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic. Borok-VI” (October 11–15, 2021). 2021. P. 99.
- MEGA. Molecular Evolutionary Genetics Analysis (Электронный ресурс) // (<https://www.megasoftware.net/>). Проверено 10.05.2022.
- Perdices A., Vasil'ev V., Vasil'eva E. Molecular phylogeny and intraspecific structure of loaches (genera *Cobitis* and *Misgurnus*) from the Far East region of Russia and some conclusions on their systematics // Ichthyological Research. 2011. 59. P. 113–123. DOI: 10.1007/s10228-011-0259-6
- Šlechtová V., Bohlen J., Freyhof J., Ráb P. Molecular phylogeny of the Southeast Asian freshwater fish family Botiidae (Teleostei: Cobitoidea) and the origin of polyploidy in their evolution // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2006. 39. P. 529–541. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.09.018
- Yanygina L.V. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia) // Limnology. 2017. 18. P. 243–249. DOI: 10.1007/s10201-016-0511-x

DISSEMINATION OF *MISGURNUS NIKOLSKYI* (COBITIDAE) IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

© 2022 Interesova E.A.^{a, b, *}, Romanov V.I.^{b, **}, Davletshina G.I.^{c, d, ***},
Fedorova V.S.^{b, ****}, Trifonov V.A.^{c, *****}

^a Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («ZapSibNIRO»),
Novosibirsk, 630091, Russia

^b Tomsk State University, Tomsk, 634050, Russia

^c Institute of Molecular and Cellular Biology, The Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk,
630090, Russia

^d Institute of Cytology and Genetics, The Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090,
Russia

e-mail: *interesovaca@yandex.ru; **icht.romanov@yandex.ru; ***guzel@mcb.nsc.ru;
****klimovavs42@gmail.com; *****vlad@mcb.nsc.ru

Data on new findings of the Nikolsky loach *Misgurnus nikolskyi* in the south of Western Siberia are presented. The maximum distance from the place of the first detection is about 200 km downstream of the Ob River. It has been suggested that the main method of dispersal of the *Misgurnus nikolskyi* in this region is deliberate introduction. It has been shown that the mtDNA haplotypes of the *cyt b* locus of the *Misgurnus nikolskyi* from the Ob River basin are identical to those described from the Lower Amur River basin.

Key words: loach, *Misgurnus nikolskyi*, Western Siberia, Ob, non-native species.

ВОСТОЧНОАЗИАТСКИЙ МРАМОРНЫЙ КЛОП *HALYOMORPHA HALYS* (STÅL, 1855) (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) ПРОНИК В АРМЕНИЮ

©2022 Калашян М.Ю.*, Креджян Т.Л.**, Карагян Г.А.***

Научный центр зоологии и гидроэкологии Национальной академии наук
Республики Армения, Ереван, 0014, Армения
e-mail: *mkalashian1@gmail.com; **tkredjyan@gmail.com; ***gaykaragyan@yahoo.com

Поступила в редакцию 25.10.2021. После доработки 09.04.2022. Принята к публикации 28.04.2022

Приведены сведения о первых находках в Центральной (г. Ереван) и Северной Армении (Лорийская область) инвазивного вида – восточноазиатского мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stål, 1855). Предполагается, что на север страны вид проник в результате самостоятельной экспансии из Грузии, а в центральную её часть – в результате непреднамеренного завоза с грузами или с плодоовощной продукцией. Отмечается роль исследователей-любителей в выявлении вида.

Ключевые слова: восточноазиатский мраморный клоп *Halyomorpha halys*, инвазивный вид, Армения, первые указания, роль исследователей-любителей.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-43-48

Введение

Восточноазиатский мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae) – один из наиболее активно расселяющихся вредных инвазивных видов насекомых. Нативный ареал вида охватывает юго-восток Азии; исходно вид был распространён в Китае, на Корейском полуострове, на Тайване, в Японии и Северном Вьетнаме [Rider, 2006; Kment, Bezdikova, 2018; Hamilton et al., 2018]. В 1996 г. вид появился в США [Hoebeke, Carter, 2003], после чего начал активно расселяться по стране. В настоящее время он найден практически во всех штатах; проник также во все южные провинции Канады [EPPO, 2021]. Имеется указание для Пуэрто-Рико [Nemala, Kment, 2017]. Найден в Южной Америке, в Чили [Faúndez, Rider, 2017]. В Европе *H. halys* впервые был собран в 2004 г. в Швейцарии [Haue et al., 2014] и в Лихтенштейне [Arnold, 2009], после чего также начал активное расселение по континенту. Он обнаружился в 2007 г. в Италии [Cianferoni et al., 2018], в 2011 г. в Германии [Heckmann, 2012] и Греции [Milonas and Partsinevelos, 2014], в 2012 г. во Франции [Garrouste et al., 2014] и в 2013 г. в Венгрии [Vétek et al., 2014]. В 2015 г. обнаружен в Ру-

мынии [Macavei et al., 2015] и Сербии [Šeat, 2015], в 2016 г. – в Болгарии [Simov, 2016], в 2017 г. – в Хорватии [Šapina, Šerić Jelaska, 2018], Словении [Rot et al., 2018] и европейской части Турции [Çerçi, Koçak 2017], а в 2018 г. – в Чехии [Kment, Bezdikova, 2018]. На востоке вид достиг юга европейской части России в 2013 г. [Гапон, 2016; Митюшев, 2016], в 2015 г. Грузии [Гапон, 2016] и Абхазии [Musolin et al., 2018], и Казахстана, где он впервые найден в 2016 г. [Есенбекова, 2017]. История расселения вида подробно описана в указанных выше работах Дж. Гамильтона с соавторами [Hamilton et al., 2018] и П. Кмента и М. Бездиковой [Kment, Bezdikova, 2018]; после выхода в свет этих работ клоп был найден в Португалии [Grosso-Silva et al., 2020], в Северной Македонии [Konjević, 2020], на Мальте [Tassini, Mifsud, 2019], а также в азиатской части Турции [Günčan, Gümüş, 2019; Çerçi, 2021]. Вид проник также в Северную Африку, где он зарегистрирован в Марокко [Nouere et al., 2019]. Генетический анализ клопов из различных популяций, как нативных, так и инвазивных, показал, что инвазивный ареал формировался в результате неоднократных завозов клопа из исходного ареала (главным образом, из Китая) и последующего

расселения из вторичных очагов [Gariery et al., 2015; Gariery et al., 2021; Yan et al., 2021].

Мраморный клоп является крайне многоядным видом. Согласно К. Дути [Duthie, 2012], развивается на представителях 49 семейств. Гамильтон с соавторами [Hamilton et al., 2018] приводят для него список из более чем 200 кормовых растений, преимущественно цветковых, но также и некоторых голосеменных; в методическом пособии австралийского Департамента сельского хозяйства приводится список из 275 видов, при этом отмечается, что некоторые источники оценивают число видов кормовых растений как более чем 300 [Final..., 2019]. Клоп вредит различным плодово-ягодным, овощным, зерновым и зернобобовым культурам, декоративным насаждениям, лесным породам и пр., нанося значительный экономический ущерб [Карпун и др., 2018], который в США оценивается в десятки миллиардов долларов (см. [Гапон, 2016] и приведённые здесь ссылки).

Материал

АРМЕНИЯ. Ереван: массив Эребуни, 40.1288° с. ш.; 44.5245° в. д.; 990 м, 01.–02.11.2020, С. Восканян (2 экз.); Английский парк, 40.1739° с. ш.; 44.5093° в. д.; 990 м, 07.11.2020, Е. Мелконян (3 экз.); р-он Шенгавит, многоквартирный дом, 40.1517° с. ш.; 44.4963° в. д.; 935 м, 21.11.2020, М. Мазманян (1 экз.); здание Института проблем гидропоники, 40.1657° с. ш.; 44.4958° в. д.; 940 м, 11.12.2020, А. Тадевосян (1 экз.); р-он Айгедзор, 40.1941° с. ш.; 44.4885° в. д.; 1045 м, 15.06.2021, А. Саркисян (1 экз.) (фотография экземпляра помещена на сайт “iNaturalist” пользователем с ником “artem” [Brown..., 2021]); р-он Шенгавит, 40.1521° с. ш.; 44.4986° в. д.; 935 м, 17.10.2021, А. Гаспарян (1 экз.); Детский парк, 40.1762° с. ш.; 44.5060° в. д.; 985 м, 20.10.2021, Н. Зарикян (1 экз.).

Лорийская обл.: 2.5 км 3 г. Алаверди, 41.0965° с. ш.; 44.6953° в. д.; 680 м, 04.10.2021, Т. Креджян, Г. Карагян (1 экз.) (ручной сбор); 3 км В г. Алаверди, 41.0851° с. ш.; 44.6202° в. д.; 760 м, 05.10.2021, Т. Креджян, Г. Карагян (1 экз.). Весь материал собран вручную.

Экземпляры хранятся в коллекциях НЦ зоологии и гидроэкологии НАН РА в Ереване, два экземпляра из Еревана переданы в Инспекционный орган по безопасности пищевых продуктов Республики Армения.

Результаты и обсуждение

В рамках исследования биологического разнообразия Армении нашей исследовательской группой уделяется специальное внимание выявлению чужеродных и потенциально инвазивных видов насекомых. Одним из объектов нашего интереса являлся восточноазиатский мраморный клоп *H. halys*, появление которого в Армении представлялось весьма вероятным [Гапон, 2016]. В связи с этим одним из авторов настоящей статьи (Т. Креджян) осенью 2020 г. в социальную сеть Facebook был помещён соответствующий запрос [2020], на который поступили многочисленные ответы; полученные данные, в том числе фотографии, были проанализированы и выбраны сообщения, предположительно относящиеся к исследуемому виду. Были организованы встречи с лицами, предоставившими сведения, от них получены экземпляры клопов, которые затем были определены в лабораторных условиях. В результате для некоторых находок была подтверждена принадлежность к *H. halys*. Позже, в 2021 г., поступили сведения о новых находках в г. Ереване, а нами клоп найден на севере Армении (см. выше, раздел «Материал»).

Таким образом, было показано проникновение этого вредного насекомого в Армению. Учитывая относительную многочисленность находок в г. Ереване и обнаружение вида в сельской местности у г. Алаверди (см. рисунок), можно предположить, что клоп закрепился в стране (по крайней мере, в Ереване, где обнаруживался в течение двух лет, в том числе и летом), и следует ожидать его дальнейшей экспансии.

Пути проникновения вида в Армению не ясны и, вполне возможно, различны для территорий, где он выявлен на сегодняшний день. На север Армении, в район г. Алаверди, вид мог проникнуть самостоятельно из сопредельной Грузии; он известен с Черно-

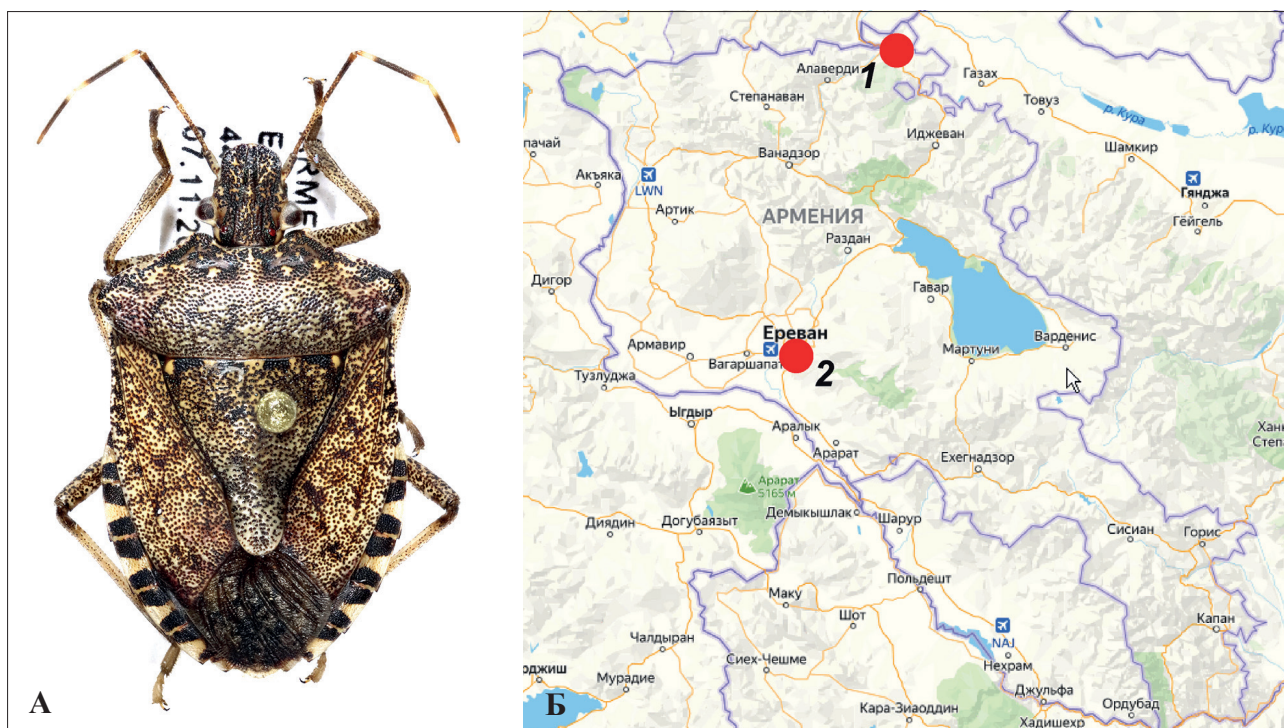


Рис. А – *Halyomorpha halys* из окрестностей г. Алаверди; **Б** – места обнаружения вида в Армении (показано красными кружками: 1 – г. Алаверди; 2 – г. Ереван). (Картографическая основа – © OpenStreetMap contributors).

морского побережья страны с 2015 г. [Гапон, 2016], а позже, согласно данным упомянутого выше сайта “iNaturalist” [Brown..., 2021], был найден в ряде других пунктов Грузии, достигнув на востоке окрестностей г. Тбилиси, примерно в 70 км севернее г. Алаверди. С другой стороны, в г. Ереван он мог быть завезён с плодоовощной продукцией или иными грузами; при этом выяснение территориального происхождения клопов не представляется возможным без применения генетических методов.

Отдельно следует подчеркнуть участие исследователей-любителей («Citizen scientists») в обнаружении клопа в Армении. Как отмечено выше, большая часть находок в г. Ереване была сделана на основании сведений и сборов граждан в результате запроса, опубликованного одним из авторов в социальных сетях. Также в сеть помещены сведения о находке из Араратской области. Подобный опыт имеется, например, в Италии [Maistrello et al., 2016] и Франции [Chartois et al., 2021], где с использованием социальных сетей с помощью исследователей-любителей был уточнён ареал расселения *H. halys*.

Благодарности

Авторы рады выразить искреннюю признательность лицам, предоставившим сведения о находках *H. halys* и передавшим нам материалы для изучения. Мы благодарны также рецензентам, чьи ценные комментарии позволили заметно улучшить рукопись.

Финансирование работы

Полевые работы, анализ данных и подготовка рукописи выполнены при частичной финансовой поддержке Комитета по науке РА и РФФИ (РФ) в рамках совместной научной программы SCS 20RF-089 и RFBR 20-54-05004, соответственно, а также научной программы Комитета по науке РА 20TTWS-F017.

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

- Гапон Д.А. Первые находки восточноазиатского мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera, Pentatomidae) в России, Абхазии и Грузии // Энтомологическое обозрение. 2016. Т. 95. № 4. С. 851–854.
- Есенбекова П.А. Первое указание мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera, Pentatomidae) из Казахстана // Евразийский энтомологический журнал. 2017. Т. 16. № 1. С. 23–24.
- Запрос в социальную сеть Facebook // (<https://www.facebook.com/groups/FruitfulArmenia/posts/1260420714344240/>). Проверено 12.04.2022.
- Карпун Н.Н., Гребенников К.А., Проценко В.Е., Айба Л.Я., Борисов Б.А., Митюшев И.М., Жимерикин В.Н., Пономарев В.Л., Чекмарев П.А., Долженко В.И., Каракотов С.Д., Малько А.М., Говоров Д.Н., Штундюк Д.А., Живых А.В., Сапожников А.Я., Абасов М.М., Мазурин Е.С., Исмаилов В.Я., Евдокимов А.Б. Коричнево-мраморный клоп *Halyomorpha halys* Stål в России. Распространение, биология, идентификация, меры борьбы. М., 2018, 30 с.
- Митюшев И.М. Первый случай обнаружения мраморного клопа в России // Защита и карантин растений. 2016. № 3. С. 48.
- Arnold K. *Halyomorpha halys* (Stål, 1855), eine für die europäischen Fauna neu nachgewiesene Wanzenart (Insecta: Heteroptera, Pentatomidae, Pentatominae, Cappaeini) // Mitteilungen des Thüringer Entomologenverbandes e.V. 2009. Vol. 16. P. 19.
- Brown Marmorated Stink Bug (*Halyomorpha halys*) // Available online: (<https://www.inaturalist.org/taxa/81923-Halyomorpha-halys>). Accessed 25 October 2021.
- Çerçi B., Koçak Ö. Further contribution to the Heteroptera (Hemiptera) fauna of Turkey with a new synonymy // Acta Biologica Turcica. 2017. Vol. 30. P. 121–127.
- Çerçi B. First record of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Pentatomidae: Heteroptera) in Aegean Region of Turkey // Acta Biologica Turcica. 2021. Vol. 34. No. 1. P. 35–37.
- Chartois M., Streito J.-C., Pierre É., Armand J.-M., Gaudin J., Rossi J.-P. A crowdsourcing approach to track the expansion of the brown marmorated stinkbug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) in France // Biodiversity Data Journal. 2021. Vol. 9: e66335.
- Cianferoni F., Graziani F., Dioli P. and Ceccolini F. Review of the occurrence of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) in Italy, with an update of its European and World distribution // Biologia (Bratislava). 2018. Vol. 73. P. 599–607.
- Duthie C. Risk Analysis of *Halyomorpha halys* (Brown Marmorated Stink Bug) on all pathways. Wellington, New Zealand: Ministry for Primary Industries, 2012. 51 p.
- EPPO, *Halyomorpha halys* (HALYHA). Datasheet // Available online: (<https://gd.eppo.int/taxon/HALYHA>). Accessed 25 October 2021.
- Faúndez E.I., Rider D.A. The brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae) in Chile // Arquivos Entomol6xicos. 2017. Vol. 17. P. 305–307.
- Final pest risk analysis for brown marmorated stink bug (*Halyomorpha halys*). Canberra: Australian Department of Agriculture, 2019. 122 p.
- Garipey T. D., Bruin A., Haye T., Milonas P. and V6etek G. Occurrence and genetic diversity of new populations of *Halyomorpha halys* in Europe // Journal of Pest Sciences. 2015. Vol. 88. P. 451–460.
- Garipey T.D., Musolin D.L., Konjević A., Karpun N.N., Zakharchenko V.Y., Zhuravleva E.N., Tavella L., Bruin A., Haye T. Diversity and distribution of cytochrome oxidase I (COI) haplotypes of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* Stål (Hemiptera, Pentatomidae), along the eastern front of its invasive range in Eurasia // NeoBiota. 2021. Vol. 68. P. 53–77.
- Garrouste R., Nel P., Nel A., Horellou A. and Pluot-Sigwalt D. *Halyomorpha halys* (Stål 1855) en Île de France (Hemiptera: Pentatomidae: Pentatominae): surveillons la punaise diabolique // Annales de la Soci6t6 Entomologique de France (Nouvelle S6rie). 2014. Vol. 50. P. 257–259.
- Grosso-Silva J.M., Gaspar H., Castro S., Loureiro J., Amorim F. and Van der Heyden T. Confirmation of the presence of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Pentatomidae) in mainland Portugal // Arquivos Entomol6xicos. 2020. Vol. 22. P. 373–376.
- Güncan A., Gümüş E. Brown Marmorated Stink Bug, *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Heteroptera, Pentatomidae), a New and Important Pest in Turkey // Entomological News. 2019. Vol. 128. No. 2. P. 204–210.
- Hamilton G.C., Ahn J.J., Bu W., Leskey T.C., Nielsen A.L., Park Yo.-L., Rabitsch W., and Hoelmer K.A. *Halyomorpha halys* (Stål) // In: Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea). Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management / Ed. J.E. McPherson. Boca Raton, FL, USA: Taylor & Francis Group, 2018. P. 243–292.
- Haye T., Abdallah S., Garipey T. and Wyniger D. Phenology, life table analysis and temperature requirements of the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* in Europe // Journal of Pest Sciences. 2014. Vol. 87. P. 407–418.
- Heckmann R. Erster Nachweis von *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae) für Deutschland // Heteropteron. 2012. Vol. 36. P. 17–18.
- Hemala V., Kment P. First record of *Halyomorpha halys* and mass occurrence of *Nezara viridula* in Slovakia // Plant Protection Science. 2017. Vol. 53. P. 247–253.
- Hoebeke R.E., Carter, M.E. *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 2003. Vol. 105. P. 225–237.
- Kment P., Březíková M. First record of the invasive Brown Marmorated Stink Bug (*Halyomorpha halys*) (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) in the Czech Republic // Klapalekiana. 2018. Vol. 54. P. 221–232.
- Konjević A. First Records of the Brown Marmorated Stink Bug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera:

- Pentatomidae) in Republic of North Macedonia // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2020. Vol. 72. No. 4. P. 687–690.
- Macavei L.I., Băeţan R., Oltean I., Florian T., Varga M., Costi E. and Maistrello L. First detection of *Halyomorpha halys* Stål, a new invasive species with a high potential of damage on agricultural crops in Romania // *Lucrări Ştiinţifice*. 2015. Vol. 58. P. 105–108.
- Maistrello L., Dioli P., Bariselli M., Mazzoli G.L., Giacalone-Forini I. Citizen science and early detection of invasive species: phenology of first occurrences of *Halyomorpha halys* in Southern Europe. // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. P. 3109–3116.
- Milonas P.G., Partsinevelos G.K. First report of brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* Stål (Hemiptera: Pentatomidae) in Greece // *EPP0 Bulletin*. 2014. Vol. 44. No. 2. P. 183–186.
- Musolin D.L., Konjević A., Karpun N.N., Protsenko V.Ye., Ayba L.Ya., Saulich A.Kh. Invasive brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae) in Russia, Abkhazia, and Serbia: Range expansion, early stages of establishment and first records of damage to local crops // *Arthropod-Plant Interactions*. 2018. Vol. 12. No. 4. P. 517–529. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9583-8>.
- Nouere S., Amiri S., Lahlali R. Situation des problèmes phytosanitaires du myrtillier (*Vaccinium corymbosum*) au Maroc // *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires*. 2019. Vol. 8. No. 3. P. 321–330.
- Rider D.A. Family Pentatomidae Leach, 1815 // In: *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region* / Eds B. Aukema and Ch. Rieger. Amsterdam: The Netherlands Entomological Society, 2006. Vol. 5. P. 233–402.
- Rot M., Devetak M., Carlevaris B., Žežlina J. and Žežlina I. First record of brown Marmorated Stink Bug (*Halyomorpha halys* Stål, 1855 (Hemiptera: Pentatomidae) in Slovenia // *Acta Entomologica Slovenica*. 2018. Vol. 26. P. 5–12.
- Šapina I., Šerić Jelaska L. First report of invasive brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) in Croatia // *EPP0 Bulletin*. 2018. Vol. 48. P. 138–143.
- Šeat J. *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae) a new invasive species in Serbia // *Acta Entomologica Serbica*. 2015. Vol. 20. P. 167–171.
- Simov N. The invasive brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae) already in Bulgaria // *Ecologica Montenegrina*. 2016. Vol. 9. P. 51–53.
- Tassini C., Mifsud D. The brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) in Malta // *EPP0 Bulletin*. 2019. Vol. 49. No. 1. P. 132–136.
- Vétek G., Papp V., Haltrich A. and Rédei D. First record of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae), in Hungary, with description of the genitalia of both sexes // *Zootaxa*. 2014. Vol. 3780. No. 1. P. 194–200.
- Yan J., Pal Ch., Anderson D., Vétek G., Farkas P., Burne A., Fan Q.-H., Zhang J., Gunawardana D.N., Balan R.K., George Sh. and Li D. Genetic diversity analysis of brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* based on mitochondrial COI and COII haplotypes // *BMC Genomic Data*. 2021. Vol. 22(7). P. 1–16.

BROWN MARMORATED STINK BUG *HALYOMORPHA HALYS* (STÅL, 1855) (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) PENETRATED INTO ARMENIA

©2022 Kalashian M.Yu.*, Ghrejyan T.L. , Karagyan G.H.*****

Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of Armenia;
Yerevan, 0014, Armenia;

e-mail: *mkalashian1@gmail.com; **tkredjyan@gmail.com; ***gaykaragyan@yahoo.com

Data on the first registrations of invasive insect species – marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) in Central (Yerevan city) and Northern Armenia (Lori region) are presented. It is presumed that the species penetrated to the north of the country as a result of independent expansion from Georgia, and to its central part due to unintentional delivery with cargo or fruit and vegetable products. The role of citizen scientists in revealing of the species is shown.

Key words: marmorated stink bug *Halyomorpha halys*, invasive species, Armenia, first record, role of citizen scientists.

СОВРЕМЕННЫЙ СТАТУС ЧЕГРАВЫ *HYDROPROGNE CASPIA* В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И НОВЫЕ МЕСТА РАЗМНОЖЕНИЯ ВИДА В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

© 2022 Коузов С.А., Зайнагутдинова Э.М., Кравчук А.В., Абакумов Е.В.*

Санкт-Петербургский Государственный университет, Санкт-Петербург, 199178, Россия;

*e-mail: e.abakumov@spbu.ru

Поступила в редакцию 28.01.2021. После доработки 30.01.2022. Принята к публикации 02.05.2022

На фоне развития тёплой фазы климата последних десятилетий в Балтийском регионе произошли масштабные изменения ареалов и численности большого числа видов как южного, так и северного происхождения. Причём, у разных видов этих групп изменения протекают далеко не синхронно. Рост численности чегравы *Hydroprogne caspia* и активное её расселение в северо-восточном направлении наблюдались в первой половине XX в., а в последние десятилетия, наоборот, отмечается общая тенденция снижения численности. В статье подробно рассматриваются история вселения вида в восточную часть Финского залива, пространственное распределение и особенности биотопической приуроченности гнездящихся птиц. Показано, что, в отличие от других южных вселенцев в регион, чеграва на протяжении последних 30–40 лет остаётся редким видом с тенденцией к сильным флуктуациям численности. Это, вероятно, связано с отсутствием резерва птиц в ближайших очагах гнездования. Показано, что чеграва, являющаяся стенобионтным видом, гнездящимся обычно на открытых песчаных биотопах, при вселении в Финский залив освоила размножение в принципиально ином ландшафте – на сглаженных гранитных сельговых скалах.

Ключевые слова: чеграва, *Hydroprogne caspia*, динамика ареалов, водоплавающие птицы, влияние климата, Балтийское море, восточная часть Финского залива, сельговый ландшафт, биология размножения.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-49-58

Введение

До середины 1970-х гг. происходил активный рост численности и расширение области гнездования чегравы *Hydroprogne caspia* в Балтийском регионе – из юго-западной части Балтийского моря вид широко расселился на его северо-восточные побережья [Теповуо, 1957; Merikallio, 1958; Кастепыльд, 1972; Ренно, 1973; Hilden, 1987]. В связи с этим в восточной части Финского залива чеграва превратилась из крайне редкого в конце XIX – начале XX в. залётного вида [Бихнер, 1884; Бианки, 1907] в немногочисленного, но регулярного визитёра на летне-осенних кочёвках во второй половине XX столетия. Наибольшее количество встреченных птиц в это время отмечено на Берёзовых островах [Мальчевский, Пукинский, 1983; Храбрый, 1984]. Первые 3 случая гнездования вида в Ленинградской обл. были зарегистрированы в 1972 г. на островах Кургальского рифа и о. Большой Косой у южного берега о. Мощный

[Renno, 1976] (рис. 1). В дальнейшем гнездование этого вида было подтверждено только на островах Кургальского рифа [Бубырева и др., 1993; Бузун, Мераускас, 1993] (рис. 1). В 1994–1995 гг. колония чеграв была обнаружена на о. Кивимаа архипелага Большой Фискаар, в которой в эти годы обнаружено, соответственно, 14 и 25 гнёзд [Иовченко и др., 2004] (рис. 1).

Судовые экспедиции 1991–1992 гг. и 1994–1995 гг. выявили также присутствие чеграв в летний период у островов Сескар и Мощный [Носков и др., 1993; Иовченко и др., 2004]. С 1988 г. известно гнездование чегравы на одном из островов Валаамского архипелага на Ладожском оз. [Медведев, Сазонов, 1994]. В текущем столетии единичные случаи гнездования вида наблюдались также у северного побережья этого озера [Сорина, 2013].

Целями данной работы является изучение истории расселения вида в регионе, описание его пространственного и биотопического

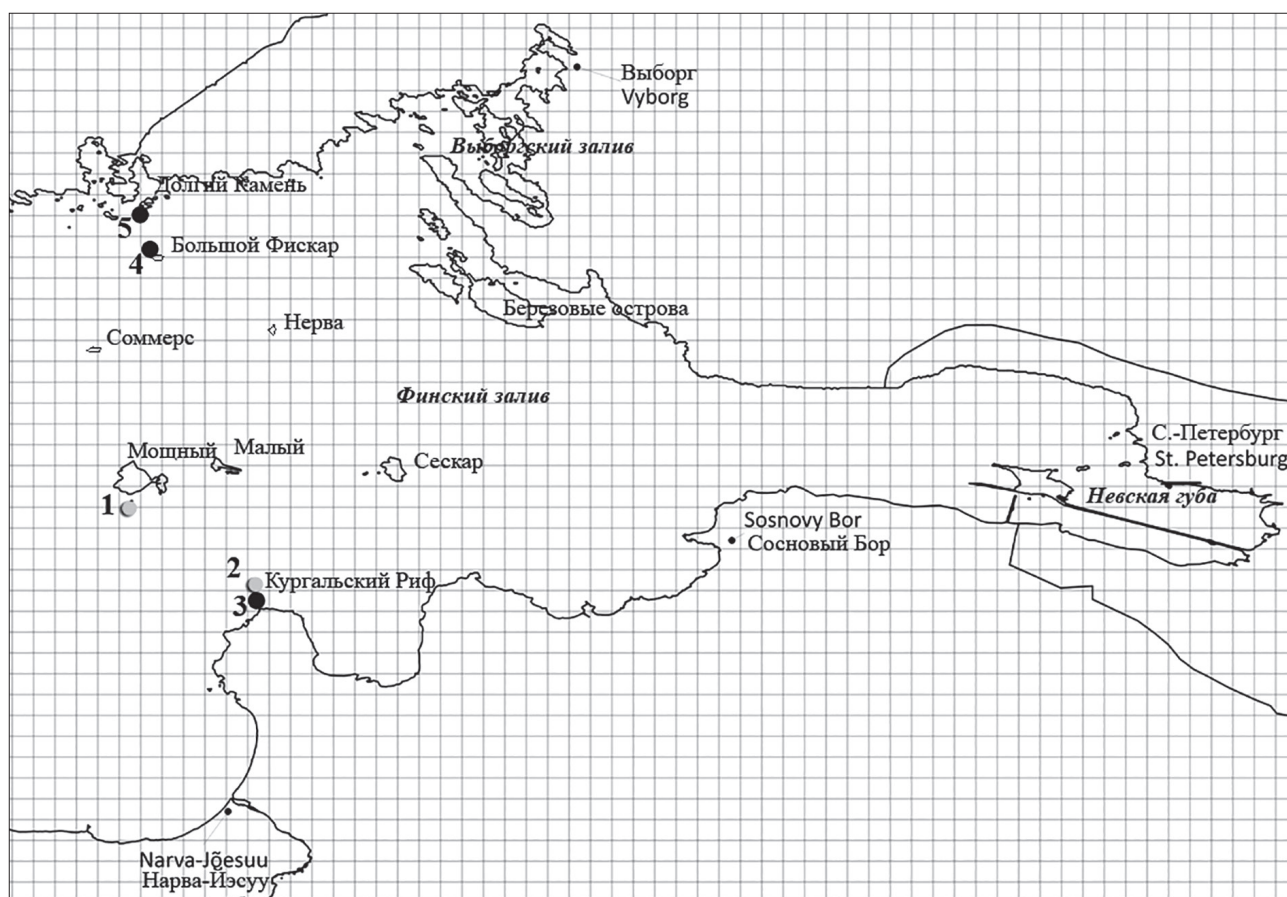


Рис. 1. Пространственное распределение мест гнездования чегравы *Hydroprogne caspia* в восточной части Финского залива в 1972–2020 гг.

Примечание: серые точки – места, где гнездование отмечено только в 1972 г., чёрные точки – места гнездования в 1988–2020 гг. Под номерами указаны: 1 – о. Большой Косой, 2 – о. Хитоматала, 3 – песчаная коса у о. Херкалуда, 4 – о. Кивимаа в арх. Большой Фискарь, 5 – о. Восточный Гребень в арх. Долгий Камень.

распределения на гнездовании на основании собственных и имеющихся опубликованных данных, а также выявление основных тенденций изменения численности.

Материалы и методы

Данные по гнездованию чегравы в восточной части Финского залива были получены в рамках многолетних работ по изучению гнездовых сообществ водоплавающих птиц в данном регионе. На Кургальском п-ове в 1990–1999 гг. и в 2005–2009 гг. исследования здесь велись стационарно в течение апреля – июля ежегодно. В 2010–2020 гг. учёты гнёзд на Кургальском п-ове проводились на коротких 5–7-дневных выездах в апреле – июле. Обычно делалось 2–4 учёта за сезон в 1-й декаде мая, 1-й декаде июня и в середине июля. Исследованиями в этом районе были охвачены участки западного и северного по-

бережья от дер. Гакково до островов Кургальского рифа. С 2010 по 2020 г. ежегодно проводились судовые учёты на всей акватории восточной части Финского залива с высадкой и подробными учётами на островах Сескар, Мощный, Малый, Большой и Малый Тютерс, Виргины, Родшер, Гогланд, Соммерс, Рябинник, Тюлень, Малый Фискарь, Гусиный, Рондо, Стоглаз, Вихревой, Игривый, архипелагах Большой Фискарь, Долгий Риф, Долгий Камень, Хаспари. Обычно в сезон размножения птиц проводилось 2 учёта: в 3-й декаде мая и в конце июня – 1-й декаде июля. Каждый такой учёт занимал от 10 до 14 дней. Во время исследований на островах производился тотальный учёт по всей площади небольших и средних островов, площадью до 15 га., на более крупных лесных островах тотальный учёт производился в пределах безлесной береговой полосы и окраин лесных насажде-

ний. При этих учётах наблюдатели двигались плотным зигзагом с интервалом 2–3 м между ближайшими линиями учёта по всей изучаемой площади. Исследования проводились на парусно-моторных яхтах, моторных судах ГС-4, МСП. Для высадки на острова и работ вдоль береговой линии использовались надувные лодки с подвесным мотором. В работе использовались 25-кратный полевой бинокль и фотоаппараты Nikon D90 и Nikon D7200 с объективом 500 мм. Кроме того, нами был проанализирован весь доступный массив опубликованных и фондовых данных по исследуемому району.

При проведении наших учётов факт гнездования считался выявленным только при обнаружении кладки или выводка. Точно также при анализе литературы мы считали все утверждения о гнездовании чегравы на какой-либо территории только на основе описания особенностей поведения птиц недоказанными и отвергали. Критический анализ таких данных приведён в разделе «Обсуждение». Встречи взрослых птиц в репродуктивный период регулярно регистрировались нами у большинства обследованных островов и побережий Финского залива, однако ниже приводятся данные только по тем островам, где достоверно были отмечены случаи размножения чеграв, подтверждённые находками кладок или птенцов.

Результаты

Кургальский полуостров (59.811697° с. ш., 28.090798° в. д.; 59.800498° с. ш., 28.100840° в. д.)

На островах Кургальского рифа первый случай гнездования чегравы отмечен О. Ренно в 1972 г. [Renno, 1976]. В дальнейшем гнездование 1–2 пар чеграв прослеживалось с 1988 до 1992 г. [Бубырева и др. 1993; Бузун, Мераускас, 1993] на песчаных косах о. Хангелода (59.811697° с. ш., 28.090798° в. д.). Согласно нашим ежегодным учётам, начиная с 1993 г. вид прекратил размножение в данном районе. Однако, во все последующие годы в сезон размножения здесь регулярно появлялись одиночные особи и небольшие группы чеграв. Единичные случаи повтор-



Рис. 2. Кладка чегравы *Hydroprogne caspia* на о. Хангелода в архипелаге Кургальский риф. 27 июня 2007 г.

ного заселения чегравы в район Кургальского рифа были отмечены в 2007–2008 гг. На южной песчаной косе о. Хангелода в смешанной колонии полярных и речных крачек 27 июня 2007 г. найдены 2 слабонасиженных кладки чеграв из 1 и 2 яиц (рис. 2). 17 июня 2008 г. здесь же была обнаружена ненасиженная кладка из 2 яиц.

Повторное заселение чеграв в данный район началось в 2014 г. [Коузов, Шилин, 2016]. Начиная с 2009 г. в южной части архипелага на мелководьях в 160–200 м восточнее о. Кехвитлуда стала образовываться новая надводная песчаная коса, которая к 2010 г. превратилась в песчаный островок протяжённостью до 520 м и шириной от 15 до 40 м (59.800498° с. ш., 28.100840° в. д.). С 2010 г. здесь образовалось смешанное поселение полярных *Sterna paradisaea*, речных *St. hirundo* и малых крачек *St. albifrons* [Коузов, Кравчук, 2010а]. 6 июня 2014 г. в центральной части острова была обнаружена кладка чегравы из 2 ненасиженных яиц. В 2015–2018 гг. одна пара этих птиц здесь гнездилась ежегодно. 21 июня 2019 г. на этом островке обнаружено 2 выводка из, соответственно, 3 и 1 пуховых птенцов в возрасте до 5 дней. 15 июня 2020 г. здесь были найдены 2 насиженных кладки из 2 и 3 яиц.

Все места гнездования чегравы на Кургальском рифе представляли собой песчано-галечниковые косы, лишённые какой-либо растительности. Везде чегравы гнездились в плотном соседстве с другими видами крачек.

Остров Большой Косой у о. Мощный (59.971005° с. ш., 27.831696° в. д.)

Единственный известный из литературы случай достоверного гнездования чегравы описан О. Ренно в 1972 г. [Renno, 1976]. В 1991–1992 гг. с побережья о. Мощный наблюдали нескольких чеграв, и на основании их поведения был сделан предварительный вывод о возможности гнездования здесь данного вида [Носков и др., 1993]. По результатам наших ежегодных работ в 2013–2020 гг. на о. Мощный и прилегающих к нему островках (Большой и Малый Косые и других), взрослые чегравы здесь периодически отмечались, однако не было установлено ни одного случая размножения этих птиц. Все небольшие островки нами полностью обследовались, и поскольку они покрыты разреженной низкотравной растительностью, то возможность недоучёта была практически исключена.

Архипелаг Большой Фискаар (60.408117° с. ш., 27.941031° в. д.)

На архипелаге Большой Фискаар у северного побережья Финского залива на о. Кивимаа после находок колонии в 1994 г. (14 пар) и в 1995 г. (25 пар) [Иовченко и др., 2004] чеграва достоверно гнездилась до 2006 г., когда число гнёзд в колонии возросло до 38 (данные А.Р. Гагинской). К 2010 г. вид перестал гнездиться на этом архипелаге. Повторное заселение архипелага началось в 2014 г. – 31 июня на месте прежней колонии на о. Кивимаа обнаружено 7 кладок, содержащих по 2 яйца. Все яйца были в средней стадии насиженности. При повторном посещении острова 29 июля 2014 г. в районе колонии было обнаружено 5 крупных пуховых птенцов. В 2015 г. на этом острове гнезилось 9 пар, в 2016 г. – 8 пар, в 2017 г. – 14 пар, в 2018 г. – 18 пар, в 2019 г. – 15 пар. В 2020 г. при посещении острова 4 июля мы обнаружили, что все колонии морских птиц на архипелаге Большой Фискаар погибли. Колония чеграв в центре о. Кивимаа располагалась на горизонтальном скальном плато (бараньем лбе) на высоте приблизительно 6 м над уровнем моря с локальными незначительными наносами мелкой гальки. Рядом с колонией на тонком слое наносного субстрата образовались разреженные низ-



Рис. 3. Общий вид участка колонии чеграв *Hydroprogne caspia* на о. Кивимаа в арх. Большой Фискаар. 31 июня 2014 г.

котравные луговинки. В местах расположения гнёзд чеграв гранит выходил на дневную поверхность, но в его локальном понижении-линзе имелось маленькое и тонкое галечниковое пятно с редкой порослью низкой пионерной и галофитной растительности (рис. 3).

Архипелаг Долгий Камень (60.454664° с. ш., 27.880190° в. д.)

Литературные данные за 1990-е гг. не указывают на гнездование здесь чеграв. Архипелаг регулярно осматривался нами с 2010 г., и до последнего времени чеграв мы здесь не наблюдали. 6 июля 2020 г. при учётах на архипелаге Долгий Камень мы обследовали о. Восточный Гребень (60.454664° с. ш., 27.880190° в. д.). В этом году здесь образовалась новая колония полярных *Sterna paradisaea* и реч-



Рис. 4. Ландшафт колонии полярных *Sterna paradisaea* и речных крачек *St. hirundo* на о. Восточный Гребень архипелага Долгий Камень, где гнездилась пара чеграв *Hydroprogne caspia*. 6 июля 2020 г.

ных крачек *St. hirundo*, в которой к моменту нашего посещения было обнаружено более 30 нелетающих оперённых птенцов. Здесь же обнаружен один крупный пуховой птенец чегравы, над которым в воздухе летали 2 взрослые птицы. Гнездовой биотоп чеграв и других крачек на этом острове представлен верхней частью сглаженной сельговой гранитной скалы с редкой фрагментарной травянистой растительностью в трещинах и понижениях каменного субстрата (рис. 4). Высота скального плато в районе колонии – около 5 м над уровнем моря.

Обсуждение

Кроме описанных нами мест и случаев гнездования чегравы в литературе имеются ещё несколько указаний на гнездование чегравы, которые мы сочли недостоверными или недоказанными: на островах Мощный и Сескар в 1991–1992 гг. [Носков и др., 1993], на Берёзовых о-вах и п-ове Киперорт и на островках в Угольной Гавани Невской губы в 1960–1980 гг. [Носков, 2018]. Однако указание на гнездование на Берёзовых о-вах и на п-ове Киперорт [Гагинская, 2002; Носков и др., 2004] дано только в самом общем виде – точки на карте и крестики в сводной таблице в общих сводках без конкретного указания на первоисточники или подробного описания. Ни в каких других более поздних публикациях о гнездовании чегравы на данных территориях не говорится [Алексеева и др., 2007].

Гнездование в 1991–1992 гг. на островах Мощный и Сескар обосновывается авторами только наблюдениями особенностей поведения встреченных птиц – полёты с рыбкой и тревожные крики [Носков и др., 1993]. Однако, наши долговременные стационарные наблюдения на Кургальском п-ове показали, что одиночные чегравы, пары или даже небольшие группы из 3–5 чеграв могут неожиданно появляться у крупных колоний чайковых на 1–5 дней и также неожиданно исчезать. Примечательно, что эти чегравы демонстрировали многие признаки территориального и брачного поведения: тревожные крики и пикирование на исследователей, полёты самцов с рыбкой и ритуализированное кормление самок. Тем не менее, поиски не выявляли в дан-

ных случаях даже попыток гнездостроения или откладки яиц. Поэтому любые утверждения о гнездовании чегравы только на основании встреч птиц с территориальным и брачным поведением в районе колоний чайковых [Носков и др., 1993] следует воспринимать с большой долей скепсиса. Чеграва – вид, гнездящийся совершенно открыто вне сомкнутого травостоя. Яйца этих птиц очень крупные, имеют ярко выраженную видоспецифичную форму и расцветку. Их размеры сопоставимы с яйцами серебристой чайки, но форма их более удлинённая и эллипсоидная, а фон окраски – почти чисто белый с очень мелким и редким тёмным крапом (рис. 2). Пуховые птенцы чегравы также очень крупные, имеют ярко белый доминирующий пуховой наряд, оранжевый клюв и лапы. При появлении исследователей они держатся совершенно открыто, или залегая на песок, или бегая вдоль линии берега. Вследствие вышесказанного, при правильном учёте в чайчьей колонии проглядеть размножающихся чеграв практически невозможно, и нет никакой необходимости экстраполировать данные на основе особенностей поведения птиц.

Наиболее удивительной в этом плане является информация в Красной Книге Санкт-Петербурга, где автор очерка о чеграве Г.А. Носков сообщает что в 1960-х – начале 1980-х гг. чегравы гнездились в колонии чайковых на одном из маленьких островков, расположенных за пределами фарватера в Угольной гавани Большого порта Санкт-Петербурга [Красная Книга..., 2018]. При этом автор ссылается на данные В.А. Зубакина [Зубакин, 1988] и собственные неопубликованные данные. Однако в цитируемой публикации В.А. Зубакин ничего про данное место гнездования чегравы не говорит. Район Угольной Гавани во второй половине XX в. часто посещался орнитологами, однако в литературе нигде не упоминается о гнездовании чегравы в данном месте [Мальчевский, Пукинский, 1983], нигде о данном случае, кроме вышесказанной публикации, не упоминает и Г.А. Носков. В статье об орнитологических находках на островах Финского залива 1991–1992 гг. этим автором однозначно говорится, что ранее этот вид в регионе не гнезвился [Но-

сков и др., 1993]. В последние годы в Невской губе этот вид не наблюдается даже на миграциях [Рымкевич и др., 2012]

Как видно из вышеизложенного материала, в восточной части Финского залива с 1972 г. известно 4 места достоверного гнездования чеграв: острова Кургальского рифа, о. Большой Косой у о. Мощный, о. Кивимаа архипелага Большой Фискал и о. Восточный Гребень архипелага Долгий Камень. Из них в течение последних трёх десятилетий на о. Большой Косой чегравы достоверно перестали гнездиться, а о. Восточный Гребень заселили только в 2020 г. При этом в двух местах гнездования за тридцатилетний период наблюдений видны лакуны, когда птицы переставали гнездиться и заселяли эти места вновь через несколько лет. Так, на Кургальском рифе чегравы достоверно не гнездились в 1993–2006 гг. и в 2009–2013 гг. На архипелаге Большой Фискал (о. Кивимаа) чегравы точно не гнездились в 2010–2013 гг., а возможно и с 2007 г., поскольку данные за 2007–2009 гг. по этому месту отсутствуют. В целом видно, что гнез-

довая численность за этот период варьировала от 0 до 19 пар (2018 г.) и 38 пар (2006 г.).

Подобные флуктуации численности, на наш взгляд, в первую очередь объясняются пульсацией на краю ареала. Скорее всего, это связано с динамикой климата. По крайней мере, почти все появления вида на гнездовании в регионе происходили в периоды развития кратковременных тёплых климатических фаз: в 1988–1992 гг., 2007–2008 гг. и 2014–2017 гг., выразившихся, в частности, в изменениях степени зимнего замерзания Балтийского моря (рис. 5) [Swedish hydro-meteorological intitute..., 2022].

Вместе с тем, чеграва за тридцатилетний период так и не стала в восточной части Финского залива многочисленным видом, в отличие от ряда других видов южного происхождения, например большого баклана [Коузов, 2007; Коузов, Гагинская, 2013; Gaginskaya et al., 2013; Коузов, Кравчук, 2020a], большой белой цапли [Коузов, 2015а, 2015б; Коузов и др., 2019; Храбрый, Бубырева, 2020], лебедя-шипуна [Бузун, Храбрый, 1990; Бубырева

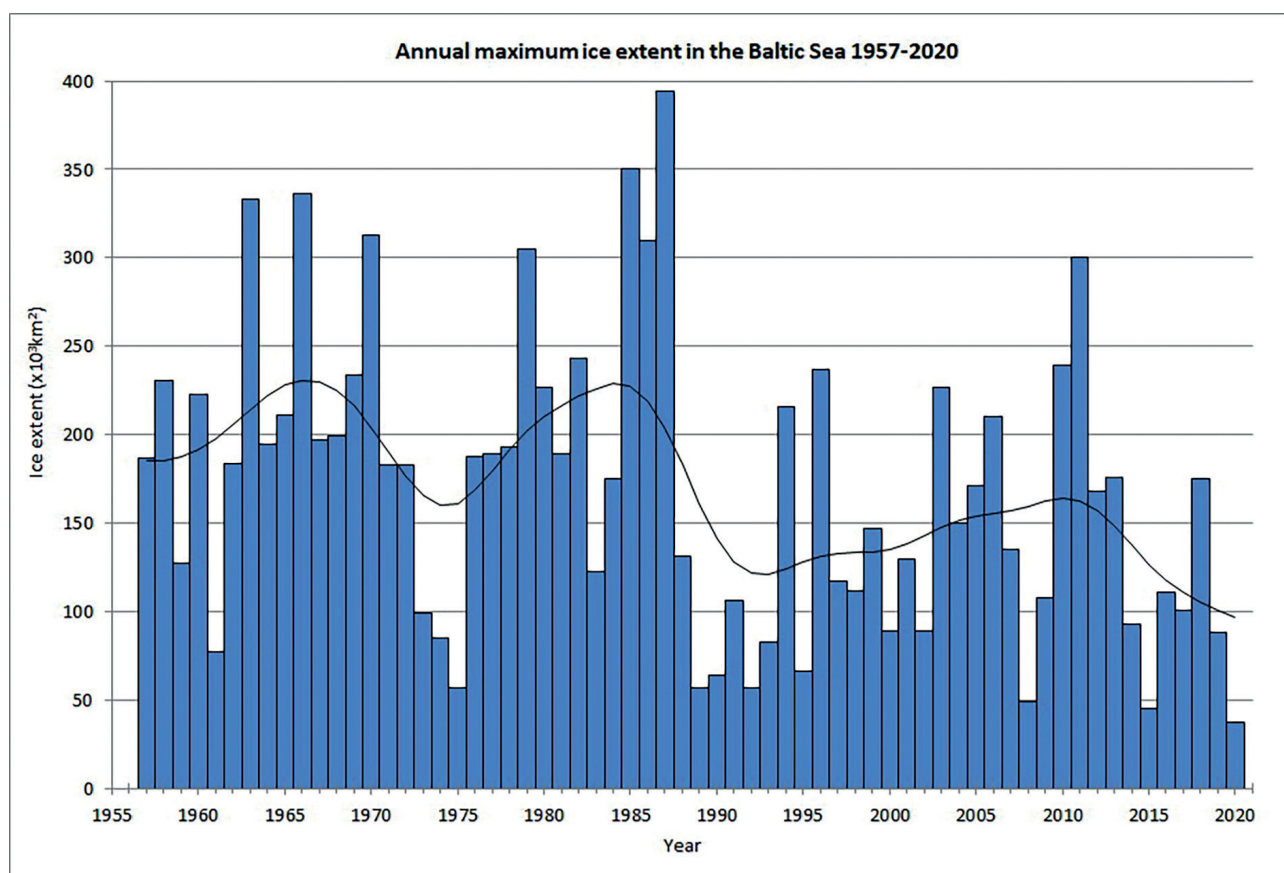


Рис. 5. Диаграмма динамики максимального развития льда в 1957–2020 гг. [Swedish hydro-meteorological intitute..., 2022].

и др., 1993; Коузов, 2005, 2016; Коузов, Кравчук, 2014; Zaynagutdinova et al., 2019; Kouzov et al., 2021] и серой утки [Коузов, Кравчук, 2010б; Коузов, Кравчук, 2012; Иовченко, 2014а, 2014б; Рычкова и др., 2020]. Сходная картина наблюдается и в южной Карелии на Ладожском оз., где небольшая колония чеграв гнездится на о. Палинсари Валаамского архипелага с 1986 г. [Кучко и др., 1988; Медведев, Сазонов, 1994], а в нынешнем столетии изредка отмечаются отдельные размножающиеся пары также и на островах западного архипелага [Сорина, 2013].

В Балтийском регионе рост численности чеграв отмечался до начала 1970-х гг. [Väisänen, 1973; Hario et al., 1987], после чего проявилась долговременная общая тенденция к снижению числа размножающихся пар [Hario et al., 1987; Elts et al., 2009; Eskildsen, Vikstrøm, 2011]. То есть дальнейшему расселению вида на Северо-Западе России, скорее всего, препятствует отсутствие резерва размножающихся особей в ближайшем основном очаге размножения чегравы. Сходная картина в Ленинградской обл. наблюдалась и с другим видом крупных крачек южного происхождения – пестроносой крачкой, которая после 2 сезонов гнездования в 1994–1995 гг. [Коузов, 1995] полностью исчезла из гнездовой орнитофауны региона [Shilin et al., 2014; Коузов, Шилин, 2016].

В то же время в восточной части Финского залива в последние десятилетия наблюдается рост численности и расширение гнездовой области и у ряда бореально-гипоарктических и даже арктических видов: белощёкой казарки [Коузов, Кравчук, 2008; Kouzov et al., 2018; Kouzov et al., 2019], обыкновенной гаги [Коузов, Шилин, 2016; Коузов, Кравчук, 2020б], гагарки [Cherenkov et al., 2016] и тонкоклювой кайры [Высоцкий др., 2010; Коузов, Шилин, 2016; Коузов, Кравчук, 2020б]. То есть влияние климата на численность и распространение водоплавающих птиц в регионе имеет весьма сложный характер и явно выходит за пределы общей банальной схемы «потепление климата ведёт к росту численности и расширению ареалов южных видов и, наоборот, к регрессии численности и ареалов северных птиц». Решение проблемы нуж-

но искать в изучении экологии каждого вида в отдельности и, вполне вероятно, что ключевыми вопросами в ряде случаев могут быть, например, изменение кормовой базы [Гущин, Фёдоров, 2016].

Хотелось бы отдельно отметить определённую биотопическую пластичность чегравы, выявленную нашими исследованиями. На большей части ареала она демонстрирует достаточно явную стенотопность, заселяя почти исключительно открытые, лишённые или почти лишённые растительности песчаные и галечниковые косы [Cramp, Simmons, 1983; Зубакин, 1988]. Аналогичный биотоп в восточной части Финского залива чеграва занимает в настоящее время только на Кургальском рифе в южном секторе Финского залива. У северного побережья Финского залива все случаи гнездования этого вида, в том числе и наиболее крупная из известных колоний (до 38 гнёзд), были отмечены на сглаженных ледником сельговых скалах, на их верхнем плато. Благодаря выровненности рельефа и почти полному отсутствию растительности такие скалы имеют отдалённое внешнее сходство с песчаными косами. Об определённом сходстве условий гнездования для птиц в этих биотопах говорит тот факт, что вселение в этот биотоп наблюдалось нами также у некоторых других видов, обычно гнездящихся на песчаных косах – таких как полярная и речная крачки, кулик-сорока и галстучник. Вместе с тем, заселяя открытые прибрежные биотопы и будучи крупным, хорошо заметным видом, чеграва является сильно уязвимым видом из-за значительного роста рекреационных нагрузок на острова и побережья Финского залива. Ситуация усугубляется весьма поздними сроками размножения вида в регионе, когда насживание кладок у чеграв приходится на июнь – период, когда происходит наиболее частое появление людей на островах и побережьях. Так, наиболее вероятной причиной гибели колонии чеграв и других морских птиц на арх. Большой Фискар в 2020 г., скорее всего, является нарушение заповедного режима острова со стороны рыбаков и туристов, поскольку Большой Фискар усиленно пропагандируется на ряде рыболовных и туристических сайтов. На этих сайтах

можно найти множество отчётов рыбаков и туристов о посещении данного архипелага. В этом плане совершенно непонятно исключение чегравы из последней редакции Красной Книги Ленинградской области [Красная Книга..., 2018].

Финансирование работы

Исследования, а также подготовка рукописи выполнены авторами за счёт личных средств.

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

- Алексеева Н.М., Бубличенко А.Г., Бубличенко Ю.Н., Верёвкин М.В., Волкова Е.А., Гимельбрант Д.Е., Глазкова Е.А., Исаченко Г.А., Ковальчук Н.А., Коткова В.М., Курбатова Л.Е., Кудерский Л.А., Лукницкая А.Ф., Макарова М.А., Морозова О.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Потёмкин А.Д., Сагитов Р.А., Сколозубова М.В. и др. Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Берёзовые острова (Финский залив) / Отв. ред. Н.Н. Цвелёв. СПб.: Бостон-Спектр, 2007. 368 с.
- Бианки В.Л. Список птиц С.-Петербургской губернии // Ежегодник Зоологического музея имп. Академии наук. СПб., 1907. Т. 12. № 1. С. 86–113.
- Бихнер Е.Ю. Птицы С.-Петербургской губернии: Материалы, литература и критика // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб., 1884. Т. 14, вып. 2. С. 359–624.
- Бубырева В.А., Бузун В.А., Волкович Н.М., Коузов С.А., Шаповалова О.В., Щукин А.К. Отчёт Кургальской экспедиции Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер.3. Биология. 1993. Вып. 2. С. 111–117.
- Бузун В.А., Мераускас П. Орнитологические находки в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 1993. Т. 2, вып. 2. С. 253–259.
- Бузун В.А., Храбрый В.М. О гнездовании лебедя-шипун в Ленинградской области // Экология и охрана лебедей в СССР. Мелитополь, 1990. С. 83–84.
- Высоцкий В.Г., Кондратьев А.В., Бузун В.А. Первый документированный случай размножения тонкоклювой кайры *Uria aalge* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19. № 580. С. 1127–1129.
- Гагинская А.Р. Чеграва // Красная книга Ленинградской области. Т. 3. Животные / Отв. ред. Г.А. Носков. СПб.: Папирус, 2002. 560 с
- Гущин А.В., Фёдоров В.Е. Современное состояние промысловой ихтиофауны южной части Балтийского моря как следствие антропогенного воздействия // Учёные записки РГГМУ. 2016. № 49. С. 134–144.
- Зубакин В.А. Чеграва // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука, 1988. С. 299–310.
- Иовченко Н.П. Пространственно-временное распределение серой утки *Anas strepera* на Северо-Западе России в конце XIX – начале XXI веков: основные этапы и способы экспансии, современное состояние популяции и прогноз // Русский орнитологический журнал. 2014а. Т. 23. № 1080. С. 3897–3920.
- Иовченко Н.П. Серая утка (*Anas strepera* L.) на Северо-Западе России: история расселения, современное состояние популяции и особенности экологии // Вестник охотоведения. 2014б. Т. 11. № 2. С. 103–109.
- Иовченко Н.П., Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 гг. // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России (эколого-фаунистические исследования). СПб., 2004. С. 100–120.
- Кастепыльд Т. О некотором консерватизме у чегравы // Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, 1972. С. 112–113.
- Коузов С.А. Первая регистрация гнездования пестронозой крачки *Thalasseus sandvicensis* в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 1995. Т. 4. № 1–2. С. 66–67.
- Коузов С.А. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипун, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива) // Мат. III Международного симпозиума «Гусеобразные Северной Евразии». СПб., 2005. С. 160–162.
- Коузов С.А. Большой баклан на Кургальском полуострове // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. № 349. С. 339–365.
- Коузов С.А. О характере пребывания большой белой цапли *Cosmerodius albus* L. на Кургальском полуострове и сопредельных участках восточной части Финского залива в последнем десятилетии // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2015а. № 1. С. 41–50.
- Коузов С.А. О существенном увеличении числа встреч летующих больших белых цапель *Cosmerodius albus* на западном побережье Кургальского полуострова в 2014 и 2015 годах // Русский орнитологический журнал. 2015б. Т. 24. № 1191. С. 3353–3358.
- Коузов С.А. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. № 2. С. 38–69.
- Коузов С.А., Гагинская А.Р. Особенности распределения и межсезонной динамики численности большого баклана (*Phalacrocorax carbo sinensis*) в восточной части Финского залива // Экологические проблемы Балтийского региона. Мат. VIII Региональной молодёжной

- экологической конференции «Экологическая школа в Петергофе – наукограде Российской Федерации». 2013. С. 74–79.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Первый случай гнездования белощёкой казарки *Branta leucopsis* на Кургальском полуострове // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. № 423. С. 908–910.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Малая крачка *Sterna albifrons* на Кургальском полуострове // Русский орнитологический журнал (экспресс выпуск). 2010а. Т. 19. № 618. С. 2213–2222.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Размножение серой утки (*Anas strepera* L.) в Ленинградской области // Вестник охотоведения. 2010б. Т. 7. № 2. С. 254–259.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Серая утка в восточной части Финского залива: история заселения, биология и миграции // Бюллетень РГГ «Казарка». 2012. Т. 15. Вып. 2. С. 106–139.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Биология лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. 2014. Т. 11. № 2. С. 119–204.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* в восточной части Финского залива: долговременная динамика численности, распределение и роль в местных экосистемах // Русский орнитологический журнал. 2020а. Т. 29. № 2014. С. 6037–6038.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Основные особенности долговременной динамики и пространственного распределения гнездовых сообществ водяных птиц в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. Экспресс-выпуск 2015. С. 6086–6087.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., Ширяева М.О. Первый случай успешного размножения большой белой цапли *Casmerodius albus* в Ленинградской области на Кургальском полуострове (окрестности посёлка Липово) // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1820. С. 4221–4230.
- Коузов С.А., Шилин М.В. Основные тенденции многолетней динамики сообществ гидрофильных птиц островной зоны восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2016. Т. 25. Экспресс-выпуск 1257. С. 799–801.
- Красная книга Ленинградской области. Животные / Отв. ред. Ю.Н. Бубличенко. СПб.: Папирус, 2018. 560 с.
- Кучко А.А., Белоусова Н.А., Курхинен Ю.П. и др. Валаам – феномен природы. Петрозаводск, 1988. С. 1–108.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. Т. 1. 480 с.
- Медведев Н.В., Сазонов С.В. Водные и околотовные птицы Валаамского и Западного архипелагов Ладожского озера // Русский орнитологический журнал. 1994. Т. 3. № 1. С. 71–81.
- Носков Г.А. Чеграва // Красная книга Санкт-Петербурга / Отв. ред. Д.В. Гельтман. СПб.: Дитон, 2018. 568 с.
- Носков Г.А., Карчевский М.Ф., Конечная Г.Ю., Петрова Н.А., Рымкевич Т.А., Счастливая Л.С. Заповедная природа Карельского перешейка / Отв. ред. Г.А. Носков. СПб.: Профессионал, 2004. 311 с.
- Носков Г.А., Фёдоров В.А., Гагинская А.Р., Сагитов Р.А., Бузун В.А. Об орнитофауне островов восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 1993. Т. 2, вып. 2. С. 163–173.
- Ренно О.Я. Об изменениях орнитофауны Матсалы за последнее время // Матсалуский ландшафт и птицы. Таллин, 1973. С. 23–29.
- Рымкевич Т.А., Носков Г.А., Коузов С.А., Уфимцева А.А., Зайнагутдинова Э.М., Стариков Д.А., Рычкова А.Л., Иовченко Н.П. Результаты синхронных учётов мигрирующих птиц в Невской губе и прилегающих акваториях весной 2012 года // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. СПб., 2012. С. 70–86.
- Рычкова А.Л., Иовченко Н.П., Коузов С.А., Смирнов О.П. Современное распространение и динамика численности серой утки *Anas strepera* на Северо-Западе России // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. № 1987. С. 4913–4914.
- Сорина Е.А. О птицах острова Кярпясенсаари в Ладожских шхерах // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22, вып. 927. С. 2770–2777.
- Храбрый В.М. Птицы Берёзовых островов // Материалы по фауне Выборгского заказника. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1984. Т. 123. С. 116–146.
- Храбрый В.М., Бубырева В.А. Гнездование большой белой цапли *Casmerodius albus* на реке Паше в Волховском районе Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. № 1953. С. 3379–3385.
- Cherenkov A.E., Kouzov S.A., Semashko V.Y., Tertitski G.M., Semashko E.V. Present status of Razorbills *Alca torda* in Russia: Occurrence, population and migrations // Marine Ornithology. 2016. Vol. 44. No. 2. P. 207–213.
- Cramp S., Simmons K.E.L. The Birds of the Western Palearctic. Oxford: Oxford University Press, 1983. Vol. 3. 913 p.
- Eltis J., Kuresoo A., Leibak E., Leito A., Lilleleht V., Luigujõe L., Mägi E., Nellis R., Nellis R. & Ots M. Status and Numbers of Estonian Birds, 2003–2008 // Hirundo. 2009. Vol. 22. P. 3–31.
- Eskildsen A., Vikstrøm T. Truede og sjældne ynglefugle i Danmark 2010 // Dansk Orn. Foren. 2011. P. 21–27.
- Gaginskaya A.R., Starikov D., Kouzov S. Status of the breeding population of Great Cormorants in the Russian part of the Gulf of Finland in 2012 // In: Bregnballe T., Lynch J., Parz-Gollner R., Marion L., Volponi S., Paquet J.-Y., van Eerden M.R. (eds.). National reports from the 2012 breeding census of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in parts of the Western Palearctic. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. Technical Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University. 2013. No. 22. P. 82–85.
- Hario M., Kastepöld T., Kilpi M., Staav R., & Stjernberg T. Status of the Caspian Tern *Sterna caspia* in the Baltic // Ornis Fennica. 1987. Vol. 64. P. 154–157.
- Hilden O. Recent changes in sea-bird populations of Finland // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Труды VI дней орнитологов, Пярну 18–22 мая 1979 г. / Под ред. Э. Кумари. Таллин: Валгус, 1987. С. 74–84.

- Kouzov S., Zaynagutdinova E., Kravchuk A. Late nesting makes Barnacle Geese *Branta leucopsis* sensitive to anthropogenic disturbance in the Russian part of the Baltic Sea // *Wildfowl*. 2019. Vol. 69. P. 160–175.
- Kouzov S., Zaynagutdinova E., Sagitov R., Rychkova A. Nesting of Barnacle Goose (*Branta leucopsis*) in the Russian part of the Gulf of Finland // *Arctic*. 2018. Vol. 71. No. 1. P. 76–88.
- Kouzov S.A., Gubelit Y.I., Kravchuk A.V., Koptseva E.M., Zaynagutdinova E.M., Nikitina V.N. Seasonal changes in the diet of Mute Swans *Cygnus olor* in the recently colonised eastern Gulf of Finland // *Wildfowl*. 2021. Vol. 71. P. 83–107.
- Merikallio E. Finnish birds. Their distribution and numbers. Helsinki, 1958.
- Renno O. Avifauna of the islands in the southern part of the Gulf of Finland // *Ornis Fenn*. 1976. Vol. 53. P. 128–131.
- Shilin M., Chusov A., Lednova J., Kouzov S. Variety and vulnerability of waterbird community in the eastern part of the Gulf of Finland in the zone of «Nordstream» marine gas pipeline // *Baltic International Symposium (BALTIC)*. 2014. P. 1–6. IEEE/OESDOI: 10.1109/BALTIC.2014.6887863.
- Swedish hydro-meteorological institute. Swedish ice service. Archived charts and reports // (http://www.smhi.se/oceanografi/istjanst/produkter/ice_extent_bars.png). Accepted 2.02.2022.
- Tenovuo R. Rayska, *Hydroprogne tscheograva* (Lep.), pesivana mantereen rannalla // *Ornis Fennica*. 1957. Vol. 34. No. 4. P. 34–41.
- Väisänen R.A. Establishment of Colonies of Caspian Tern *Hydroprogne caspia* by Deserting Flights in the Northern Gulf of Bothnia // *Ornis Scandinavica*. 1973. 4: 47–53.
- Zaynagutdinova E., Kouzov S., Batova P.R., Michailov Yu.M., Kravchuk A. Spring migration stopovers of swans *Cygnus sp.* in the Russian part of the Gulf of Finland // *Wildfowl*, Special issue. 2019. 5: 123–138.

THE CURRENT STATE OF THE CASPIAN TERN (*HYDROPROGNE CASPIA*) IN THE LENINGRAD REGION AND NEW PLACES OF THIS SPECIES REPRODUCTION IN THE EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND

2022 Kouzov S.A., Zaynagutdinova E.M., Kravchuk A.V., Abakumov E.V.*

Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199178, Russia;

*e-mail: e.abakumov@spbu.ru

Under the development of warm phase of climate during the recent decades, large-scale changes in the ranges and numbers of a large number of species of both southern and northern origin have occurred in the Baltic region. Thus, various species demonstrate unsynchronized changes. The population growth of the Caspian Tern (*Hydroprogne caspia*) and its active expansion into the north-western direction were fixed in the 1st half of the XXth century; on the contrary, in the last decades, there is a general trend to number decreasing. This article elaborates on the history of settling of the mentioned species into the Eastern part of the Gulf of Finland, its spatial distribution and peculiarities of biotopic preferences of nesting birds. It is shown that, in contrast to other southern migrants in the region, the Caspian Tern remains a rare species over the past 30–40 years with a tendency to strong fluctuations in number. This is probably caused by the lack of a bird stock in the nearest breeding locations. It has been shown that the stenobiotic species Caspian Tern nests usually in open sandy biotopes. Inhabiting the Gulf of Finland, it mastered reproduction in a completely different landscape on selga massive-crystallic granite rocks.

Keywords: Caspian Tern, *Hydroprogne caspia*, dynamics of ranges, waterfowl, climate effect, Baltic Sea, Eastern part of the Gulf of Finland, selga landscape, breeding biology.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *THEODOXUS PALLASI* LINDHOLM, 1924 (MOLLUSCA, GASTROPODA) В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2022 Мельникова А.В.*, Гвоздарева М.А.

Татарский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТатарстанНИРО»), Казань, 420029, Россия
e-mail: *d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2021. После доработки 25.05.2022. Принята к публикации 01.06.2022

Брюхоногий моллюск *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924, являющийся представителем Понто-Каспийского комплекса фаун, впервые был обнаружен в Волжском плёсе Куйбышевского водохранилища. Ранее он указывался только для Приплотинного плёса водохранилища. Полученные данные указывают на продолжающийся процесс распространения моллюска вверх по Волге.

Ключевые слова: *Theodoxus pallasi*, *Theodoxus astrachanicus*, Волжский плёс, Куйбышевское водохранилище, Россия, вид-вселенец, новая находка.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-59-64

Введение

Моллюск *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924 относится к классу Gastropoda, подклассу Prosobranchia, отряду Neritimorpha, надсемейству Neritoidea, семейству Neritidae. Данный вид считается обитателем солоноватых вод внутренних морей и пресных вод речных дельт [Жадин, 1952], вследствие чего является мезогалинным видом [Сон, Прокин, 2012]. По способу питания *Th. pallasi* относится к фитодегритрофагам-собираателям, как и другой инвазионный вид моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) [Герасимов, 2020].

Моллюск *Th. pallasi* является промежуточным хозяином паразитической трематоды – *Plagioporus skrjabini* Koval, 1951, которая проникла из бассейна р. Дон [Жохов, 2001]. Соответственно, расширение ареала этого моллюска приведёт к обнаружению и возникновению новых очагов заражённости рыб данным видом трематоды [Герасимов, 2020].

Для бассейна р. Волги указывают *Theodoxus astrachanicus* (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994), который населяет пресноводные участки Каспийского моря [Сон, Прокин, 2012] и расселяется вверх по водохранилищам. Однако, по последним данным, было показано,

что диапазоны морфологической изменчивости обоих видов имеют сходные черты, в результате чего их следует считать конспецифичными [Anistratenko et al., 2017; Neubauer et al., 2018; Anistratenko et al., 2020]. В связи с этим *Th. astrachanicus* рассматривается как младший синоним *Th. pallasi*.

Моллюск *Th. pallasi* является широко распространённым видом, исторический ареал которого охватывал Каспийское и Аральское моря, где в основном моллюск заселял прибрежную зону на глубинах от 0 до 35 м [Жадин, 1952; Анистратенко и др., 1999; Anistratenko et al., 2017]. Однако после 1980 г. *Th. pallasi* в Аральском море не находили [Wesselingh et al., 2019]. Обнаружение моллюска указывается также для бассейна Чёрного моря и дельты Волги [Жадин, 1933, 1952; Старобогатов, 1994; Даирова, Зинченко, 2003; Anistratenko et al., 2017]. Но по данным исследований, проводимых в 1994–1996 гг., в дельте Волги в районе о. Предпоследний было отмечено исчезновение моллюска [Даирова, Зинченко, 2003]. В начале 1960-х гг. его выявили в Балтийском бассейне [Mordukchay-Boltovskoy, 1964; Ketelaars, 2004]. Так же моллюск встречается в водоёмах Армении и в р. Урал [Anistratenko et al., 2017]. Отмечалась массовая экспансия *Th. pallasi* в период с 2004

по 2011 г. в Волго-Донской канал, Береславское, Варваровское, Карповское и Цимлянское водохранилища, а также Нижний Дон, устье Маныча и дельту Дона [Сон, Прокин, 2012]. Встречается в Каспийском море в районе побережья Дербента, Дагестан (Россия) [Анистратенко и др., 2019; Anistratenko et al., 2020], а также в водоёмах Казахстана [Увалиева, 2002].

Данные о расселении вверх по Волге брюхоногого моллюска *Th. pallasii* появились с 1958 г. В это время он был впервые обнаружен в Волгоградском вдхр. в районе строительства Волгоградской ГЭС, а в 1960 г. – в устье р. Еруслан [Пирогов и др., 1990; Zhokhov, Molodozhnikova, Pugacheva, 2006; Антонов, 2008; Морозова, 2008; Сон, Прокин, 2012]. В новых условиях моллюск заселял в основном твёрдые субстраты на различных глубинах. Так, в Волгоградском вдхр. *Th. pallasii* найден на глубинах до 15 м и более [Артемьева, 2010; Сон, Прокин, 2012; Anistratenko et al., 2017]. В период 1990–2003 гг. распространение моллюска имело островной характер в прибрежных зонах Саратовского и Куйбышевского водохранилищ [Зинченко, Антонов, 2005; Zhokhov, Molodozhnikova, Pugacheva, 2006]. Он встречался на мелководье в окрестностях г. Сызрань, г. Октябрьск, с. Печерское, с. Алексеевка Самарской обл. [Антонов, 2008], с численностью 1400 экз./м² [Артемьева, 2010]. В 2006 и 2009 гг. в прибрежной зоне Саратовского вдхр. моллюск имел численность 8 экз./м² с биомассой 0.32 г/м² [Зинченко, Курина, 2011], однако в 2009–2012 гг. эти показатели составили уже 80 экз./м² и 3.71 г/м² [Kurina, 2017]. В 2010 г. мёртвые раковины моллюска были обнаружены в районе с. Вязовка Радищевского района Ульяновской обл. [Артемьева, 2010]. В период с 2009 по 2015 г. *Th. pallasii* был встречен в р. Самара (от устьевое участка на расстоянии более 30 км до с. Алексеевка) [Курина, 2014; Михайлов, 2015] и в Саратовском вдхр. [Михайлов, 2015; Курина, 2018]. В 2015–2017 гг. моллюск обнаружен на 3 станциях в Ерусланском заливе Волгоградского вдхр., где численность его составила 39 экз./м² с биомассой 1.44 г/м² [Курина, 2020].

По современным данным, верхняя граница распространения *Th. pallasii* ограниче-

на Куйбышевским вдхр. [Куйбышевское..., 2008; Перова и др., 2018; Герасимов, 2020], и в основном Приплотинным плёсом. Численность моллюска в начале 2000-х гг. на данном участке достигала 36–240 экз./м², а биомасса – 0.30–9.52 г/м² [Зинченко, Антонов, 2005; Куйбышевское..., 2008]. В 2015 г. его также находили на этом участке водохранилища, но уже единично [Перова и др., 2018]. В верховье Куйбышевского вдхр. ранее этот вид не диагностировался [Яковлева, Яковлев, 2014].

Основным способом распространения его в водоёмы-реципиенты является самопроизвольное расселение. Так естественным путём моллюск расселился через Волго-Донской канал в р. Дон, затем в Цимлянское вдхр. [Пирогов и др., 1990; Сон, Прокин, 2012]. Однако в последнее время моллюск стал активно использоваться в аквариумистике, где питается бурыми и зелёными водорослями, образующимися на стенках и твёрдых предметах в аквариуме. Подобное явление в последствии может привести к увеличению темпов распространения моллюска, как наблюдалось для другого вида – *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) [Яковлева и др., 2010].

Материал и методы

Материал был отобран в январе 2021 г. в районе населённого пункта Козловка Чувашской республики на Волжском плёсе Куйбышевского вдхр. (55°51.117' с. ш., 048°15.66' в. д.; рис. 1).

Глубина на данной станции составила 10 м, грунт был представлен ракушечником из мёртвых раковин дрейссен с заиленным тонкозернистым песком.

Пробы отбирали с помощью дночерпателя ДАК с площадью захвата 0.025 м², полученный материал промывали через сито с размером ячеек 0.27–0.33 мм. Оставшийся грунт помещался в кювету, где в дальнейшем осуществляли выборку организмов. Фиксировали пробы беспозвоночных 96%-м спиртом по общепринятым стандартным методам в гидробиологии [Методика..., 1975; Методические..., 1984]. Камеральную обработку проб выполняли в лабораторных условиях, где в соответствии с общепринятыми в гидробио-

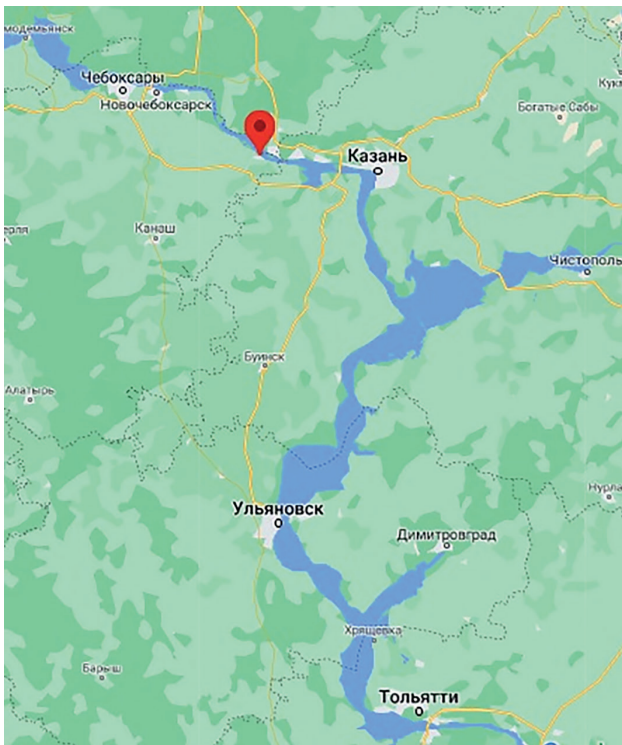


Рис. 1. Место обнаружения *Th. pallasii* в Куйбышевском водохранилище (масштаб 1:2 500 000).

логии методами [Методика..., 1975; Руководство..., 1983; 1992] определяли абсолютные и относительные показатели численности и биомассы беспозвоночных.

Результаты исследований и их обсуждение

По результатам проведённых исследований на рассматриваемой станции в Волжском плёсе Куйбышевского вдхр. было обнаружено 13 видов беспозвоночных из групп Polychaeta, Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Crustacea и Insecta. Среди выявленных донных беспозвоночных шесть относились к чужеродным видам: полихета *Hypania invalida* (Grube, 1860), моллюски *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897, *D. polymorpha* (Pallas, 1771), *Lithoglyphus naticoides* и *Th. pallasii* и бокоплав *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Основу зообентоса на данной станции формировали дрейссены, в основном за счёт *Dreissena bugensis*, на долю которой приходилось по численности 44.1%, а по биомассе – 95.2% суммарных показателей.

Анализ количественных данных показал, что численность *Th. pallasii* на данной станции в январе 2021 г. составила 60 экз./м² (1.8% суммарных показателей всего зоо-



Рис. 2. Брюхоногие моллюски *Th. pallasii*, собранные в Волжском плёсе Куйбышевского водохранилища.

бентоса), а биомасса – 1.9 г/м² (0.2%). Полученные значения находились в пределах, указанных в литературных данных для Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. в начале 2000-х гг. [Зинченко, Антонов, 2005; Куйбышевское..., 2008].

Обнаруженные моллюски имели длину раковины от 2.5 до 6 мм (в среднем 4.8±1.0 мм), выпуклость – от 1 до 3 мм (2.3±0.5 мм), высоту – 2–5 мм (3.7±0.7 мм) и массу – 2–55 мг (32.0±12.8 мг) (рис. 2).

Затем нами повторно были отобраны пробы зообентоса на данном участке водохранилища – в мае и июне 2021 г. и в январе 2022 г. В них также были обнаружены живые особи моллюска. Длина их раковин варьировала от 5 до 6 мм, выпуклость – от 2.5 до 3 мм, высота – от 4 до 5 мм и масса – от 22 до 50 мг.

Таким образом, на рассматриваемом участке Волжского плёса Куйбышевского вдхр. было встречено 7 экз. *Th. pallasii*, длина раковины которых в среднем характеризовались значениями 5.2±0.5 мм, выпуклость – 2.6±0.3 мм, высота – 4.1±0.4 мм и масса – 32.9±6.3 мг. За период проведения исследований численность моллюска на данной станции составила 35±12 экз./м² и биомасса – 1.2±0.3 г/м².

Полученные размеры оказались сопоставимы с *Th. pallasii* из других водоёмов. По литературным данным, для Каспийского моря указывается высота раковины до 5.5 мм, а ширина – до 7.5 мм [Жадин, 1952; Курина, 2018]. В Аральском море особи имели шири-

ну до 8 мм, но в основном встречались 4 мм с высотой 6 мм [Бекмурзаев, 1970]. В дельте Волги раковины имели размеры до 7.0 мм, в Нижней Волге, бассейне Дона и системе водоёмов Волго-Донского канала – до 9.5 см [Сон, Прокин, 2012]. Для Саратовского вдхр. указывалась длина раковины 3.7 ± 0.1 мм (от 1.2 до 6.5 мм) с шириной от 1.5 до 10.2 мм, и в основном преобладали моллюски с размерной группой 4.1–5.0 мм. Пустые раковины, найденные в районе с. Вязовка Радищевского района Ульяновской обл., характеризовались длиной раковины 2.2–9.8 мм и шириной 1.9–6.5 мм [Артемьева, 2010].

Заключение

В результате гидробиологических исследований, проведённых в Волжском плёсе Куйбышевского вдхр., был обнаружен брюхоногий моллюск *Th. pallasi* – вид-вселенец, представитель Понто-Каспийского комплекса фаун. Данная находка является первым указанием нахождения моллюска в верховьях водохранилища. Полученные данные свидетельствуют о продолжающемся процессе расселения эвригалинного моллюска вверх по акватории Куйбышевского вдхр.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Шакирову И.Р. (специалисту («ТатарстанНИРО»)) и Любиной О.С. (старшему научному сотруднику, к.б.н. («ТатарстанНИРО»)).

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Государственного задания Татарского филиала «ВНИРО» («ТатарстанНИРО») по теме «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях» (часть II, раздел 5 государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00007-22-00) подтема 5.2.1. «Сбор информации для определения показателей биомассы кормовых организмов (бен-

тоса, планктона) в водных объектах рыбохозяйственного значения».

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

- Анистратенко В.В., Кияшко П.В., Винарский М.В., Анистратенко О.Ю., Ситникова Т.Я. Таксономия видов рода *Theodoxus* Montfort, 1810 Понто-Каспийского региона: изучение типовых серий // В сб.: Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун. Тез. Всеросс. научной конф. с межд. участием / Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина. Ярославль: Филигрань, 2019. С. 9.
- Анистратенко О.Ю., Старобогатов Я.И., Анистратенко В.В. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна // *Vestnik zoologii*. 1999. №33(3). С. 11–19.
- Антонов П.И. Биоинвазионные организмы в водоёмах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17. № 3(25). С. 500–517.
- Артемьева Е.А. Находка Лунки астраханской *Theodoxus astrachanicus* Starabogatov, 1994 (MOLLUSCA: GASTROPODA: PROSOBRANCHIA: NERITIDAE) в Ульяновской области // В сб.: Природа Симбирского Поволжья. Науч. труды XII межрегиональной науч.-практической конф. Ульяновск, 2010. С. 104–106.
- Бекмурзаев Б. Распространение, выживание и дыхание некоторых беспозвоночных юга Арала в воде разной солёности // Труды ВНИРО. 1970. Т. 76. С. 185–191.
- Герасимов Ю.В. Структура и функционирование экосистем каскада Волжских водохранилищ: итоги комплексных исследований в 2018–2019 гг. // В сб.: Итоги экспедиционных исследований в 2019 году в Мировом океане, внутренних водах и на архипелаге Шпицберген. Мат. конф. 2020. С. 172–176.
- Даирова Д.С., Зинченко Т.Д. История исследований макрозообентоса Нижней Волги и её дельты // Изв. СНЦ РАН. Спец. выпуск «Актуальные проблемы экологии». 2003. Вып. 1. С. 91–101.
- Жадин В.И. Пресноводные моллюски СССР. Л.: Ленснбтехиздат, 1933. 232 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. 376 с.
- Жохов А.Е. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: современное состояние проблемы // В сб.: Америка-но-российский симпозиум по инвазионным видам. Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 262–264.

- Зинченко Т.Д., Антонов П.И. Биоинвазионные виды макрозообентоса в поверхностных водах бассейна Средней и Нижней Волги и возможные пути их проникновения // В сб.: Чужеродные виды в Голарктике. Тез. докл. Второго межд. симпозиума по изучению инвазийных видов (Борок-2). Рыбинск; Борок. 2005. С. 78–79.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 74–85.
- Куйбышевское водохранилище: Научно-информационный справочник / Отв. ред. Г.С. Розенберг, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Изв. СНИЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Курина Е.М. Сравнительная оценка размерных характеристик чужеродных видов макрозообентоса Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Изв. СНИЦ РАН. 2018. Т. 20. № 2. С. 73–84.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Росс. журн. биол. инвазий. 2020. № 1. С. 20–29.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические указания по принципам организации системы наблюдений и контроля за качеством воды водоёмов и водотоков на сети Госкомгидромета в рамках ОГСНК. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 40 с.
- Михайлов Р.Р. Эколого-фаунистический анализ пресноводных моллюсков Средней и Нижней Волги: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2015. 188 с.
- Морозова Е.Е. Фаунистический обзор хирономид (Diptera, Chironomidae) Волгоградского водохранилища // Энтомологические и паразитические исследования в Поволжье. 2008. № 7. С. 26–32.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Волжских водохранилищ // Труды ИБВВ РАН. 2018. Вып. 82(85). С. 52–66.
- Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., Едский Л.Б. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. Вып. 9. С. 138–142.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
- Сон М.О., Прокин А.А. О каспийской лунке *Theodoxus pallasi* и астраханской лунке *Theodoxus astrachanicus* в бассейне Азовского моря // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Биол. 2012. № 2 (51). С. 258–262.
- Старобогатов Я.И., Фильчаков В.А., Антонова Л.А., Пирогов В.В. Новые данные о моллюсках и высших ракообразных дельты Волги // Вестн. зоологии. 1994. № 4–5. С. 8–11.
- Увалиева К.К. Важнейшие результаты систематико-экологических исследований по моллюскам аридной зоны Казахстана. 2002 (Электронный ресурс) // (<http://eprints.zu.edu.ua/817/1/2222.pdf>). Проверено 04.02.2021.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Чужеродные бентосные беспозвоночные в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Отечество, 2014. 199 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Мезикова Д.В. Первые обнаружения североамериканского брюхоногого моллюска *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) в Куйбышевском водохранилище // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. Т. 3. № 3. С. 92–96.
- Anistratenko V.V., Sitnikova T.Ya., Kijashko P.V., Vinarski M.V., Anistratenko O.Yu. A review of species of the genus *Theodoxus* (Gastropoda: Neritidae) of the Ponto-Caspian region, with considerations on available type materials // Ruthenica. 2020. Vol. 30. No. 2. P. 115–134.
- Anistratenko V.V., Zettler M.L., Anistratenko O.Yu. On the taxonomic relationship between *Theodoxus pallasi* and *T. astrachanicus* (Gastropoda: Neritidae) from the Ponto-Caspian region // Archiv für Molluskenkunde. 2017. 146 (2). P. 213–226.
- Ketelaars Henk A.M. Range extensions of Ponto-Caspian aquatic invertebrates in continental Europe // Aquatic Invasions in the Black, Caspian and Mediterranean Seas. 2004. P. 209–236.
- Kurina E.M. Diversity, dynamics of distribution, and structure of communities of benthic alien species in Saratov reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8. No. 1. P. 55–68.
- Mordukchay-Boltovskoy Ph.D. Caspian Fauna in Fresh Waters outside the Ponto-Caspian Basin // Hydrobiologia. 1964. 23 (1–2). P. 159–164.
- Neubauer T.A., van de Velde S., Yanina T., Wesselingh F.P. A late Pleistocene gastropod fauna from the northern Caspian Sea with implications for Ponto-Caspian gastropod taxonomy. ZooKeys. 2018. P. 43–103.
- Zhokhov A.E., Molodozhnikova N.M., Pugacheva M.N. Dispersal of invading trematodes *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) and *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opecoelidae) in the Volga // Russian Journal of Ecology. 2006. Vol. 37. No. 5. P. 363–365.
- Wesselingh F.P., Neubauer Th.A., Anistratenko V.V., Vinarski M.V., Yanina T., terPoorten J.J., Kijashko P., Albrecht Ch., Anistratenko O.Yu., D'Hont A., Frolov P., Gándara A.M., Gittenberger A., Gogaladze A., Karpinsky M., Lattuada M., Popa L., Sands A.F., van de Velde S., Vandendorpe J., Wilke Th. Mollusc species from the Ponto-Caspian region – an expert opinion list // ZooKeys. 2019. P. 31–124.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF GASTROPOD *THEODOXUS PALLASI* LINDHOLM, 1924 (MOLLUSCA, GASTROPODA) IN THE KUIBYSHEV RESERVOIR, RUSSIA

© 2022 Melnikova A.V.*, Gvozdareva M.A.

Tatar branch of «VNIRO» («TatarstanNIRO»), Kazan, 420029, Russia
e-mail: *d.bugensis@mail.ru

The gastropod *Theodoxus pallasii* Lindholm, 1924, which is a representative of the Ponto-Caspian fauna complex, has been recorded in the Volga reach of the Kuibyshev reservoir for the first time. Previously, it was indicated only for the Near-dam reach of the reservoir. The data indicate the continuing process of mollusk settling upstream the Volga River.

Key words: *Theodoxus pallasii*, *Theodoxus astrachanicus*, Volzhsky ples, Kuibyshev reservoir, Russia, alien species, new find.

***ATTAGENUS BRUNNEUS* FALDERMANN, 1835 (COLEOPTERA: DERMESTIDAE) – НОВЫЙ ИНВАЗИВНЫЙ ВИД ЖУКОВ-КОЖЕЕДОВ В ФАУНЕ БЕЛАРУСИ**

© 2022 Островский А.М.

Учреждение образования «Гомельский государственный медицинский университет», Гомель, 246000, Республика Беларусь
e-mail: Arti301989@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2021. После доработки 09.04.2022. Принята к публикации 02.05.2022

Для Беларуси впервые приводится фактический материал, собранный на территории города Гомеля, по чужеродному виду жуков-кожеедов – *Attagenus brunneus* Faldermann, 1835 (Coleoptera: Dermestidae) – опасному вредителю пищевых продуктов и материалов растительного и животного происхождения. Дана информация о его современном распространении, а также особенностях биологии и экологии.

Ключевые слова: Coleoptera, Dermestidae, Megatominae, Attagenini, *Attagenus brunneus*, кожееды, Беларусь, вид-вселенец.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-65-67

Введение

Жуки-кожееды (Coleoptera: Dermestidae) – одна из важнейших в практическом отношении групп синантропных насекомых, чьи ареалы расширяются порой столь стремительно, что за экспансией того или иного представителя этого семейства, постепенно становящегося космополитом, бывает трудно уследить. Кожееды могут причинять вред самым разным продуктам и предметам. Существует множество видов кожеедов, специализирующихся на порче запасов животного происхождения; есть виды, приводящие в негодность преимущественно растительные продукты (зерно, какао-бобы, копру и т. д.). Ряд кожеедов перешёл к жизни в жилищах человека, где повреждает одежду из натуральных (шерстяных или шёлковых) тканей, ковры и иные предметы обихода. Наличие видов Dermestidae в грузах и складах часто является признаком заражённости материалов другими вредителями, которыми, в свою очередь, питаются личинки кожеедов [Мордкович, Соколов, 1999]. Наконец, кроме вреда, связанного с непосредственной порчей тех или иных объектов или продукции, необходимо упомянуть и о таком важном аспекте, как влияние на здоровье человека. К сожалению, по сей день актуальны слова Р.Д. Жантиева [1976]

о недостаточной изученности эпидемиологического значения Dermestidae в качестве переносчиков болезней животных и человека. Многие жуки-кожееды, обитающие в жилых помещениях, могут при этом развиваться на различной падали (например, на трупиках синантропных грызунов), в гнёздах и на останках птиц, в мусорных кучах и т. д. Некоторые синантропные виды семейства Dermestidae имеют важное аллергологическое значение [Panzani, Ariano, 2001].

Настоящее сообщение посвящено *Attagenus brunneus* Faldermann, 1835 (Coleoptera: Dermestidae) – чужеродному виду жуков-кожеедов, впервые отмеченному на территории Беларуси. По данным Р.Д. Жантиева, на момент публикации его известной монографии, посвящённой жукам-кожеедам СССР [1976], *A. brunneus* был широко распространён в Средиземноморье, описан из Армении, кроме того, был найден в Тбилиси, Ростове, Черкассах, Харькове, Туркменистане (Копетдаг) и Узбекистане (Чаткальский заповедник). В настоящее время широко распространён в Палеарктике. Обнаружен в Венгрии, Италии, Швейцарии, Южной Словакии и Австрии. Известен из Афганистана, Алжира, Канады, Египта, Ирана, Кыргызстана, Марокко, Пакистана, Туниса, Турции и США [Háva, 2008,

2015]. Зарегистрирован на территории Шацкого района Волынской области Украины [Кравченко, 2013].

Материал

На территории Беларуси *A. brunneus* впервые был обнаружен весной 2018 г. в городе Гомеле. Материал (1♀) собран автором 07.05.2018 г. в кухне частного дома по ул. Ауэрбаха (52°25'49" с. ш., 30°59'12" в. д.). В 2019–2021 гг. существование данной популяции в том же местообитании подтвердилось новыми находками: 16.06.2019 г. – 1♂, 26.03.2020 г. – 1♂, 26.04.2020 г. – 1♀, 15.03.2021 г. – 1♂ и 1♀, 30.05.2021 г. – 1♀. Собранный материал в настоящее время находится в коллекции автора.

Систематические замечания

От обычного и широко распространённого на территории Беларуси близкого вида –



Рис. 1. *Attagenus brunneus* Faldermann, 1835: самец (вверху) и самка (внизу): А – вид сбоку, В – вид сверху, С – усик.

кожееда коврового *A. unicolor* (Brahm, 1791) – помимо различий в строении гениталий, *A. brunneus* отличается желтовато-коричневыми усиками, тёмно-бурыми надкрыльями и отчётливой бахромкой из светлых волосков вдоль заднего края переднеспинки, а также последним члеником усиков самцов, в 4 раза превышающим длину двух предыдущих члеников вместе взятых (рис. 1).

Особенности биологии и экологии вида

Биология этого вида специально не изучалась, но можно предположить, что она сходна с таковой *A. unicolor*. Синантроп, встречается в домах. Заражает различные растительные и животные материалы, включая шерсть, войлок, а также пищевые продукты (сухая пахта, сухое молоко, арахис и пр.) [Robinson, 2005].

Обсуждение

Находка *A. brunneus* является первой и единственной на сегодняшний день регистрацией вида в Беларуси. Данное обстоятельство не вызывает особого удивления на фоне наблюдающихся в последние годы интенсивных миграционных процессов. Вероятно, миграция населения, сопровождаемая ввозом в Беларусь различных предметов домашнего обихода, одежды и пр., может способствовать проникновению на территорию нашей страны многих чужеродных синантропных насекомых, в том числе и жуков-кожеедов. Подтверждением тому служат недавние находки на территории города Гомеля двух инвазивных видов жуков-кожеедов – *A. gobicola* Frivaldszky, 1892 и *Anthrenus picturatus* Sol-skij, 1876 [Островский, 2020]. Необходимо отметить, что наша находка и находка О.М. Кравченко [2013] в Шацком районе Украины – это самые северные точки современного ареала *A. brunneus*. Можно предположить, что на распространение этого вида на север влияет и изменение климата.

Выводы

Обнаружение *A. brunneus* на юго-востоке Беларуси представляет особый интерес в связи с его продолжающейся активной экспансией к северу в Европейской части Евра-

зийского континента. В связи с этим следует особое внимание уделять правильной диагностике вредителей продуктов растительного и животного происхождения. В то же время накопление сведений о распространении и биологии этого вида позволит дать ценную информацию, необходимую для совершенствования мероприятий по борьбе с ним.

Финансирование работы

Работа выполнена за счёт собственных средств и по личной инициативе автора.

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

- Жантiev P.Д. Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР. М.: Изд-во МГУ, 1976. 182 с.
- Кравченко О.М. Огляд твердокрилих надродини Bostrichoidea (Coleoptera) Шацького національного природного парку // Наукові записки державного природознавчого музею. Вип. 29. Львів, 2013. С. 105–112.
- Мордкович Я.Б., Соколов Е.В. Справочник-определитель карантинных и других опасных вредителей сырья, продуктов запаса и посевного материала / Под ред. В.В. Поповича. М.: Колос, 1999. 384 с.
- Островский А.М. *Attagenus gobicola* Frivaldszky, 1892 и *Anthrenus picturatus* Solskij, 1876 (Coleoptera: Dermestidae) – новые инвазивные виды жуков-кожеедов в фауне Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 2. С. 96–99.
- Háva J. Dermestidae (Coleoptera) from the collection of the Czech entomologist Aldo Olexa. Part 3 – Attagenini, Megatomini // Baltic Journal of Coleopterology. 2008. Vol. 8. No. 2. P. 115–123.
- Háva J. World Catalogue of Insects. Volume 13. Dermestidae (Coleoptera). Leiden; Boston: Brill, 2015. 419 pp.
- Panzani R.C., Ariano R. Arthropods and invertebrates allergy (with the exclusion of mites): the concept of panallergy // Allergy. 2001. Vol. 56. P. 1–22.
- Robinson W.H. Handbook of urban insects and arachnids: A handbook of urban entomology. New York: Cambridge University Press, 2005. 481 pp.

ATTAGENUS BRUNNEUS FALDERMANN, 1835 (COLEOPTERA: DERMESTIDAE), A NEW INVASIVE SPECIES OF CARPET BEETLES IN THE FAUNA OF BELARUS

© 2022 Ostrovsky A.M.

Gomel State Medical University, Gomel, 246000, Republic of Belarus
e-mail: arti301989@mail.ru

For the first time for Belarus, the actual material collected in the territory of the city of Gomel is given for the alien species of carpet beetles *Attagenus brunneus* Faldermann, 1835 (Coleoptera: Dermestidae) – a dangerous pest of stored food products and materials of plant and animal origin. Information on current distribution, as well as features of biology and ecology of this species is presented.

Key words: Coleoptera, Dermestidae, Megatominae, Attagenini, *Attagenus brunneus*, carpet beetles, Belarus, invader.

ДИАТОМОВЫЕ ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ОСЕННЕМ ФИТОПЛАНКТОНЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ: РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ПОЛЕ СОЛЁНОСТИ

© 2022 Паутова Л.А.*, Кравчишина М.Д.***, Силкин В.А.***, Клювиткин А.А.,
Артемьев В.А., Вазюля С.В., Буренков В.И.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997, Россия;
e-mail: *larisapautova@ocean.ru, **kravchishina@ocean.ru, ***vsilkin@mail.ru

Поступила в редакцию 24.09.2021. После доработки 30.03.2022. Принята к публикации 02.05.2022

На меридиональных и широтных транскаспийских разрезах в осенний период 2008, 2009 и 2012 гг. исследована структура фитопланктона экологически разнородных участков моря и роль морских видов-вселенцев в формировании количественных показателей сообщества. Установлено, что в Каспийском море продолжается трансформация планктонных фитоценозов, связанная с вхождением в их состав черноморских диатомей *Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata*. В период осеннего цветения воды фитопланктоном в ноябре 2008 г. численность видов-вселенцев достигала $1.3\text{--}2.3 \times 10^5$ кл/л, вклад *C. peruvianus* и *P. seriata* в общую сырую биомассу сообщества достигал 49–50%. Наибольшие показатели численности и биомассы этих видов зафиксированы в шельфовых районах Среднего Каспия в его восточной (*C. peruvianus*, 2.3×10^5 кл/л), западной (*P. seriata*, 1.4×10^5 кл/л) и северной (*C. pelagica*, 1.3×10^5 кл/л) частях. В период исследований распространение видов-вселенцев на север Каспийского моря ограничивалось солёностью 5.0, что совпадало с высокопродуктивной фронтальной зоной (4.0–6.0) маргинального фильтра р. Волги. Показано, что диатомея *C. peruvianus* в период, предшествующий осеннему цветению (сентябрь – октябрь), входила в состав фитопланктона верхнего продуцирующего 25–30-метрового слоя воды как в Среднем, так и в Южном Каспии. Наибольшая численность данного вида (1.6×10^4 кл/л) в это время была отмечена в мелководных районах на Апшеронском пороге и в восточной части Среднего Каспия в зоне действия прибрежного ветрового апвеллинга.

Ключевые слова: фитопланктон, виды-вселенцы, хлорофилл, биомасса, солёность.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-68-82

Введение

Экосистема Каспийского моря находится под воздействием целого ряда природных и антропогенных факторов. К основным из них относятся региональные особенности климата. Если в северной мелководной части моря в зимний период наблюдается образование льда, то в южной глубоководной части температура воды не опускается ниже $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Высокий градиент солёности между северной и южной частями моря обусловлен стоком р. Волги, которая приносит более 80% пресной воды, одновременно являясь мощным фактором антропогенного воздействия на экосистему моря [Kosarev, 2005; Chen et al., 2017]. В северной части моря преобладают пресные воды, в то время как в южной высокая солёность (13 ПЕС) обуславливает доминиро-

вание морских видов. Каспийское море, не имеющее связи с океаном, подвержено значительной межгодовой изменчивости уровня, что также является существенным фактором воздействия на его экосистему [Сапожников и др., 2010; Panin et al., 2014; Kostianou et al., 2019]. Считается, что изменение уровня моря связано с изменением стока Волги, который имеет тенденцию к уменьшению [Гинзбург, Костяной, 2018]. Другим фактором падения уровня моря является испарение, увеличивающееся из-за повышения температуры воздуха вследствие глобальных изменений климата [Chen et al., 2017].

В последние годы дополнительным фактором, существенно влияющим на каспийскую экосистему, являются инвазивные процессы. Так, вселение гребневика *Mnemiopsis*

leidyi изменило её трофическую структуру [Kideys, Shiganova, 2001; Finenko et al., 2006; Kideys et al., 2008; Shiganova, 2010; Зарбалиева и др., 2016].

Для фитопланктона, как автотрофного звена, в первую очередь имеет значение объём и состав речного стока, то есть концентрация основных биогенных элементов и их формы (органическая и неорганическая). От объёма речного стока зависят колебания солёности, а следовательно, и преимущественное развитие тех видов планктонных водорослей, которые наиболее приспособлены к этим колебаниям. Весь Северный Каспий следует рассматривать как маргинальный фильтр р. Волги [Кравчишина и др., 2013; Лукашин и др., 2019], где происходит преобразование растворённых и взвешенных форм вещества, а также трансформация планктонных сообществ [Лисицын, 1994].

Исследования структуры каспийского фитопланктона, его экологических и продукционных характеристик имеют почти вековую историю. За этот период прослежены изменения в планктонных фитоценозах до и после зарегулирования стока р. Волги [Биологическая продуктивность Каспийского..., 1974; Ардабьева, Татаринцева, 2000; Санина и др., 2000; Карпинский, 2009, 2010; Паутова и др., 2015, 2017]. Было установлено, что зарегулирование стока снизило продукцию фитопланктона примерно в 2 раза несмотря на вселение в водоём нового вида – крупноклеточной диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis*. Этот вид на многие годы стал основной доминирующей формой каспийского фитопланктона, вытеснившей традиционные для моря виды диатомовых и динофлагеллят.

В настоящее время в фитопланктоне Каспийского моря преобладают цианобактерии и диатомовые водоросли [Gogorev, 2006]. Считается, что вклад динофлагеллят в общую биомассу сообщества невелик. Однако, в летний период 2013 г. было отмечено «цветение» динофлагеллят из рода *Gonyaulax* с биомассой до 17.0 г/м³ в зоне сезонного апвеллинга в восточной части Среднего Каспия [Паутова и др., 2017].

В фитопланктоне Каспийского моря, не отличающемся высоким разнообразием

морских форм вследствие пониженной солёности, имеется много свободных экологических ниш [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. Это позволяет чужеродным видам закрепиться в сообществе, а некоторым из них даже занять доминирующее положение [Карпинский, 2009, 2010]. Очевидно, что подобные изменения в структуре лидирующего комплекса видов инициируются изменением факторов среды, среди которых солёность и основные элементы питания имеют определяющее значение. Снижение концентрации неорганических форм азота и фосфора – основных биогенных элементов – и увеличение концентрации их органических форм [Барсукова, 1971] – один из главных факторов трансформации фитопланктона каспийской экосистемы.

Информация о новых для моря видах диатомовых водорослей *Cerataulina pelagica*, *Pseudo-nitzschia seriata* и *Chaetoceros peruvianus* появилась в научной литературе начала 2000-х гг. [Санина и др., 2000; Ардабьева, Татаринцева, 2000; Карпинский, 2009, 2010; Паутова и др., 2015, 2017]. В ходе дальнейших исследований было установлено, что данные виды стали доминантами фитопланктона Среднего Каспия [Pautova et al., 2019], придя на смену традиционным доминантам *Dactyliosolen fragilissimus* и *Prorocentrum cordatum*. Одновременно с этим резко снизилась численность диатомеи *P. calcar-avis*, преобладавшей в каспийском фитопланктоне после её вселения в водоём в 1930-е гг. [Карпинский, 2010].

Целью настоящей работы было исследование пространственно-временного распределения видов-вселенцев *C. pelagica*, *P. seriata* и *C. peruvianus* в Северном, Среднем и Южном Каспии и их роли в формировании биомассы каспийского фитопланктона в осенний период 2008–2009 и 2012 гг.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили пробы фитопланктона, собранные в 29-м, 32-м и 41-м рейсах НИС «Рифт» в ноябре 2008, сентябре 2009 и октябре 2012 гг. на транскаспийских широтных и меридиональных разрезах в Среднем и Южном Каспии, а

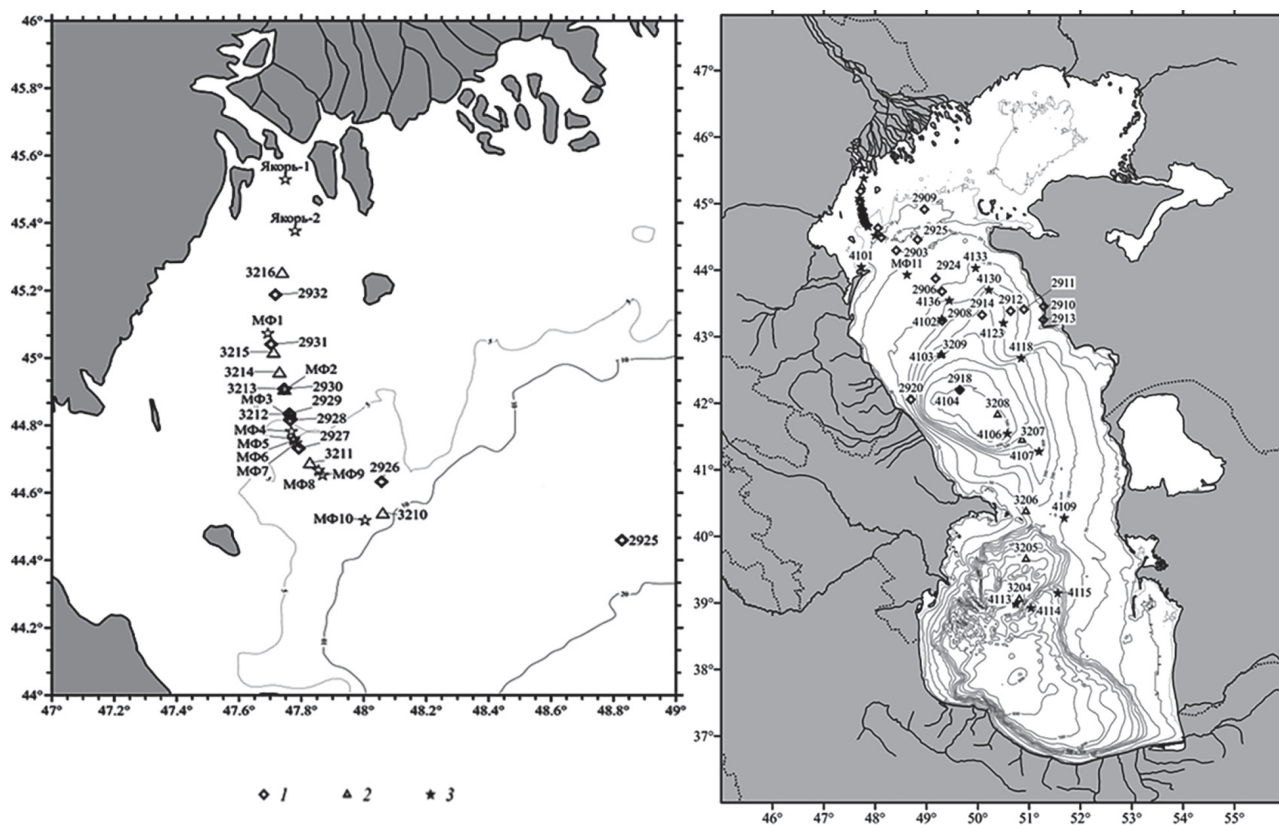


Рис. 1. а. Картограмма станций отбора проб воды в комплексных экспедициях НИС «Рифт» на разрезе «река – море» в Северном Каспии (1 – ноябрь 2008 г., 29-й рейс, ст. 2926–2932; 2 – сентябрь 2009 г., 32-й рейс, ст. 3210–3216; 3 – октябрь 2012 г., 41-й рейс, ст. МФ1–МФ10). **б.** Картограмма станций отбора проб воды в комплексных экспедициях НИС «Рифт» в Среднем и Южном Каспии: 1 – 29-й рейс, 7–22 ноября 2008 г. ст. 2911–2925; 2 – 32-й рейс, 7–16 сентября 2009 г., ст. 3204–3209; 3 – 41-й рейс, 5 октября – 4 ноября 2012 г., ст. 4101–4136.

также на субмеридиональном разрезе от дельты р. Волги через зону смешения волжских и среднекаспийских вод (область маргинального фильтра) в Северном Каспии (рис. 1а и 1б).

В мелководной зоне Северного Каспия пробы отбирали в поверхностном слое моря в поле солёности от 0.2 до 10.6 ПЕС. В глубоководных районах Северного и Южного Каспия отбор проб проводили до максимальных глубин с помощью 10-литровых батометров Нискина после предварительного СТД-зондирования (Itronaut Ocean 316 и SBE19+) с учётом профилей флуориметрии и нефелометрии [Амбросимов и др., 2011]. Кроме того, использовались данные зонда-прозрачномера ПУМ-А (прозрачномер универсальный малогабаритный автономный) производства ИО РАН: длина волны измерения 530 нм, точность измерения показателя ослабления света взвесью (k_d) 0.02 м^{-1} .

Пробы фитопланктона фиксировались 40%-м раствором формальдегида до конеч-

ной концентрации в пробе 1% и сгущались методом декантирования [Киселёв, 1967]. Всего собрано и обработано более ста проб осеннего фитопланктона. Определение видов и подсчёт числа клеток проводили в счётных камерах Нажотта объёмом 0.05 мл (для нанопланктона) и Наумана объёмом 1.0 мл (для микропланктона) под световым микроскопом «Эргавал» при увеличении 16×10 и 16×40 . К группе мелких флагаелл относили одноклеточные водоросли неустановленной систематической принадлежности, учитывались клетки размером свыше 4 мкм. Биомассу рассчитывали методом «истинного объёма» [Киселёв, 1967; Hillebrand et al., 1999], соотнося форму клетки с одной из геометрических фигур (цилиндром, шаром, эллипсоидом вращения). Биомасса выражалась в единицах сырого веса ($\text{мг}/\text{м}^3$) и единицах углерода ($\text{мг С}/\text{м}^3$). Пересчёт сырой биомассы в углеродные единицы был выполнен с использованием формулы, которая учитывает

систематическую принадлежность водорослей [Menden-Deuer, Lessard, 2000]. Номенклатура приводится по Tomas [1997], Throndsen et al. [2003], и World Register of Marine Species [2022]. Экологическая характеристика дана по [Левшакова, 1971; Левшакова и др., 1985]. За уровень цветения принята численность клеток 1.0×10^6 кл/л или 1 г сырой биомассы/м³ [Turrell, Merico, 2004].

Прямые определения концентрации хлорофилла «а» (~200 проб) проводились флуориметрическим методом (с экстрагированием в 90%-м ацетоне) с помощью лабораторного флуориметра Trilogy версии 1.1 (Turner Designs, США) по методике [Arar, Collins, 1997]. Калибровка прибора выполнена при помощи стандарта – порошка хлорофилла «а» (*Anacystis indulans algae*, C6144, Sigma–Aldrich).

Суточные значения поверхностной ФАР, выраженные общим числом квантов (Эйнштейн · м²·сутки⁻¹), доступны как стандартный продукт на сайте НАСА [NASA..., 2022].

Глубину фотического слоя определяли, используя экспоненциальный закон изменения освещённости с глубиной [Kirk, 2011]:

$$E_z = E_0 \exp(-zk_d)$$

k_d – средний от поверхности до глубины z коэффициент ослабления света (м⁻¹), E_z и E_0 , соответственно, освещённость на глубине и на поверхности (Эйнштейн · м²·сутки⁻¹). Изменение коэффициента ослабления света регистрировали с помощью зонда-прозрачномера ПУМ-А только в октябре 2012 г. В данной статье глубиной фотического слоя принималась та глубина, где освещённость составляет 0.1% от поверхностной.

Влияние солёности на биомассу видов-вселенцев изучали с помощью вычисле-

ния коэффициентов корреляции Пирсона с учётом 5%-го уровня значимости.

Результаты

Условия среды

В осенний период освещённость на поверхности моря (ФАР) снижалась по сравнению с летним периодом практически в 2 раза (табл. 1). Расположенный на глубине 26–30 м сезонный термоклин сохранялся в Среднем и Южном Каспии до конца октября. Температура воды на поверхности в Среднем Каспии в конце октября составляла 16–18 °С, в Южном повышалась до 22 °С (табл. 2). Коэффициент ослабления света на станции 4101 был более чем на порядок выше по сравнению с остальными станциями этого рейса. Глубина фотической зоны на этой станции составляла всего 70 см, на остальных станциях изменялась от 9 до 11.5 м.

В Северном Каспии по направлению от дельты Волги к Среднему Каспию солёность изменялась в пределах от 0.2 до 10, в Среднем Каспии – от 10 до 11 (минимальная отмечалась в зоне влияния волжских вод у западного побережья). Максимальная солёность зафиксирована в центральной части Южного Каспия (13).

Фитопланктон

В сентябре (2009 г.) в северной части Среднего Каспия биомасса фитопланктона была невелика (табл. 3). Основу её составляли мелкие флагаеллы неустановленной систематической принадлежности, относящиеся к размерной фракции 4–10 мкм, и динофлагаеллы. По направлению на юг биомасса возрастала, достигая максимума у южного края Дербентской впадины. Основу

Таблица 1. Дневные экспозиции ФАР (Эйнштейн·м²·сутки⁻¹) в Каспийском море

Экспедиция: НИС, рейс	Район моря	Месяц	Год	Дневная экспозиция ФАР
НИС «Рифт», 29	Средний	ноябрь	2008	~20
НИС «Рифт», 39	Средний, Южный	последняя декада мая – первая декада июня	2012	59–61
НИС «Рифт», 41	Средний, Южный	октябрь	2012	25–30

Примечание: данные по 32-му рейсу отсутствуют. Данные 39-го рейса взяты в качестве примера уровня поверхностной освещённости (ФАР) в летний период.

Таблица 2. Коэффициент ослабления света, глубина фотического слоя, температура в верхнем перемешанном слое (ВПС) и глубина залегания термоклина на станциях меридионального разреза в октябре 2012 г.

№ станции	k_d, m^{-1}	$z_{0.1\%}, m$	Температура ВПС, °C	z_t, m
4101	10.0	0.7	16.0	–
4102	0.68	10.2	17.5	28.4
4105	0.77	9.0	17.3	27.9
4106	0.68	10.2	18.8	26.1
4107	0.77	9.0	18.6	30.2
4113	0.60	11.5	21.9	29.9

биомассы создавали динофлагелляты из родов *Prorocentrum* и *Gonyaulax* при абсолютном доминировании *Prorocentrum micans*. Максимальная для сентября биомасса фитопланктона отмечена на Апшеронском пороге при доминировании *P. micans*. В южной части моря, в центре Южно-Каспийской впадины, биомасса сообщества была значительно ниже. Доминировала всё та же динофлагеллята *P. micans* (табл. 4).

В сентябре в открытых водах Среднего Каспия и на Апшеронском пороге развивался вид-вселенец – морская центрическая диатомея *Chaetoceros peruvianus*, максимальная численность которой отмечена на Апшеронском пороге в поверхностном слое воды (табл. 4). При этом, на станциях, располагавшихся в Среднем Каспии, эта величина была на порядок ниже. Наибольшая численность данного вида была характерна для станций с наиболее

Таблица 3. Вклад водорослей различных систематических и размерных групп (%) в биомассу фитопланктона в осенний период (горизонт 0–1 м)

Номер станции	Глубина, м	Акватория Каспия	Хлорофилл «а», мг/м ³	Общая биомасса, мг/м ³	Диатомовые	Динофлагелляты	Цианобактерии	Зелёные	Мелкие флагелляты
Сентябрь 2009									
3204	1000	Южный	-	91.6	0	88.8	0.5	0.26	6.4
3206	100	Апшеронский порог	-	611.7	1.6	72.8	1.4	0.3	21.3
3207	500	Средний	-	386.7	0.7	70.0	1.9	18.4	1.4
3209	400	Средний	-	151.2	2.0	32.8	1.0	0.9	43.2
Октябрь 2012									
МФ-1	5	Северный	-	196 000.0	30.6	0	68.5	0	0.18
4101	7	Северный	29.69	19 426.0	76.0	1.6	18.0	0	0.8
4102	95	Средний	1.33	51.3	14.7	73.8	0.2	0	11.0
4103	390	Средний	1.68	70.3	77.7	19.6	0	0	2.4
4104	730	Средний	1.21	56.3	10.1	59.0	0	3.8	11.8
4106	690	Средний	1.33	72.4	18.2	67.5	0.6	2.1	6.5
4107	420	Средний	1.23	427.0	1.7	95.1	0	0.8	2.2
4109	103	Апшеронский порог	1.18	11.0	2.2	51.6	0.1	12.8	26.9
4113	1005	Южный	0.72	9.1	0	64.7	0	0.8	16.1
4114	824	Южный	1.12	9.0	7.25	82.9	0	1.9	6.4
4115	515	Южный	0.41	23.4	0	30.8	0	36.0	25.5
Ноябрь 2008									
2911	74.5	Средний	4.26	1673.1	75.1	10.7	0.1	0	11.1
2920	110	Средний	3.04	2628.6	69.2	7.0	14.6	0	7.0
2924	30	Средний	2.28	447.3	42.8	7.5	1.1	0.2	38.4
2925	20	Северный	6.07	3009.0	55.3	0.6	40.3	0	2.2

Таблица 4. Доминирующие виды фитопланктона Среднего и Южного Каспия в поверхностном слое (0–1 м, в отдельных пробах до 24 м) в осенний период.

Район моря	Вид	Численность, кл/л	Номер станции, горизонт, м	Акватория
Сентябрь 2009 г.				
Средний Каспий Prorocentrum micans	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	2.4×10^4	3207	Южная часть Дербентской впадины
	<i>Prorocentrum micans</i>	8.0×10^3	3207	Южная часть Дербентской впадины
Южный Каспий	<i>Prorocentrum micans</i>	1.9×10^3	3204	Центральная часть Южно-Каспийской впадины
Апшеронский порог	<i>Lyngbya limnetica</i>	1.7×10^5	3206	Центральная часть
	<i>Chaetoceros peruvianus</i> *	1.6×10^4	3206	
	<i>Prorocentrum micans</i>	1.0×10^4	3206	
Октябрь 2012 г.				
Средний Каспий	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	4.5×10^4	4103	Западная часть
	<i>Binuclearia lauterbornii</i>	3.2×10^4	4104	Западная часть
	<i>Chaetoceros peruvianus</i> *	1.6×10^4	4118	Восточная часть
	<i>Lyngbya limnetica</i>	4.5×10^6	4106,24	Центральная часть Дербентской впадины
	<i>Pleurosigma</i> sp.	3.4×10^5	4106,24	
Южный Каспий	<i>Binuclearia lauterbornii</i>	4.0×10^4	4115	Центральная часть Южно-Каспийской впадины
Апшеронский порог	<i>Binuclearia lauterbornii</i>	2.0×10^4	4109	Центральная часть
Ноябрь 2008 г.				
Средний Каспий	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	2.8×10^6	2920	Западная часть
	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> *	1.4×10^5	2920	Западная часть
	<i>Lyngbya limnetica</i>	1.6×10^5	2920	Западная часть
	<i>Prorocentrum micans</i>	6.2×10^4	2920	Западная часть
	<i>Chaetoceros peruvianus</i> *	2.3×10^5	2911	Восточная часть
	<i>Skeletonema costatum</i>	2.5×10^5	2924	Северная часть
	<i>Cerataulina pelagica</i> *	1.3×10^5	2925	Северная часть

Примечание: * – виды-вселенцы.

высоким уровнем общей биомассы фитопланктона. В водах Южного Каспия в сентябре 2009 г. видов-вселенцев не обнаружено (табл. 5).

В октябре (2012 г.) структура планктонных фитоценозов была исследована на транскаспийских разрезах в Среднем и Южном Каспии и на 12 станциях в центральной и западной части Северного Каспия (рис. 1а, 1б). В период исследований основная масса планктонных водорослей находилась в верхнем 30-метровом слое воды над сезонным термоклином. В Среднем Каспии максимумы численности и биомассы наблюдали у поверхности, в Южном Каспии и на Апшеронском пороге – у верхней границы сезонного термоклина на глубине 25–30 м. В Среднем Каспии максимальная

биомасса фитопланктона была сопоставима с наблюдавшейся в этом районе в сентябре 2009 г. (табл. 3). Концентрация хлорофилла «а» была максимальной в поверхностном слое воды у северо-западного края Дербентской впадины при доминировании пеннатной диатомеи *Thalassionema nitzschioides* (табл. 4). На всех остальных станциях разреза в слое 0–50 м в общей биомассе доминировали динофлагелляты, основную роль, как и в сентябре, играл *Prorocentrum micans*. В Южном Каспии и на Апшеронском пороге общая биомасса фитопланктона у поверхности воды была более чем на порядок ниже. Над сезонным термоклином биомасса увеличивалась. Также, как и в Среднем Каспии, основу биомассы здесь

Таблица 5. Численность (N, кл/л) и биомасса (B, мг/м³) видов-вселенцев в осенний период 2008, 2009 и 2012 гг. и их вклад (%) в общую биомассу фитопланктона

№ станции, горизонт, м	<i>C. peruvianus</i>		<i>P. seriata</i>		<i>C. pelagica</i>	
	N	B/%	N	B/%	N	B/%
2008 г.						
<u>2911</u> 0	234 000	<u>819.0</u> 49%	49 900	<u>334.0</u> 20%	195	1.1
<u>2920</u> 0	138 000	<u>483.0</u> 18%	138 000	<u>925</u> 35%	544	2.99
<u>2920</u> 3	76 800	<u>268.0</u> 21.2%	96 000	<u>643.0</u> 50.8%	72	0.4
<u>2920</u> 10	39 600	<u>138.6</u> 7.0%	70 400	<u>472.0</u> 22%	4400	24.2
<u>2920</u> 35	4800	<u>16.8</u> 6.7%	14 400	<u>96.5</u> 38%	24	0.13
<u>2920</u> 50	1920	6.7	48	0.01	0	0
<u>2924</u> 0	1040	3.64	3100	<u>20.6</u> 4.6%	310	1.7
<u>2925</u> 0	9600	<u>33.6</u> 1.1%	76 800	<u>515.0</u> 17%	134 400	<u>740.0</u> 24.6%
<u>2926</u> 0	0	0	24 000	<u>161.0</u> 11%	8000	<u>44.0</u> 3.0%
<u>2927</u> 0	260	0.90	1040	7	260	1.4
<u>2928</u> 0	280	0.98	0	0	280	1.5
<u>2929</u> 0	260	0.90	10 400	69.7	0	0
<u>2930</u> 0	0	0	0	0	0	0
<u>2932</u> 0	0	0	0	0	0	0
2009 г.						
<u>3204</u> 0	0	0	0	0	0	0
<u>3206</u> 0	15 960	3.6	0	0	0	0
<u>3207</u> 0	6000	1.4	0	0	0	0
<u>3209</u> 0	76	0.1	0	0	0	0
2012 г.						
<u>4101</u> 0	0	0	0	0	0	0
<u>4102</u> 0	110	0	0	0	0	0
<u>4103</u> 0	32	0	0	0	0	0
<u>4104</u> 0	32	0	0	0	0	0
<u>4106</u> 0	12	0	0	0	0	0

составляли динофлагелляты и мелкие флагелляты (табл. 3). Из других видов, имевших существенное значение в формировании количественных показателей фитоценозов, следует отметить солоноватоводно-пресноводную зелёную водоросль *Binuclearia lauterbornii*, которая присутствовала на всех станциях вплоть до глубины 840 м, достигая максимальной численности в сезонном термоклине и создавая треть от общей сырой биомассы (табл. 4).

Из видов-вселенцев в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия в октябре 2012 г., так же, как и в сентябре 2009 г., отмечен только *Chaetoceros peruvianus* (табл. 5). Численность этого вида в слое 0–100 м была незначительна. Исключение составил рай-

он ветрового апвеллинга в восточной части Среднего Каспия, где она увеличивалась в верхнем 10-метровом слое воды.

В центральной части Северного Каспия (рис. 1а) общая биомасса фитопланктона была намного выше. Максимальная для октября биомасса фитопланктона отмечена при солёности 0.2 (табл. 3). Доминантами являлись пресноводные диатомеи *Melosira varians* и *Pleurosigma sp.* (по биомассе), а также цианобактерия *Microcystis pulvereae* (табл. 6). Второй пик биомассы был отмечен при солёности 5.4 при доминировании солоноватоводно-пресноводной диатомеи *Fragilaria construens* и вида-убиквиста – цианобактерии *Lyngbya limnetica* (табл. 3, табл. 6).

Таблица 6. Распределение доминирующих видов фитопланктона в поле солёности (зона «река – море», Северный Каспий, поверхностный слой 0–1 м)

Номер станции	Солёность, ПЕС	Название вида	Численность, кл/л	Экологическая характеристика
Сентябрь 2009 г				
Пресноводный комплекс				
3216	0.20	<i>Aulacoseira granulata</i>	22×10^6	П
		<i>Stephanodiscus binderanus</i>	2.4×10^6	П
		<i>Cyclotella caspia</i>	1.3×10^5	С-П
Солоноватоводно-пресноводный комплекс				
3215	1.08	<i>Cyclotella caspia</i>	4.5×10^6	С-П
		<i>Fragilaria construens</i>	2.9×10^6	С-П
		<i>Cyclotella meneghiniana</i>	2.7×10^6	С-П
		<i>Binuclearia lauterbornii</i>	1.1×10^6	С-П
		<i>Stephanodiscus binderanus</i>	2.7×10^5	С-П
3214	2.08	<i>Cyclotella caspia</i>	6.5×10^5	С-П
		<i>Formidium sp.</i>	2.5×10^5	С
		<i>Aulacoseira granulata</i>	2.2×10^5	П
3213	3.03	<i>Formidium sp.</i>	2.8×10^6	С
		<i>Aulacoseira granulata</i>	9.0×10^4	П
		<i>Cyclotella meneghiniana</i>	2.3×10^4	С-П
3212	4.07	<i>Lyngbya limnetica</i>	2.4×10^6	УБ
		<i>Thalassiosira caspica</i>	2.0×10^4	С-П
		<i>Fragilaria construens</i>	1.5×10^4	С-П
Солоноватоводно-морской комплекс				
3211	5.60	<i>Lyngbya limnetica</i>	7.2×10^6	УБ
		<i>Chaetoceros muelleri</i>	2.4×10^4	С
		Динофлагелляты (7 видов)	единично	М
3210	8.40	<i>Lyngbya limnetica</i>	2.4×10^6	УБ
		<i>Formidium sp.</i>	1.6×10^6	С
		<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	единично	М
		Динофлагелляты (9 видов)	единично	М

Октябрь 2012 г.				
Пресноводный комплекс				
4101	0.20	<i>Melosira varians</i>	1.2×10^6	П
		<i>Lyngbya limnetica</i>	1.4×10^6	УБ
		<i>Fragilaria construens</i>	5.8×10^5	С-П
		<i>Pleurosigma</i> sp.	3.4×10^5	П
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	3.8×10^5	П
МФ-1	0.22	<i>Melosira varians</i>	1.4×10^7	П
		<i>Fragilaria construens</i>	1.2×10^6	С-П
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	3.2×10^6	П
		<i>Microcystis pulverea</i>	1.1×10^6	П
Солоноватоводно-пресноводный комплекс				
МФ-6	5.40	<i>Fragilaria construens</i>	1.0×10^7	С-П
		<i>Lyngbya limnetica</i>	2.9×10^6	УБ
МФ-7	6.00	<i>Lyngbya limnetica</i>	7.0×10^6	УБ
		<i>Fragilaria construens</i>	7.5×10^5	С-П
		<i>Formidium</i> sp.	9.0×10^5	С
МФ-8	7.40	<i>Lyngbya limnetica</i>	9.5×10^5	УБ
		<i>Formidium</i> sp.	5.0×10^5	С
МФ-9	8.00	<i>Fragilaria construens</i>	7.0×10^5	С-П
		<i>Lyngbya limnetica</i>	5.0×10^5	УБ
Солоноватоводно-морской комплекс				
МФ-10	9.70	<i>Lyngbya limnetica</i>	7.5×10^4	УБ
		Динофлагелляты (2 вида)	единично	М
МФ-11	10.60	<i>Lyngbya limnetica</i>	3.3×10^3	УБ
		Динофлагелляты (9 видов)	единично	М
Ноябрь 2008 г.				
Пресноводный комплекс				
2932	0.22	<i>Nitzschia</i> sp.	1.1×10^5	П
		<i>Stephanodiscus binderanus</i>	1.0×10^4	П
Солоноватоводно-пресноводный комплекс				
2930	4.07	<i>Fragilaria construens</i>	3.1×10^5	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	1.3×10^5	С-П
2929	5.01	<i>Fragilaria construens</i>	4.2×10^5	С-П
		<i>Cyclotella caspia</i>	2.9×10^5	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	2.1×10^5	С-П
2928	5.80	<i>Fragilaria construens</i>	2.0×10^6	С-П
		<i>Cyclotella caspia</i>	8.0×10^5	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	3.4×10^5	С-П
2927	7.00	<i>Fragilaria construens</i>	4.2×10^6	С-П
		<i>Cyclotella caspia</i>	8.8×10^5	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	4.2×10^5	С-П
Солоноватоводно-морской комплекс				
2926	8.00	<i>Lyngbya limnetica</i>	3.2×10^5	УБ
		<i>Thalassionema nitzschioides</i>	1.2×10^5	М
2925	9.00	<i>Lyngbya limnetica</i>	1.0×10^6	УБ
		<i>Thalassionema nitzschioides</i>	3.0×10^5	М
		<i>Cerataulina pelagica</i> *	1.3×10^5	М

2924	10.05	<i>Skeletonema costatum</i>	2.5×10^5	М
------	-------	-----------------------------	-------------------	---

Примечание: П – пресноводные; С – солоноватоводные; С-П – солоноватоводно-пресноводные; УБ – убиквисты; М – морские; * – виды-вселенцы.

В ноябре 2008 г. исследования проводились только в Северном и Среднем Каспии. В Среднем Каспии станции наблюдения располагались в шельфовой зоне над глубинами, не превышавшими 110 м. В ноябре общая биомасса фитопланктона была значительно выше, чем в сентябре – октябре, за счёт массового развития диатомовой компоненты. В западной части моря показатели биомассы в поверхностном слое воды соответствовали уровню цветения (табл. 3). Основу биомассы создавали виды-вселенцы *Pseudo-nitzschia seriata* и *Chaetoceros peruvianus* (табл. 4). Высокой численности достигали и аборигенные виды *Thalassionema nitzschioides* и *Skeletonema costatum*. Из прочих диатомей встречались вид-вселенец *Cerataulina pelagica* (табл. 5) и крупная *Pseudosolenia calcar-avis*, численность которой была максимальной на глубине 35 м. Из динофлагеллят наибольшего развития достигал *Prorocentrum micans*, создавая половину общей биомассы (табл. 4).

В восточной части моря в зоне сезонного ветрового апвеллинга биомасса фитопланктона была несколько ниже, но, тем не менее, также соответствовала уровню цветения (табл. 3). Основу биомассы формировал вид-вселенец *Chaetoceros peruvianus* (табл. 4). Существенный вклад в биомассу давала и *Pseudo-nitzschia seriata* (табл. 5). Ещё один вид-вселенец – *Cerataulina pelagica* – также был отмечен в составе фитопланктона. Здесь же определён и самый высокий для Среднего Каспия уровень хлорофилла «а» (табл. 3).

В северной части Среднего Каспия (южная граница зоны смешения речных и морских вод) основу биомассы создавали диатомовые водоросли и мелкие флагаелляты (табл. 3). Из диатомей наибольшей численности достигала *Skeletonema costatum* (табл. 4). В небольших количествах присутствовали виды-вселенцы (*Chaetoceros peruvianus*, *Pseudo-nitzschia seriata*, *Cerataulina pelagica*) (табл. 5). Из прочих видов диатомовых следует отметить аборигенный вид – крупноклеточную центрическую диатомею *Coscinodiscus perforatus*.

ригенный вид – крупноклеточную центрическую диатомею *Coscinodiscus perforatus*.

В Северном Каспии на субмеридиональном разрезе через зону смешения «река – море» в поле солёности 0.2–9.0 исследована видовая и количественная структура планктонных фитоценозов разного типа: пресноводных, солоноватоводно-пресноводных и солоноватоводно-морских (табл. 6). Наибольший уровень биомассы фитопланктона отмечен при солёности 5.8–7.0. Здесь доминировали солоноватоводно-пресноводные диатомеи. Основу общей биомассы формировали *Fragilaria construens* и *Cyclotella caspia* (табл. 6). При повышении солёности до 8–9 по направлению на юг к Среднему Каспию в фитоценозе по численности начал доминировать морской аборигенный вид *Thalassionema nitzschioides* и вид-вселенец *Cerataulina pelagica* (табл. 6). Основу биомассы составлял эвригалинный вид – цианобактерия *Lyngbya limnetica*. В этом диапазоне солёности общая биомасса сообщества была значительно ниже. Сходные значения показателей биомассы были характерны и для станций, располагавшихся в распреснённой зоне с солёностью ниже 5.0. Здесь основу биомассы создавали пресноводные виды диатомовых из родов *Nitzschia* и *Stephanodiscus* и солоноватоводные диатомеи из родов *Fragilaria* и *Cyclotella* (табл. 6). Распространение морских видов диатомовых *Pseudosolenia calcar-avis*, *Skeletonema costatum* и динофлагеллят из родов *Prorocentrum* и *Gonyaulax* на север, ограничивалось солёностью 5.0. Однако, пеннатная диатомея *T. nitzschioides* отмечена при солёности 4.07.

Распределение видов *Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata* в Северном и Среднем Каспии свидетельствует о том, что все они достигали максимального развития при солёности свыше 8.0 в наиболее мористой части области маргинального фильтра (рис. 2). Природным барьером, ограничивающим распро-

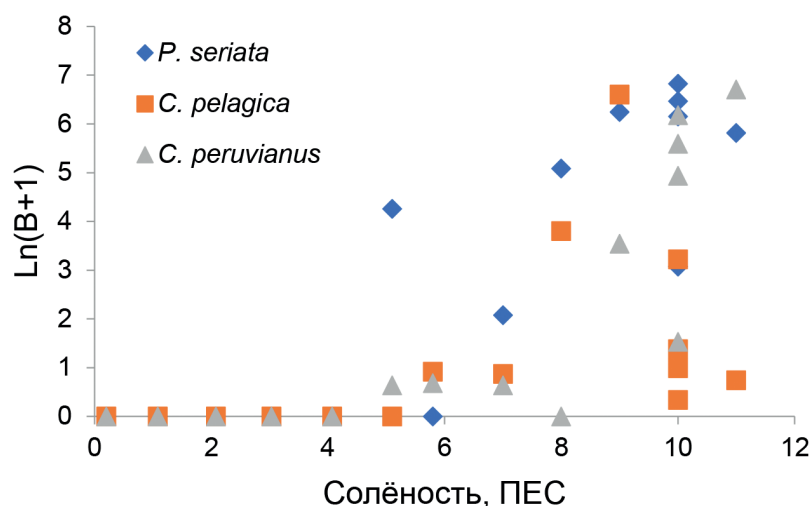


Рис. 2. Распределение логарифма биомассы ($\ln(B+1)$) видов-вселенцев *Chaetoceros peruvianus*, *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica* в поле солёности.

странение видов-вселенцев на север, также как и для аборигенных морских видов, была солёность 5.0. Данные статистического анализа свидетельствуют о том, что выше этого порога биомасса *C. peruvianus* и *P. seriata* хорошо коррелирует с солёностью (коэффициенты корреляции 0.81 и 0.77, $p=0.002$ и 0.005 , соответственно). Биомасса *C. pelagica* определяется солёностью не столь отчётливо (коэффициент корреляции 0.18, $p=0.6$).

Обсуждение результатов

В мористой части устьевой области р. Волги структура планктонных фитоценозов определяется градиентом солёности, что характерно для устьевых экосистем [Carstensen et al., 2015; Cloern et al., 2017]. Наибольшая продуктивность характерна для пресноводного района с максимумом биомассы при солёности 0.2. Биомасса формируется исключительно за счёт пресноводных водорослей *Aulacoseira granulata* и *Stephanodiscus binderanus*. Столь высокая биомасса определяет очень малую глубину фотической зоны вследствие затенения. Результаты проведённых нами исследований позволяют полагать, что область маргинального фильтра (граница «река – море») в Северном Каспии также является одним из наиболее продуктивных районов моря. В осенний период показатели сырой биомассы фитопланктона здесь достигали максимума. Пики численности и биомассы были приурочены к солёностным

фронтальным зонам и соответствовали первой и второй ступеням маргинального фильтра [Лукашин и др., 2019].

В отличие от этого района, в Среднем и Южном Каспии структура фитопланктона в первой половине осени определяется наличием глубоководного сезонного термоклина, препятствующего поступлению биогенных элементов в фотическую зону. При этом глубина фотической зоны значительно меньше глубины залегания сезонного термоклина из-за низкой прозрачности воды. В связи с этим в сентябре – октябре показатели общей биомассы фитопланктона невелики. Максимальных величин они достигают в глубоководной части Среднего Каспия и отличаются достаточной стабильностью. В глубоководной Южно-Каспийской впадине общая биомасса сообщества в первой половине осени на два порядка меньше. Основной вклад в биомассу фитопланктона глубоководных районов Среднего и Южного Каспия вносят динофлагелляты. Доминирующим видом динофлагеллят является миксотрофная водоросль *Prorocentrum micans* (в отдельных случаях *Gonyaulax polygramma*).

На фоне незначительного развития диатомовой компоненты присутствие диатомовых видов-вселенцев в фитопланктоне открытых вод было слабо выражено. Только один вид – *Chaetoceros peruvianus* – единично встречался по всей исследованной акватории в верхнем 30-метровом слое воды. Тем

не менее, его присутствие в фитопланктоне Южного Каспия и на Апшеронском пороге, впервые зарегистрированное нами, свидетельствует о расширении ареала этого вида, ранее отмеченного только в Среднем Каспии. Первые данные о появлении *C. peruvianus* в Каспийском море относятся к 2001–2002 гг., когда вид был обнаружен в составе зимне-весенних фитоценозов западной части Среднего Каспия [Татаринцева, личное сообщение; Pautova et al., 2019]. Массового развития все три вида-вселенца достигали в ноябре. С началом осенней конвекции, приводящей к разрушению сезонного термоклина и поступлению питательных элементов из глубинных горизонтов в верхний освещённый продуцирующий слой, начинается осеннее цветение фитопланктона. В шельфовых водах Среднего Каспия в ноябре 2008 г. биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла «а» возрастали до уровня цветения как в восточной, так и в западной частях моря при абсолютном доминировании диатомей. При этом вклад видов-вселенцев *C. peruvianus* (восточная часть моря) и *Pseudo-nitzschia. seriata* (западная часть моря) в общую биомассу фитопланктона был определяющим (табл. 6). Это свидетельствует о том, что данные виды вошли в состав доминант каспийского фитопланктона. Таким образом, можно констатировать изменение структуры планктонных фитоценозов в Среднем Каспии на уровне лидирующего комплекса видов.

Вид-вселенец *Cerataulina pelagica* создавал четвертую часть общей биомассы фитопланктона в мористой части области маргинального фильтра вблизи северной границы Среднего Каспия при солёности 9.0. Следует отметить, что относительно низкая солёность не являлась препятствием для всех трёх вышеуказанных видов к проникновению в Северный Каспий. Так *Pseudo-nitzschia seriata* и *Chaetoceros peruvianus* обнаружены в водах с солёностью 5.01, а *C. pelagica* ещё встречалась при солёности 5.8. Присутствие их в зоне смешения речных и морских вод ограничивалось солёностью 5.0. Это свидетельствует о высокой пластичности данных видов, позволяющей им успешно приспосабливаться к новым условиям среды.

Корреляционная связь между биомассой видов-вселенцев *Chaetoceros peruvianus* и *Pseudo-nitzschia seriata* и солёностью выше пороговых значений позволяет рассматривать солёность как важный регулирующий фактор их пространственного распределения. Вид-вселенец *Cerataulina pelagica* не демонстрирует такой связи, что говорит о существовании другого фактора, лимитирующего рост данного вида.

Chaetoceros peruvianus, *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata* являются вселенцами из Чёрного моря и, вероятно, случайно интродуцированы в Каспийское с балластными водами. До зарегулирования стока рек, впадающих в западную часть Чёрного моря, *C. peruvianus* являлся типичным представителем черноморского фитопланктона, достигая значительной численности в весенне-осенний период в прибрежной зоне [Прошкина-Лавренко, 1955]. Диатомей *P. seriata* и *C. pelagica* были ведущими формами черноморского фитопланктона в 1970–1980-е гг. В настоящее время *C. peruvianus* и *P. seriata* в небольших количествах встречаются вдоль кавказского побережья от Сочи до Геленджика, а *C. pelagica* периодически даёт здесь вспышки численности на участках шельфа, подверженных влиянию сточных вод [наши неопубликованные данные]. Примером массового развития черноморских динофлагеллят в Каспийском море может служить цветение *Gonyaulax polygramma* в августе 2013 г. на ветровом апвеллинге в восточной части Среднего Каспия [Паутова и др., 2017].

Массовое развитие черноморских видов-вселенцев в Каспийском море происходит на фоне резкого снижения численности основных каспийских доминант. Так, за весь период наших исследований, численность диатомей *Pseudosolenia calcar-avis* в осеннем фитопланктоне Каспийского моря была незначительной, достигая максимума в Северном Каспии (фронтальная зона с солёностью 5.0–5.8). Традиционные для моря доминанты – диатомея *Dactyliosolen fragilissimus* и динофлагеллята *Prorocentrum cordatum* – встречались в планктоне лишь единично.

Таким образом, можно заключить, что в последние 20 лет наблюдается трансформа-

ция планктонных фитоценозов Каспийского моря, что проявляется в замене аборигенных доминант на виды-вселенцы. Причиной этого могут служить серьёзные изменения в экосистеме моря, связанные, прежде всего, с изменением его уровня и трансформацией объёма и состава вещества речного стока.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А.К. Амбросимову и всем участникам экспедиций НИС «Рифт» и НИС «Никифор Шуреков».

Финансирование работы

Статья подготовлена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-05-50090). Работа выполнена в рамках госзадания (тема № 0128-2021-0009).

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

Амбросимов А.К., Лукашин В.Н., Буренков В.И. и др. Комплексные исследования системы Каспийского моря в 32-м рейсе научно-исследовательского судна «Рифт» // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 4. С. 751–757.

Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // *Морские гидробиологические исследования* / Отв. ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: ВНИРО, 2000. С. 22–38.

Барсукова Л.А. Многолетний биогенный сток р. Волги у г. Астрахани // *Труды КаспНИИРХа*. 1971. Т. 26. С. 42–53.

Биологическая продуктивность Каспийского моря. М.: Наука, 1974. 245 с.

Гинзбург А.И., Костяной А.Г. Тенденции изменений гидрометеорологических параметров Каспийского моря в современный период (1990-е – 2017 гг.) // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2018. Т. 15. № 7. С. 195–207. DOI: 10.21046/2070-7401-2018-15-7-195-207

Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Касимов А.М., Надиров С.Н., Гусейнова Г.Г. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в

прибрежных водах Азербайджана // *Российский журнал биологических инвазий*. 2016. № 2. С. 33–48.

Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // *Российский журнал биологических инвазий*. 2009. № 2. С. 2–8.

Карпинский М.Г. *Pseudosolenia calcar-avis* (Bacillariophyta, Centrophyceae) в Каспии // *Российский журнал биологических инвазий*. 2010. № 1. С. 2–11.

Киселёв И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 657 с.

Кравчишина М.Д., Новигатский А.Н., Политова Н.В., Зернова В.В., Мошаров С.А., Дара О.М., Клювиткин А.А. Исследование биогенной и абиогенной части взвеси дельты реки Волги в период весеннего половодья, май 2008 г. // *Водные ресурсы*. 2013. Т. 40. № 2. С. 151–164.

Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия // *Труды КаспНИРХа*. 1971. Т. 26. С. 67–82.

Левшакова В.Д., Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Фитопланктон и первичная продукция планктона // *Фауна и биологическая продуктивность. Каспийское море*. М.: Наука, 1985. С. 5–54. 2019.

Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 735–747.

Лукашин В.Н., Кравчишина М.Д., Клювиткин А.А., Новигатский А.Н., Политова Н.В. Геохимия взвешенного вещества в маргинальном фильтре реки Волги // *Океанология*. 2019. Т. 59. № 3. С. 421–432.

Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Востоков С.В. и др. Особенности вертикальной структуры летнего фитопланктона глубоководных районов Каспийского моря // *Доклады РАН*. 2015. Т. 462. № 4. С. 479–483.

Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Лисицын А.П. Феномен массового развития инвазивной потенциально токсичной динофлагелляты *Gonyaulax polygramma* в глубоководных районах Каспийского моря // *Доклады РАН*. 2017. Т. 474. № 2. С. 657–661. DOI: 10.1134/S1028334X17060071

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 223 с.

Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 291 с.

Санина Л.В., Лешакова В.Д., Татаринцева Т.А. Летний фитопланктон Среднего Каспия в период подъёма уровня моря и в сравнении с предшествующими годами // *Морские гидробиологические исследования* / Отв. ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: ВНИРО, 2000. С. 38–48.

Сапожников В.В., Мордасова Н.В., Метревели М.П. Трансформация экосистемы Каспийского моря в период опускания и подъёма уровня // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 4. С. 524–533.

Arar E.J., Collins G.B. Method 445.0. In vitro determination of chlorophyll “a” and pheophytin “a” in marine and freshwater algae by fluorescence. Revision 1.2. Cincinnati: U.S. Environmental Protection Agency, 1997. 22 p.

- Carstensen J., Klais, R. and Cloern J.E. Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: Seasonal patterns and key species // *Estuar. Coast. Shelf.* 2015. Vol. 162. P. 98–109. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.005>
- Chen J.L., Pekker T., Wilson C.R., Tapley B.D., Kostianoy A.G., Cretaux J.-F., Safarov E.S. Longterm Caspian Sea level change // *Geophysical Research Letters.* 2017. Vol. 44. P. 6993–7001. DOI: 10.1002/2017GL073958.
- Cloern J.E., Jassby A.D., Schraga T.S., Nejad E., Martin C. Ecosystem variability along the estuarine salinity gradient: Examples from long-term study of San Francisco Bay // *Limnol. Oceanogr.* 2017. Vol. 62. P. S272–S291. doi: 10.1002/lno.10537
- Finenko G.A., Kideys A.E., Anninsky B.E., et al. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community // *Marine Ecology Progress Series.* 2006. Vol. 314. P.171–185.
- Hillebrand H., Durselen C., Kirschtel D., Pollinger U. & Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *Journal of Phycology.* 1999. Vol. 35. P. 403–424.
- Gogorev R. Check-list for Caspian Sea phytoplankton // In: *Caspian Sea Biodiversity Project.* 2006 // (http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian_phytoplankton.html). Проверено 12.04.2022.
- Kideys A.E., Shiganova T.A. Metodology for the *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea / *Caspian Environment Programme (CEP).* Baku, 2001.
- Kideys A.E., Roohi A., Eker-Develi E., Mélin F. and Beare D. Increased chlorophyll levels in the Southern Caspian Sea following an invasion of jellyfish // *Res. Lett. Ecol.* 2008. Article ID 185642. Doi: 10.1155/2008/185642.
- Kirk J.T.O. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems.* 3rd ed. New York: Cambridge University Press, 2011. 649 p
- Kosarev A.N. Physico-Geographical Conditions of the Caspian Sea // *The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry / Eds. Kostianoy A., Kosarev A.* Berlin; Heidelberg: Springer, 2005. Vol. 5. Pt. P. P. 5–31. DOI: https://doi.org/10.1007/698_5_002.
- Kostianoy A.G., Ginzburg A.I. Lavrova Olga Yu., Lebedev S.A., Mityagina M.I., Sheremet N.A., Soloviev D.M. Comprehensive Satellite Monitoring of Caspian Sea Conditions // In: Barale V., Gade M. (eds). *Remote Sensing of the Asian Seas.* Springer International Publishing, Cham. 2019. P. 505-521. doi: 10.1007/978-3-319-94067-0_28 (https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-94067-0_28).
- Menden-Deuer S. and Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and of the protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45. P. 569–579.
- NASA, «Ocean Colour WEB» // (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). Проверено 12.04.2022.
- Panin G.N., Solomonova I.V., Vyruchalkina T.Yu. Regime of Water Balance Components of the Caspian Sea // *Vodnye Resursy.* 2014. Vol. 41 (5). P. 488–495. DOI: 10.1134/S0097807814050078
- Pautova L.A., Silkin V.A., Kravchishina M.D. and Vostokov S.V. The domination of invasive species in the present phytoplankton of the Caspian Sea. 42 Congress CIESM. Cascais, Portugal, 7–11 October 2019 // (http://ciesm.org/marine/congresses/sessions_cascais.php#monday&03). Проверено 12.04.2022.
- Shiganova T. Biotic homogenization of inland seas of the ponto-caspian // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010. Vol. 41. P. 103–126.
- Thronsen J., Hasle G.R. and Tangen K. *Norsk kystplanktonflora.* Oslo: Almatforlag AS, 2003. 341 pp.
- Tomas C.R. (ed.) *Identifying marine phytoplankton.* San-Diego: Academic Press, 1997. 858 pp.
- Tyrrell T. and Merico A. *Emiliania huxleyi*: Bloom observations and the conditions that induce them // In: Thierstein H.R., Young J.R. (eds). *Coccolithophores: from molecular processes to global impact.* Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 75–97.
- World Register of Marine Species (WoRMS) // (<http://www.marinespecies.org>). Проверено 12.04.2022.

INVASIVE SPECIES OF DIATOMS IN THE AUTUMN PHYTOPLANKTON OF THE CASPIAN SEA: THE ROLE IN THE FORMATION OF TOTAL BIOMASS AND DISTRIBUTION IN THE SALINITY GRADIENT

© 2022 Pautova L.A.*, Kravchishina M.D.**, Silkin V.A.***, Klyuvitkin A.A., Artemiev V.A., Vazyulya S.V., Burenkov V.I.

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia
e-mail: *larisapautova@ocean.ru, **kravchishina@ocean.ru, ***vsilkin@mail.ru

The phytoplankton structure in ecologically diverse areas of the sea and the role of marine invasive species in the formation of the community were studied on the meridional and latitudinal trans-Caspian sections in the autumn period of 2008, 2009, and 2012. It was established that the transformation of the phytoplankton community continues in the Caspian Sea, associated with the entry of the Black Sea diatoms *Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica*, and *Pseudo-nitzschia seriata* into their composition. During the autumn bloom of phytoplankton in November 2008, the number of invasive species reached $1.3\text{--}2.3 \times 10^5$ cells/L, *C. peruvianus* and *P. seriata* to the total weight biomass of the community reached 49–50%. The highest abundance of invasive species was recorded in the shelf areas of the Middle Caspian Sea in its eastern (*C. peruvianus*, 2.3×10^5 cells/L), western (*P. seriata*, 1.4×10^5 cells/L), and northern (*C. pelagica*, 1.3×10^5 cells/L) parts. The north boundary of the distribution of these species in the Caspian Sea was the 5.0 isohaline, which coincided with the highly productive frontal zone (4.0–6.0) of the marginal filter of the Volga River. For the first time, it was shown that the *C. peruvianus* diatom was a part of the phytoplankton of the upper productive 25–30-meter water layer both in the Middle and in the Southern Caspian during the periods preceding the autumn bloom of phytoplankton (September–October). During that time the most considerable abundance of this species (1.6×10^4 cells/L) was recorded in the shallow areas on the Apsheron Sill and the eastern part of the Middle Caspian in the zone of coastal wind upwelling.

Keywords: phytoplankton, alien species, chlorophyll, biomass, salinity.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ СЕВРЮГИ (*ACIPENSER STELLATUS* PALLAS, 1771) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА (1992–2006) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

©2022 Рубан Г.И.^{а,*}, Сафаралиев И.А.^б, Осипов Ф.А.^а, Дергунова Н.Н.^а, Петросян В.Г.^а

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

^б Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Астрахань, 414056, Россия

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2021. После доработки 18.04.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Представлены модели экологических ниш севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга (1992–2006 гг.) в летний период. Дается анализ многолетней динамики пространственного распределения видов-вселенцев полихеты *Hediste diversicolor*, моллюска *Abra ovata* и ракообразных. Приведены оценки влияния абиотических и биотических факторов на формирование экологических ниш севрюги в восточном и западном районах северной части Каспийского моря. Приводятся ординационные диаграммы пространственного распределения севрюги в разные годы мониторинга в плоскости двух главных компонент (РСА). Показано, что ведущими факторами для построения моделей экологических ниш являются солёность воды и плотность скоплений ракообразных.

Ключевые слова: севрюга, *Hediste diversicolor*, *Abra ovata*, ракообразные, многолетние изменения, пространственное распределение.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-83-95

Введение

Распределение вида в ареале и занятие им определённых экологических ниш является одним из важных направлений исследования экологии рыб. В настоящей работе мы вкладываем в понятие «распределение», как распространение, так и плотность скоплений вида в местах обитания. В практическом отношении исследование распределения промысловых рыб имеет большое значение, как для организации промысла, так и разработки мер рациональной эксплуатации и сохранения биологических ресурсов. Исследования распределения осетровых рыб в Каспийском море имеют длительную историю, начиная от первых сведений о распространении осетровых в Каспийском море [Книпович, 1921]. Известно, что северная часть Каспийского моря, хорошо прогреваемая летом из-за малой глубины (средняя глубина составляет около 4.4 м, максимальная на границе

со средней частью Каспийского моря 25–30 м) обладает слабосоленоватыми водами и богата кормовыми ресурсами [Осадчих, 1963, 1965]. Она в настоящее время продолжает оставаться местом нагула молоди и половозрелых особей ценных промысловых рыб, в том числе осетровых [Молодцова, Полянинова, 2004; Сокольский и др., 2005]. В литературе широко обсуждается проблема вселения чужеродных видов различных таксономических групп в Каспийское море, но их роль в кормовой базе севрюги недостаточно изучена [Малиновская, Зинченко, 2010]. Например, интродуцированные в 1940-х гг. азово-черноморские виды: *Abra ovata* (Philippi, 1893.) и *Hediste diversicolor* Muller, 1776 быстро адаптировались к новым экологическим условиям, расселились по акватории Каспийского моря, заняв свободные экологические ниши [Карпевич, 1975; Малиновская, Зинченко, 2010]. Однако, оценка

их роли в питании и пространственном распределении севрюги отсутствует.

К настоящему времени накоплено много данных о встречаемости осетровых в различных частях Каспийского моря, сезонном изменении плотности скоплений в отдельных районах моря, связи распределения с отдельными абиотическими (температура и солёность воды) факторами среды и др. [Мирзоев, 1932; Борисов, 1939; Борзенко, 1942, 1964; Державин, 1947; Бабушкин, Борзенко, 1951; Соколова, 1952; Бабушкин, 1964; Казанчев, 1965; Коробочкина, 1964; Пискунов, 1965; Таравердиева, 1965; Легеза, 1966, 1969, 1970, 1973; Павлов, Захаров, 1971; Пироговский, 1974; Захаров, 1975; Ходоревская, 1984; Каспийское море, 1989; Vlasenko et al., 1989a; Vlasenko et al., 1989b; Пальгуй, 1992; Ходоревская, Красиков, 1995; Ходоревская, Романов, 2006; Ходоревская и др., 2007]. В результате этих исследований были установлены предельные и предпочитаемые значения параметров среды (солёность и температура воды, глубина) и их сезонные изменения. Позднее для севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) был проведён анализ методом главных компонент, позволивший выделить биотические и абиотические факторы, влияющие на плотность скоплений севрюги в мелководной северной части Каспийского моря в летний период [Сафаралиев и др., 2019]. Однако роль чужеродных видов в питании севрюги и их влияние на пространственное распределение рыб остаются невыясненными. Известно, что многощетинковый червь *Hediste diversicolor* и моллюск *Abra ovata* - излюбленные пищевые объекты многих ценных рыб Каспийского моря, в первую очередь, осетровых [Каспийское..., 1985]. Эти виды появились в Каспийском море в результате преднамеренной интродукции из средиземноморского бассейна, направленной на улучшение кормовой базы моря [Карпевич, 1975]. Из Crustacea севрюга использует в своём питании мизиды (*Mysidae*), кумовые (*Cumacea*), гаммариды (*Gammaridea*), корофииды (*Corophiidae*) и крабов (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841)). Последний вид также является вселенцем в Каспийское море, однако в питании севрюги встречается крайне редко. Ранее

было показано, что представители ракообразных преимущественно встречаются в местах, где полихета *H. diversicolor*, моллюск *A. ovata* отсутствовали [Сафаралиев и др., 2019]. Поэтому важно выяснить, какие же биотические и абиотические факторы определяют экологическую нишу севрюги.

Цель исследования – выявление биотических и абиотических факторов, определяющих пространственное распределение севрюги, и построение математических моделей её экологических ниш в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга.

Методы и данные анализа

Данные мониторинга. Были использованы данные о биомассе и составе макрозообентоса, популяционной плотности севрюги, солёности и температуре придонного слоя воды в северной части Каспийского моря, полученные сотрудниками Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ») во время летних траловых съёмок в 1992, 1994, 2002, 2003, 2006 гг. (рис. 1). В ходе этих работ были проведены ихтиологические, гидробиологические и гидрологические исследования. В процессе ихтиологических исследований были отловлены 107 экз. севрюги. В результате гидробиологических исследований был определён состав и биомасса макрозообентоса на основе 411 проб, отобранных на глубинах 1.2–30 м на 102 участках. Абиотические факторы среды (температура, солёность) определялись с использованием проб придонного слоя воды, полученных как во время тралений, так и на местах постановки сетей.

В процессе дальнейшего анализа все данные мониторинга были представлены в виде обобщённой таблицы, состоящей из 411 записей за все годы исследований и включающей площадь и географические координаты участков, год взятия проб, плотность скопления севрюги (экз./10 000м³); биомассу (г/м²) видов макрозообентоса *Abra ovata* (Philippi, 1836), *Hediste diversicolor* (Müller, 1776) и ракообразных (Crustacea), а также температуру (°C) и солёность воды (‰) на каждом участке.

Сравнение параметров среды в местообитаниях севрюги. Выявление и выбор био-

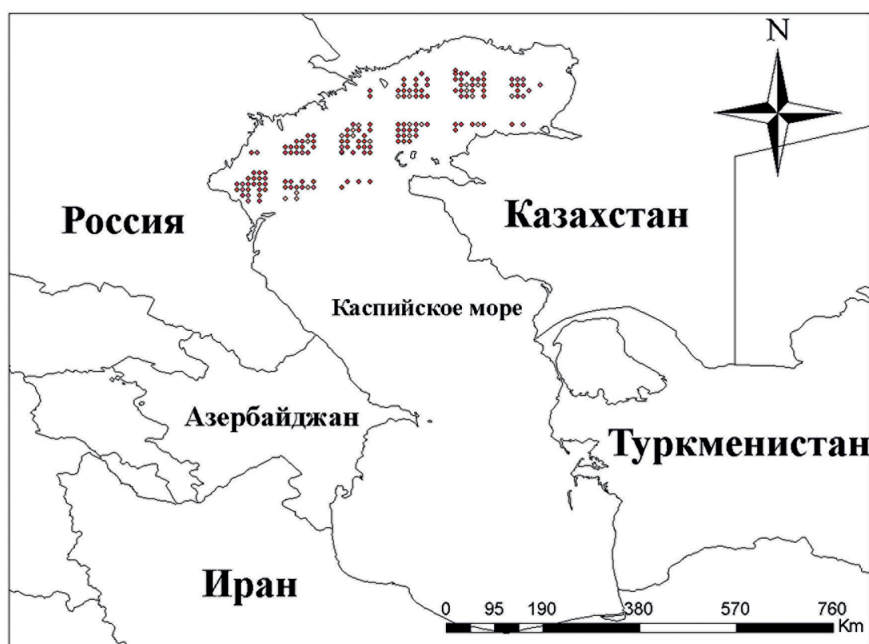


Рис. 1. Распределение участков мониторинга в 1992–2006 гг. в северной части Каспийского моря (участки отмечены красными точками).

тических и абиотических факторов, определяющих реализованные экологические ниши северюги были проведены на основе данных, указывающих присутствие или отсутствие вида. Сравнительный анализ ведущих предакторных абиотических и биотических переменных в западном и восточном районах северной части Каспийского моря важен для понимания их влияния на пространственное распределение вида. Для выявления диапазона толерантности вида к абиотическим факторам среды (температуры, солёности) с использованием участков, в пределах которых было зафиксировано присутствие вида (то есть плотность скоплений больше 0), проведён сравнительный анализ с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в рамках общей линейной модели (GLM) с равными и неравными количествами повторностей в ячейках. Во всех случаях применяли модели дисперсионного анализа I типа с фиксированными факторами. В качестве фактора для моделей с двумя уровнями служило парное сравнение средних значений абиотических факторов среды северюги, обитающей в западном и восточном районах северной части Каспийского моря. Оценка значимости средних значений проводилась с помощью t-критерия Стьюдента для двух независимых выборок [Zar, 2010].

Сравнительный анализ долей участков присутствия кормовых ресурсов. Множественное сравнение долей участков присутствия кормовых организмов (*H. diversicolor*, *A. ovata*, Crustacea) в разных частях ареала было выполнено с использованием критерия Хи-квадрат и множественного сравнения с помощью Post hoc теста Тьюки. Доверительные интервалы долей участков, на которых были зарегистрированы разные типы кормовых ресурсов, определялись по методу Вальда [Zar, 2010].

Построение реализованных экологических ниш и их сравнение. Модели экологических ниш (ENM) видов были построены с использованием общей концепции Броенниманна с соавторами [Broennimann et al., 2012]. В рамках этой концепции модель реализованной экологической ниши видов представляется на ординационной диаграмме в осях первых двух главных компонент (PCA) многомерной совокупности наиболее значимых переменных среды обитания. При этом весь морской регион, где выполнялся мониторинг встречаемости изучаемого вида и условий окружающей среды, локализованный по участкам («квадратам»), привязывался к сетке географических координат.

Плотность популяции северюги на участках преобразовывали в бинарный формат,

то есть при численности выловленных рыб больше 0 ей присваивалось значение 1, и 0 в противном случае. В результате этого модели переменных, определяющие реализованную экологическую нишу во времени и в пространстве, не зависели от нестационарных флуктуаций скоплений рыб и их численностей в разные годы на разных участках мониторинга, а также возможных технических ошибок оценки плотности. Бинарные данные присутствия/отсутствия были преобразованы в плотности с использованием специальных сглаживающих ядерных (kernel) функций [Broennimann et al., 2012; Petitpierre et al., 2012; Di Cola et al., 2017].

Для оценки изменения реализованных ниш во времени проводили их попарный анализ в начальный момент (1992 г.) с последующими годами (1994, 2002, 2003, 2006) мониторинга в отдельности. Оценка перекрытия ниш проводилась на основе метода, описанного в ряде работ [Broennimann et al., 2012; Petrosyan et al., 2019, 2020] с использованием индекса Schoener's D [Warren et al., 2008]. Индекс D определялся в экологическом пространстве окружающей среды, ограниченном двумя осями главных компонент. Этот индекс отражает меру совмещения двух ниш в заданном пространстве и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш определяет, является ли ниша, занимаемая видом в экспериментально установленной области распространения вида в конкретный год, более похожей на занимаемую нишу в другой год по сравнению со случайным распределением. Когда ниши вида в разные годы в многомерном экологическом пространстве перекрывались, тогда для анализа рассматривались три категории: (1) стабильные области, в которых вид встречается в разные годы, (2) незаполненные области, в которых вид встречался только в начальном периоде мониторинга, и (3) новые области, в которой вид встречается в другие годы мониторинга. Индексы, количественно определяющие эти три категории в пакете EcoSpat [Di Cola et al., 2017], оцениваются следующим образом. Индекс стабильности – это доля ниши у вида в последующие годы наблюдений, которая пересекается с

нишей в начальный момент времени. Индекс незаполнения – это доля ниши вида в начальный момент, которая отсутствует в последующие годы мониторинга. Индекс расширения – это доля ниши вида, которая отсутствует в начальный момент времени, но присутствует в последующий сравниваемый год мониторинга. Поскольку эти индексы оцениваются в пространстве важнейших переменных, определяющих характер распределения вида, поэтому индекс расширения можно рассматривать как изменения ниш, например, вызванные биотическими взаимодействиями с кормовыми видами, хотя внутрипопуляционная конкуренция вида и сокращения численности также могут внести свой вклад.

Все оценки проводились в среде RStudio v. 1.4.1106 с использованием базовых, специальных R-пакетов (Ecospat, ENMTools) и дополнительных функций, созданных нами для оценки пригодности моделей.

Результаты

Анализ параметров среды. Результаты сравнительного анализа абиотических факторов среды – температуры и солёности в западном (W) и восточном (E) районах обследованной северной части Каспийского моря представлены в рисунке 2. По температуре воды (T) существенное различие между восточными и западными районами выявлено только в 2002 г. E: $T=26.6\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.32)$; W: $T=27.9\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.51)$ (рис. 2). В остальные годы мониторинга температура изменялась в диапазоне от 25.9 до 27.04 $^{\circ}\text{C}$, и не различалась в разных частях ареала. Однако при сравнении всего периода мониторинга за исключением 2002 г. средняя температура в восточном районе значимо больше, чем в западном (E: $T=25.5\pm 0.21\text{ }^{\circ}\text{C}$; W: $T=24.9\pm 0.24\text{ }^{\circ}\text{C}$; $F=3.75$, $P=0.05$). В отличие от температуры солёность более изменчива в разные годы мониторинга. Значимое различие солёности (S) выявлено между западным и восточным районами за два года 1992 (E: $S=6.8\% (\pm 0.5)$; W: $S=2.8\% (\pm 0.4)$) и 2003 (E: $S=5.8\% (\pm 0.4)$; W: $S=8.4\% (\pm 0.6)$) гг. (рис. 2). Сравнение за весь период мониторинга показывает, что солёность в восточном районе (E: $S=5.82\% (\pm 0.4)$) не значительно выше ($F=2.6$, $P=0.1$), чем в запад-

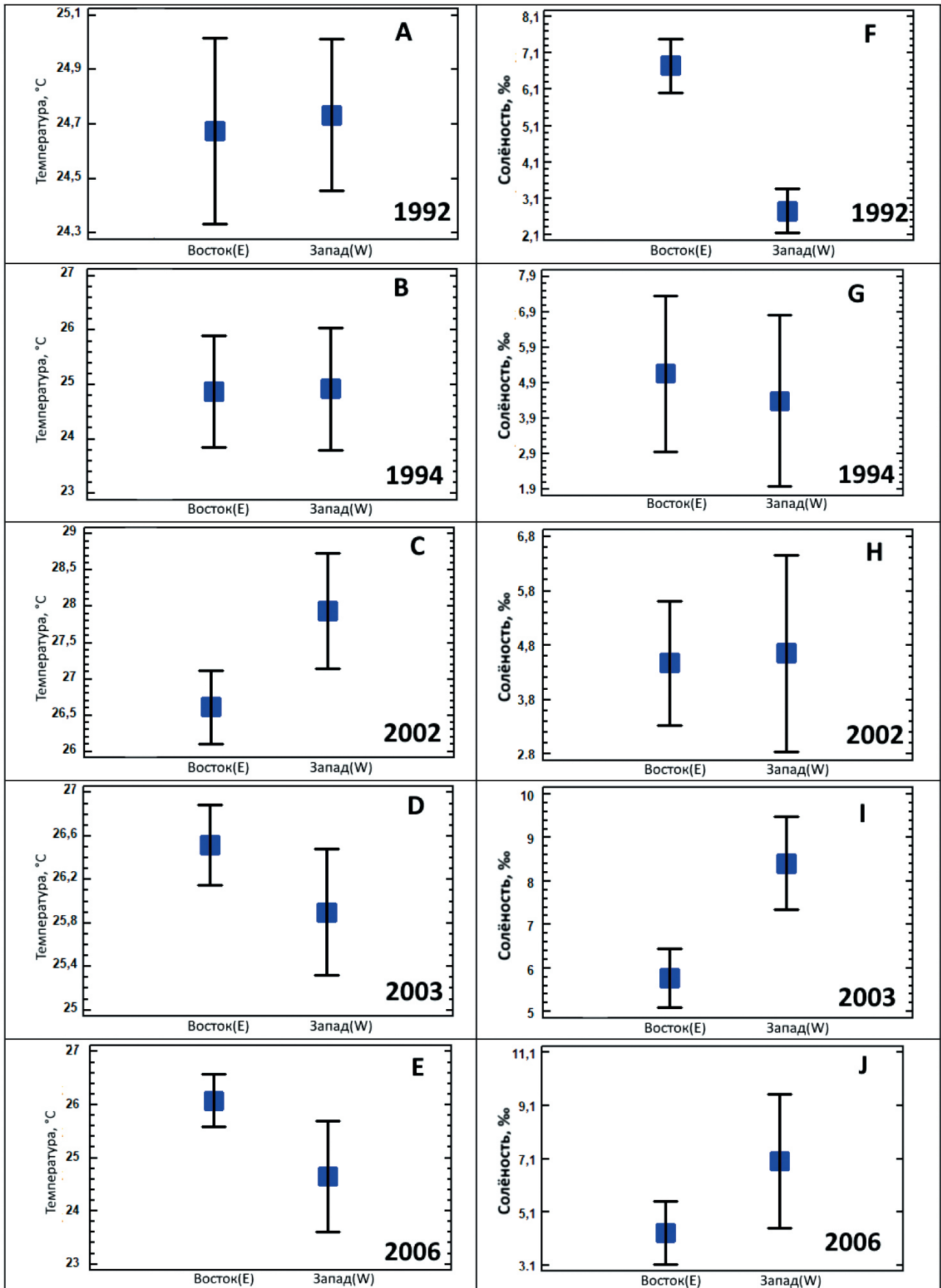


Рис. 2. Средние значения параметров среды в местообитаниях северюги в восточном и западном районах северной части Каспийского моря (A: $t=0.18$, $P=0.84$; B: $t=0.07$, $P=0.95$; C: $t=3.4$, $P=0.02$; D: $t=2.1$, $P=0.11$; E: $t=1.98$, $P=0.08$; F: $t=6.18$, $P<<0.01$; G: $t=0.46$, $P=0.66$; H: $t=0.05$, $P=0.96$; I: $t=3.81$, $P=0.01$; J: $t=1.54$, $P=0.16$).

ном ($W: S=4.2\% (\pm 0.5)$). Из сравнительного анализа следует, что севрюга обитает в восточном районе северной части Каспийского моря в более тёплых и солёных водах, чем в западном.

Сравнительный анализ пространственного распределения кормовых ресурсов. Доля участков, на которых присутствовали ракообразные (Crustacea) значительно больше, чем доля участков, где были чужеродные виды (*H. diversicolor*; *A. ovata*) за все годы мониторинга (рис. 3). Из рисунка видно, что в восточном районе доля участков, на которых присутствовали ракообразные, не значительно больше, чем в западном. В отдельные годы (1994, 2006) в восточном районе ракообразные присутствовали на всех участках. В остальные годы ракообразные присутствовали на участках в восточном районе не значительно больше, чем в западном (процент присутствия обозначен как $P_{\text{рак}}$): 1992 – E: $P_{\text{рак}} = 96\%$, W: $P_{\text{рак}} = 77\%$; 2002 – E: $P_{\text{рак}} = 78\%$, W: $P_{\text{рак}} = 66\%$; 2003 – E: $P_{\text{рак}} = 86\%$, W: $P_{\text{рак}} = 65\%$ (рис. 3).

Доля участков (в процентах $P_{\text{див}}$), на которых был зарегистрирован чужеродный вид *H. diversicolor* в разные годы мониторинга в целом значительно меньше, чем участков, где присутствовали ракообразные, и характеризуется следующими величинами: 1992 – E: $P_{\text{див}} = 48\%$, W: $P_{\text{див}} = 60\%$; 1994 – E: $P_{\text{див}} = 45\%$, W: $P_{\text{див}} = 43\%$; 2002 – E: $P_{\text{див}} = 41\%$, W: $P_{\text{див}} = 60\%$; 2003 – E: $P_{\text{див}} = 67\%$, W: $P_{\text{див}} = 72\%$; 2006 – E: $P_{\text{див}} = 78\%$, W: $P_{\text{див}} = 68\%$ (рис. 3). Меньше всего было участков мониторинга, где присутствовал чужеродный вид *A. ovata*. Доля этих участков (в процентах $P_{\text{ова}}$) варьирует в диапазоне от $P_{\text{ова}} = 4\%$ до $P_{\text{ова}} = 33\%$. Проведённый сравнительный анализ показал, что частота встречаемости *A. ovata* меньше, чем ракообразных и полихет, уровень значимости ($P \leq 0.05$) (рис. 3) и гипотеза не отклоняется на основе множественного теста с помощью метода Тьюки.

Выбор важнейших предикторов для построения экологической ниши. Проведённый нами анализ по выбору наиболее важных переменных с использованием методов ординации показал, что для построения пространственного распределения севрюги

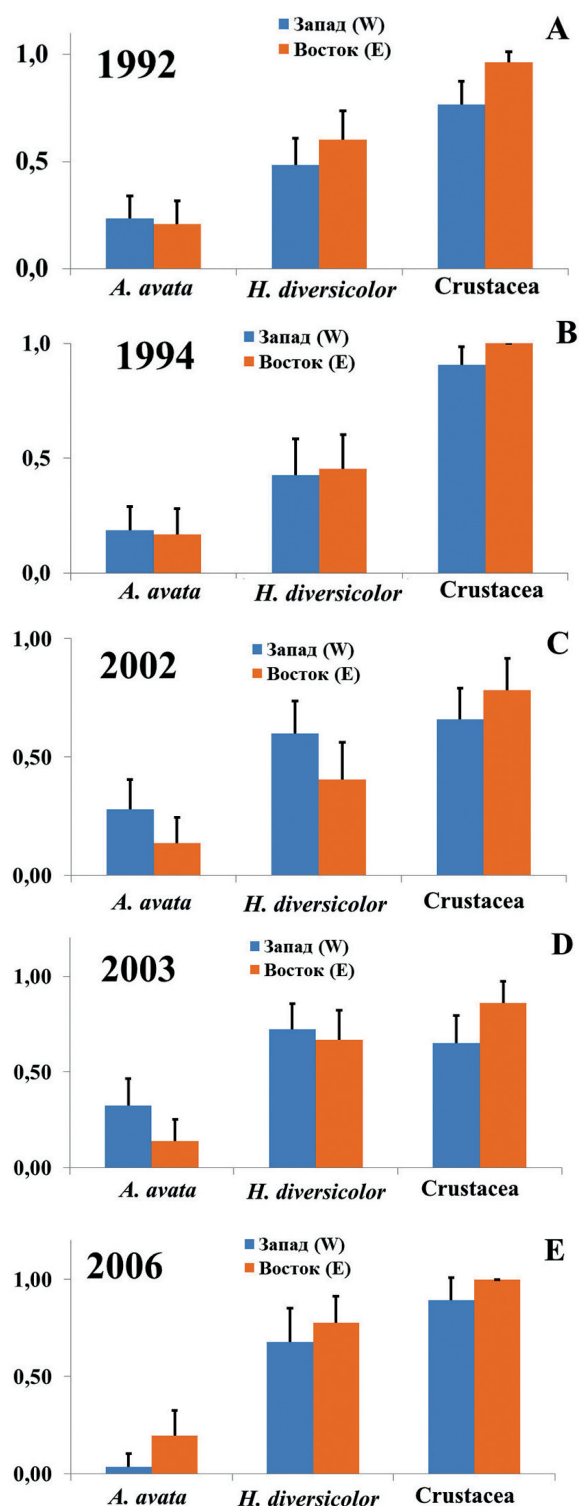


Рис. 3. Доли участков с 95% доверительным интервалом Вальда, на которых зарегистрированы кормовые ресурсы севрюги видов-вселенцев полихеты *Hediste diversicolor*, моллюска *Abra ovata* и ракообразные в восточном и западном районах Северного Каспия. Множественное сравнение было выполнено с использованием критерия Хи-квадрат (A: E – $\chi^2 = 62.5$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 34.18$, $P \ll 0.01$; B: E – $\chi^2 = 60.6$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 58.4$, $P \ll 0.01$; C: E – $\chi^2 = 31.8$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 16.7$, $P \ll 0.01$; D: E – $\chi^2 = 40.7$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 15.6$, $P \ll 0.01$; E: E – $\chi^2 = 55.3$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 44.8$, $P \ll 0.01$) и Тьюки Post hoc тестов.

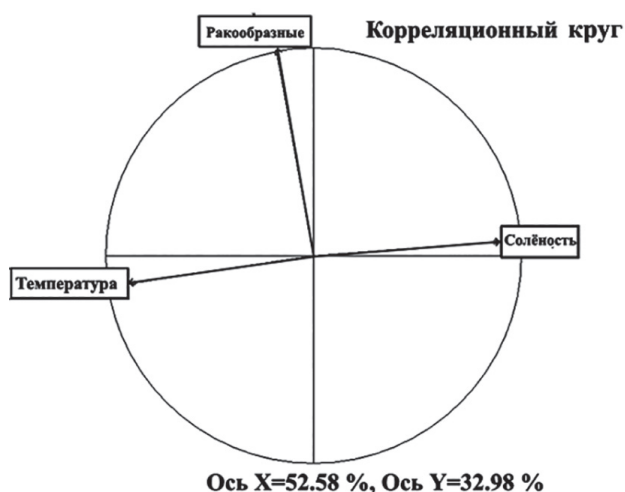


Рис. 4. Корреляционный круг при использовании трёх факторов для построения модели PCA.

могут быть использованы три переменных – температура, солёность, биомасса ракообразных (рис. 4). Из рис. 4 следует, что дисперсия относительно двух осей главных компонент (ГК) при проецировании на плоскость объясняет 85.56% общей вариации данных. При этом ось X ГК положительно коррелирует с фактором солёности воды и отрицательно – с температурой, а ось Y положительно связана с биомассой ракообразных. Вклад остальных переменных составляет менее 15%. Из этого можно сделать вывод о том, что эти три переменные могут быть использованы для построения модели экологических ниш с помощью метода PCA (ГК).

Модели экологических ниш вида в плоскости главных компонент. На рис. 5 представлены изменения реализованной экологической ниши (РЭН) севрюги во времени в северной части Каспийского моря. Данные для РЭН 1994, 2002, 2003 и 2006 гг. в отдельности сравниваются с РЭН в 1992 г. Красные

линии указывают области доступной среды севрюги в 1992 г., чёрные линии в другие годы в период 1994–2006 гг. Из рисунка видно, что в разные годы площади областей её обитания в значительной степени зависят от диапазона изменчивости двух факторов: солёности и наличия кормовых ресурсов (ракообразных). Например, в 1992 г. было выявлено существенное различие солёности в западном и восточном районах в узком диапазоне изменения этого параметра (рис. 2F). Присутствие ракообразных в 1992 г. на участках мониторинга в восточной и западной частях ареала составляло 96 и 77%, соответственно (рис. 3А). В 1994 г. различие солёности между районами не выявлено, однако диапазон изменения солёности значительно шире по сравнению с 1992 г. (рис. 2F и 2G). Присутствие ракообразных в 1994 г. на участках мониторинга в восточной и западной частях ареала составляло 100 и 91%, соответственно (рис. 3В). Совместное влияние этих двух факторов приводит к расширению РЭН в 1994 г. вдоль осей X и Y, то есть из рисунков 5А и 5В следует, что РЭН в 1994 г. сдвинулась в обе стороны по оси X (солёности) и оси Y (ракообразные) в сторону незначительного увеличения. Несмотря на это сходство РЭН в 1992 и 1994 гг. составляет $D=0.549$ и $I=0.767$, статистическая значимость их различия не существенна $P=0.05$ (для D) и $P=0.01$ (для I) (Таблица). В целом РЭН в 1992 и 1994 гг. перекрываются на 96%, расширение составляет – 4%, а 2% ниши севрюгой не использовалось в 1994 г. по сравнению с 1992 г. Аналогичным способом можно интерпретировать изменения РЭН в разные годы мониторинга в зависимости от уровня изменчивости ведущих факторов.

Таблица. Сравнение экологических ниш (сходства, перекрывания, расширения) севрюги в разные годы мониторинга в северном Каспии

Годы сравнения ниш	Индекс сходства D (значимость P)	Расширение E	Перекрывание S	Не использование U
1992–1994	0.549 (0.05)	0.04	0.96	0.02
1992–2002	0.151 (0.09)	0.0	1.0	0.44
1992–2003	0.453 (0.05)	0.0	1.0	0.19
1992–2006	0.219 (0.05)	0.0	1.0	0.37

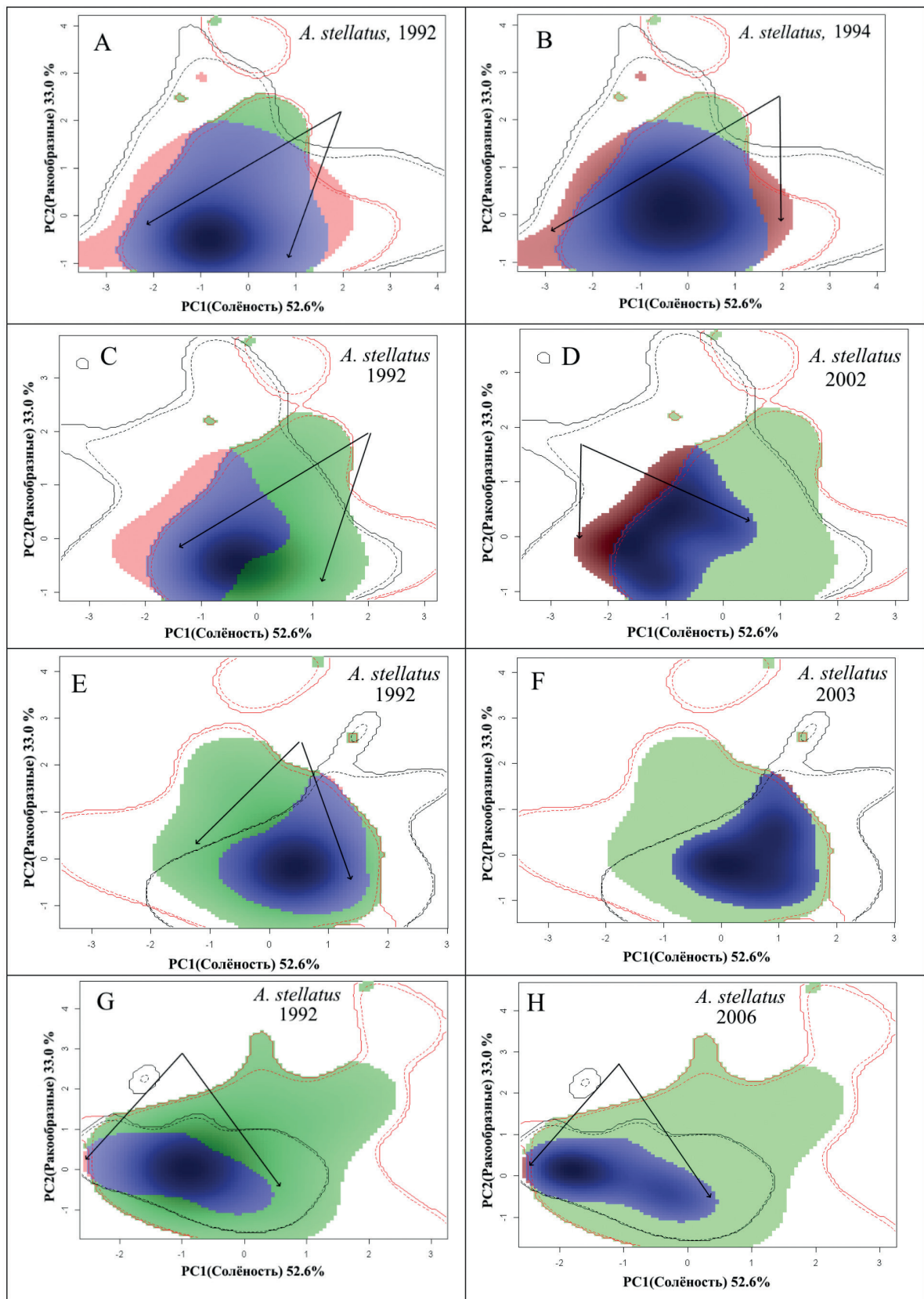


Рис. 5. Графическое представление перекрытия ниш северюги в начале мониторинга (1992 г.) и в другие годы (1994, 2002, 2003, 2006) на основе учётных данных в северной части Каспийского моря, где S (сиреневый цвет) – зона стабильности, Е (розовый цвет) – зона расширения, U (зелёный цвет) – зона «неиспользования». Стрелки указывают области экологической ниши (на рисунке затемнённые), занимаемой видом в 1992 г. и другие годы мониторинга. Сплошные и пунктирные линии показывают, соответственно, 100% и 90% области доступной среды в 1992 г. (красные линии) и другие годы (чёрные линии), соответственно. Интенсивность цвета заливки зависит от плотности скоплений северюги – большей плотности соответствует более интенсивный (тёмный) цвет.

Оценки, приведённые в таблице, показывают, что в целом происходит сужение экологической ниши севрюги в западном и восточном районах северной части Каспийского моря. Причём мера перекрытия за исключением 1994 г. составляет 100%, расширение 0% и неиспользование варьирует в диапазоне от 19 до 40%. Различия РЭН выявлено только между 1992 и 2002 гг., которое подтверждается тестом на сходство с помощью индекса D – Шонерса ($P=0.09$).

Из приведённого анализа следует, что среди пяти изученных факторов существуют лишь два (солёность воды и биомасса ракообразных), которые могут быть использованы для описания динамических изменений РЭН во времени. Полученные модели позволяют утверждать, что распределение севрюги больше коррелирует с обилием ракообразных, которые в большей степени присутствуют в местах обитания вида.

Обсуждение

Проведённый анализ биотических и абиотических факторов среды показал, что пространственное распределение севрюги в значительной степени зависит от двух факторов – биотического и абиотического. Несмотря на существующее в литературе представление о том, что чужеродные виды играют большую роль в питании рыб [Беляев, 1952; Бирштейн, 1952; Карпевич, Осадчих, 1952; Яблонская, 1952; Виноградов, 1955; Осадчих, 1963, 1965; Романова, 1963; Яблонская, Осадчих, 1973; Осадчих и др., 1989; Татаринцева, Малиновская и др., 2000; Степанова, Стритинская, 2001; Малиновская, 2003, 2007; Молодцова, Полянинова, 2004; Сокольский и др., 2005], наши результаты, основанные на данных комплексного исследования, проведённого в 1992–2006 гг. не полностью его подтвердили. В целом, по-видимому, *A. ovata* и *H. diversicolor* играют определённую роль в питании севрюги при условии их равномерного распределения с высокой плотностью. Однако наши данные показали, что *A. ovata* и *H. diversicolor* неравномерно распределены и отмечены на 4–33% и 41–72% участков, соответственно. В отличие от них ракообразные распределены равномерно, и они отмечены

на 72–95% участков мониторинга. Причём в отдельные годы они присутствовали на всех участках мониторинга. Кроме этого, важно отметить, что средняя биомасса ракообразных на участках в 1992–2006 гг. также значительно больше, чем *A. ovata* и *H. diversicolor* (среднегодовая биомасса ракообразных на участках за все годы мониторинга составляла $2.74 \text{ г/м}^2 (\pm 0.2)$, *A. ovata* – $2.06 \pm 0.5 \text{ г/м}^2$ и *H. diversicolor* – $2.53 \pm 0.2 \text{ г/м}^2$). Это согласуется с известным положением о том, что виды рыб с широким спектром питания питаются наиболее распространёнными и обильными видами корма [Никольский, 1974].

Важно отметить, что многощетинковый червь *H. diversicolor*, второй кормовой ресурс по обилию и пространственному распределению, предпочтение отдаёт мягким грунтам и является детритофагом, выдерживает неблагоприятный кислородный режим придонного слоя воды. Различия в распространении и количественном развитии полихеты *H. diversicolor* на участках в западном и восточном районах северной части Каспийского моря в значительной степени связано с гидрологическими, гидрофизическими и гидрохимическими условиям [Леонов, 2000], что подтверждается и нашими данными (рис. 3). Анализ литературных данных показал, что в 1992–2006 гг. наблюдалось значительное падение биомассы *H. diversicolor* в северной части Каспийского моря [Малиновская, Зинченко, 2010]. Известно, что средняя биомасса этого червя в 1978–1992 гг. в восточных и западных районах составляла 4.6 и 3.4 г/м², соответственно. Переключение севрюги на питание ракообразными связано также с конкурентными отношениями с другими видами рыб. Литературные данные указывают, что в отдельные годы выявлено питание *H. diversicolor* многими рыбами – бентофагами, особенно осетровыми (до 80% состава пищи), лещом (*Abramis brama* L.) (до 10%), бычками (до 12%) [Научные основы..., 1998; Стыгар, Мутьшева, 2000]. Наряду с полихетой *H. diversicolor*, другим видом кормовых ресурсов севрюги является моллюск *A. ovata*. Интенсивное распространение этого моллюска, так же как и *H. diversicolor*, происходило в 1978–1982 гг. [Малиновская, Зинченко 2010]. В пе-

риод наибольшего пространственного распределения *A. ovata* частота встречаемости вида в северной части Каспийского моря достигала 84%. В эти годы среднемноголетняя биомасса моллюска составляла 17.3 г/м². Максимальная биомасса моллюска наблюдалась в 1978 г. и составляла 33.2 г/м². В период мониторинга в 1992–2006 гг. частота встречаемости снижалась до 4–33%. По данным наших исследований, в 1992–2006 гг. среднегодовая биомасса моллюска в северной части Каспийского моря составляла 2.06 г/м². Существует мнение о том, что одной из основных причин сокращения пространственного распространения и биомассы моллюска *A. ovata* является активное расселение гребневика *Mnemiopsis leidyi* в водах Каспийского моря [Самые опасные..., 2018], который попал сюда в 1999 г. Резкое уменьшение популяций рыб сначала килек (*Clupeonella delicatula* (Nordmann, 1840), *C. engrauliformes* (Borodin), *C. grimmi* Kessl.), а потом и осетровых, были отмечены во всех прикаспийских государствах [Самые опасные..., 2018]. Именно с жизнедеятельностью гребневика учёные связывают массовую гибель каспийских килек летом 2001 г. Массовую гибель килек специалисты связывают с отсутствием кормовых ресурсов [Самые опасные..., 2018, с. 240]. Снижение численности килек привело к снижению численности тюленя (*Pusa caspica* Gmelin, 1788) и осетровых рыб [Шиганова и др., 2001; Shiganova et al., 2004; Самые опасные..., 2018; Сафаралиев и др., 2019].

Снижение численности севрюги в период мониторинга обусловлено не только описанными изменениями условий обитания, но и в значительно большей степени нарушением воспроизводства и переловом. До введения запрета специализированного промысла севрюги в 2000 г. нелегальный вылов этого вида в северной части Каспийского моря превышал официальный в 18–20 раз [Бобырев и др., 2009]. Вследствие этого за 1991–2016 гг. численность производителей, заходящих в р. Волга на нерест, сократилась в 135.3 раза. Величина нелегального вылова севрюги в северной части Каспийского моря в период наших наблюдений варьировала от 8211 т в 1992 г. до 1223 т в 2006 г. Снижение числен-

ности севрюги сопровождалось и сокращением её ареала [Сафаралиев и др., 2019]. Это же характерно для белуги (*Huso huso* L.) и русского осетра (*Acipenser gueldenstardtii* Brandt) [Ходоревская и др., 2007].

Осуществлённый нами анализ литературных и собственных данных показывает, что северная часть Каспийского моря характеризуется определённой динамикой развития азово-черноморских вселенцев, включающей период подъёма (1988–1992 гг.) и спада их количественного развития в 1992–2006 гг.

Из проведённого анализа можно заключить, что резкие колебания биомассы и распределения донных беспозвоночных, в частности, чужеродных видов *A. ovata* и *H. diversicolor*, связаны с комплексом факторов, среди которых можно отметить изменение гидрологического режима, солёности северной части Каспийского моря, антропогенное загрязнение и эвтрофирование вод, а также вселение инвазионного вида гребневика *M. leidyi*. Совместное влияние этих факторов стало основной причиной изменения сложившейся трофической структуры биоценозов моря в 1992–2006 гг.

Потенциальная эффективность предложенного метода построения экологической ниши вида заключается в том, что она позволяет строить графическую схему реализованных ниш в плоскости главных компонент и проводить сравнительный анализ с оценкой их перекрытия, сходства и сдвига (изменения) во времени. Построенные модели РЭН показали, что в период мониторинга в 1992–2006 гг. произошло сужение ниши. Выделение ракообразных в качестве важнейшего предикторного переменного в значительной степени связано с высокой частотой их встречаемости на учётных участках мониторинга и относительно большей среднегодовой биомассой по сравнению с другими альтернативными видами кормовых ресурсов (*A. ovata* и *H. diversicolor*). Важно отметить, что предложенный нами методический подход в дальнейшем может быть использован для индикации изменения экологической ниши севрюги при наличии новых данных, а также для сравнительного анализа с другими видами осетровых.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН «Экология и биоразнообразии водных сообществ», тема № АААА-А18-118042490059-5. Статистический анализ, интерпретация полученных результатов, подготовка рисунков и основы статьи выполнены в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (EsriSalesOrdernumber 3128913; EsriDeliverynumber 81833751, User customer number 535452).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бабушкин Н.Я. Биология и промысел каспийской белуги // Тр. Всесоюзного н.-и. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). 1964. Т. 52. Сб. 1. С. 183–259.
- Бабушкин Н.Я., Борзенко М.П. Осетровые рыбы Каспия. М.: Пищепромиздат, 1951. С. 67.
- Беляев Г.М. Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 243–284.
- Бирштейн Я.А. Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948–1949 гг. и использование ими *Nereis succinea* // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 115–144.
- Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Шатуновский М.И. Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // Успехи современной биологии, 2009. Т. 129. № 6. С. 598–609.
- Борзенко М.П. Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел) // Изв. Азерб. научно-исслед. рыбохоз. станции. 1942. Вып. 7. С. 24–44.
- Борзенко М.П. Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при

- зарегулированном стоке. // Труды ВНИРО. 1964. Т. 52. С. 259–286.
- Борисов П.Г. Из истории научно-промысловых ихтиологических исследований на морских и пресных водоёмах СССР. М.: Высшая школа, 1939. 197 с.
- Виноградов Л.Г. О месте *Nereis succinea* в бентосе Северного Каспия // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1955. Т. 60, вып. 6. С. 63–76.
- Державин А.Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1947. С. 248.
- Захаров С.С. Современное состояние численности осетровых в Северном Каспии. // Тр. ВНИРО. Т. 108. «Биологическая продуктивность Каспийского моря». М.: Пищевая промышленность, 1975. С. 99–108.
- Казанчеев Е.Н. О распределении осетровых рыб в промысловой зоне Северного Каспия в связи с запрещением их морского лова // Тр. Касп. фил. ВНИРО. 1965. Т. 20. С. 53–60.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Карпевич А.Ф., Осадчих В.Ф. Влияние солёности, газового режима воды и характера грунта на *Nereis succinea* // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 352–365.
- Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 289 с.
- Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука, 1985. 275 с.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. // Тр. Каспийской экспедиции 1914–1915 гг. СПб., 1921. Т. 1. С. 943.
- Коробочкина З.С. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском бассейне. // Тр. ВНИРО. 1964. Т. 52. Сб. 1. С. 59–86.
- Легеза М.И. Закономерности распределения осетровых рыб в Каспийском море // Тезисы докладов отчётной сессии ЦНИОРХ. Астрахань: Типогр. «Волга», 1966. С. 47–49.
- Легеза М.И. Закономерности распределения и формирование численности осетровых в Каспийском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Баку: Калининградский технический ин-т рыбн. пром. и хоз-ва, 1969. С. 34.
- Легеза М.И. Количественное распределение осетровых (сем. Acipenseridae) в Каспийском море. // Тр. ЦНИОРХ. М.: Пищевая промышленность, 1970. Т. 2. С. 57–63.
- Легеза М.И. Распределение осетровых рыб в Каспии // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6 (83). С. 1008–1015.
- Леонов А.В. Математическое моделирование сезонной динамики концентрации соединений биогенных элементов и биопродуктивности вод Северной части Каспийского моря // Касп. плавучий ун-т. Науч. бюлл. Астрахань: КаспНИРХ, 2000. № 1. С. 71–80.
- Малиновская Л.В. Развитие средиземноморских вселенцев *Abra ovata* и *Mytilaster lineatus* в Северном Каспии в современный период // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной

- смертности фауны. Тез. докл. междунар. конф. Ростов-на-Дону, 2003. С. 106.
- Малиновская Л.В. Зообентос Северного Каспия в период подъёма уровня моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 20 с.
- Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Многолетняя динамика биомассы вселенцев *Hediste diversicolor* Müller и *Abra ovata* (Philippi) в Северном Каспии // Российский журнал биологических инвазий. № 4. 2010. С. 32–44.
- Мирзоев М. Белуга *Huso huso* // Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. Баку, 1932. № 5–6.
- Молодцова А.Л., Полянинова А.А. Состояние нагула осетровых в Каспийском море в 2003 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 215–225.
- Научные основы устойчивого рыболовства и распределения промысловых объектов Каспийского моря / Под ред. В.Н. Беляевой, В.П. Иванова, В.К. Зиланова. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 167 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
- Осадчих В.Ф. Роль вселенцев в бентосе Северного Каспия // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 7. С. 900–1004.
- Осадчих В.Ф. Моллюск *Syndesmya ovata* (Philippi) в Северном Каспии // Тр. КаспНИРО. 1965. Т. 21. С. 35–46.
- Осадчих В.Ф., Ардабьева А.Г., Белова Л.Н., Елизаренко М.М., Курашова Е.К., Малиновская Л.В., Попова М.К., Степанова Т.Г., Тиненкова Д.Х., Татаринцева Т.А. Особенности развития и использования кормовой базы рыбами в условиях повышения уровня Каспийского моря // Комплексные рыбохозяйственные исследования на Каспии. М.: Изд-во ВНИРО, 1989. С. 119–137.
- Павлов А.В., Захаров С.С. Распределение, качественный состав и численность осетровых в Северном Каспии в 1967 г. // Тр. ЦНИОРХ. М.: Пищевая промышленность, 1971. Т. 3. С. 235–268.
- Пальгуй В.А. Состояние и причины сокращения запасов каспийских осетровых по материалам 1983–1991 гг. // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Волга, 1992. С. 292–297.
- Пироговский М.И. Экология молодой белуги в морской период жизни // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 102. С. 45–55.
- Пискунов И.А. Распределение осетровых в Каспийском море // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последнее десятилетие. М.: Наука, 1965. С. 213–233.
- Романова Н.Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия // Тр. ВГБО АН СССР. 1963. Т. 13. С. 146–177.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И. Каспийская севрюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: ВНИРО, 2019. 154 с.
- Соколова Н.Ю. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea* // Сб. работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. М.: Изд-во МОИП, 1952. С. 44–56.
- Сокольский А.Ф., Елизаренко М.М., Кравченко Е.В., Козарева Е.В. Питание морских (килек и атерины) и полупроходных (воблы, леща) рыб в Каспийском море в 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2004 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2005. С. 194–212.
- Степанова Т.Г., Стритинская Т.В. Состояние запасов бычковых рыб (сем. Gobiidae) в Северном Каспии // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2000 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 129–138.
- Стыгар В.М., Мутышева Г.К. Зообентос восточной части Северного Каспия в зоне предполагаемой разработки месторождений углеводородного сырья в период стабилизации уровня моря // Морские гидроб. исследования: Сб. науч. трудов. М.: ВНИРО, 2000. С. 111–126.
- Таравердиева М.И. Роль акклиматизированных организмов в питании осетровых // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С. 234–256.
- Татаринцева Т.А., Малиновская Л.В. и др. Средиземноморские вселенцы в планктоне и донной фауне Каспийского моря // Сб.: Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 169–184.
- Ходоревская Р.П. Состояние запасов осетровых в Каспийском бассейне // Осетровое хозяйство водоёмов СССР. Волгоград: Типогр. «Волгоградская правда», 1984. С. 373–376.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В. Современное состояние запасов осетровых в Каспийском море // Каспий – настоящее и будущее. Тезисы междунар. конф. Астрахань: Изд-во ИТА Интерпрес, 1995. С. 223–225.
- Ходоревская Р.П., Романов А.А. Изменение распределения и численности осетровых в Каспийском море // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: ВНИРО, 2006. С. 12–15.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 241 с.
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П., Ушивцев В.Б., Дулимов А.Б., Мусаева Э.И. Вселенец в Каспийское море – гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41. № 4. С. 542–549.
- Яблонская Е.А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 285–351.
- Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Северного Каспия // Тр. ВНИРО, 1973. Т. 80. С. 48–73.
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N.G., Thuiller W., Fortin M.J., Randin C., Zimmermann N.E., Graham C.H., Guisan

- A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. 21: 481–497.
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F.T., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier R.G., Mateo R.G., Hordijk W., Salamin N., Guisan A. Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // *Ecography*. 2017. 40: 1–014.
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. 335: 1344–1348.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // *Salamandra*. 2019. 55(3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8 (8). 1329. <https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A.M., Tinenkova D., Kurasheva E.K. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem // *Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas*, Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences / Ed. by Dumont H.T., Shiganova T.A., Niermann U. 2004. P.71–111.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part 2. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1989a. P. 294–344.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Vasil'ev V.P. *Acipenser persicus* Borodin, 1897 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part 2. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1989b. P. 345–366.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. 62: 2868–2883.
- Zar J.H. *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice Hall, 2010. 944 p.

MODELING THE DYNAMICS OF THE ECOLOGICAL NICHE OF STARRED STURGEON (*ACIPENSER STELLATUS* PALLAS, 1771) IN THE NORTHERN PART OF THE CASPIAN SEA BASED ON SUMMER LONG-TERM MONITORING DATA (1992-2006)

©2022 Ruban G.I.^{a, *}, Safaraliyev I.A.^b, Osipov F.A.^a, Dergunova N.N.^a, Petrosyan V.G.^a

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

^bVolga-Caspian branch of the “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”,

Astrahan, 414056, Russia

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Models of ecological niches of stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) in the northern part of the Caspian Sea based on long-term monitoring data (1992–2006) are presented. The analysis of the results of the study of the long-term patterns of the spatial distribution of alien species of polychaete *Hediste diversicolor*, mollusc *Abra ovata* and crustaceans are reported. Estimates of the effect of abiotic and biotic factors on the formation of ecological niches of the stellate sturgeon in the eastern and western regions of the northern part of the Caspian Sea are presented. Graphical schemes of the spatial distribution of stellate sturgeon in different years of monitoring in the plane of two main components (PCA) are given. It is shown that the salinity of water and the density of crustaceans are the leading factors for constructing models of ecological niches.

Key words: stellate sturgeon, *Hediste diversicolor*, *Abra ovata*, crustaceans, long-term changes, spatial distribution.

ВЕКТОРЫ ИНВАЗИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В АРМЕНИИ

©2022 Файвуш Г.М.*, Алексанян А.С.**, Оганнисян Р.И.***

Институт ботаники им. А. Тахтаджяна НАН Армении, Ереван, 0063, Армения
e-mail: *gfayvush@yahoo.com, **alla.alexanyan@gmail.com, ***ripi1991@mail.ru

Поступила в редакцию 01.02.2022. После доработки 18.04.2022. Принята к публикации 18.05.2022

В статье обобщены сведения о проникновении и распространении по территории Армении 14 наиболее опасных или потенциально опасных инвазионных видах, угрожающих естественному биоразнообразию, природным экосистемам и, в некоторой степени, здоровью населения. Показано, что 8 из 14 видов были интродуцированы в Армению преднамеренно в качестве декоративных растений или для использования в озеленении населённых пунктов и лесозащитных полос вдоль автомобильных и железных дорог. При этом 5 из этих видов являются древесными растениями. Четыре вида оказались на территории республики в результате их саморасселения и 2 вида – в результате непреднамеренной интродукции. Для 7 видов степень угрозы биоразнообразию и природным экосистемам характеризуется как «высокая», для 4 видов – как «очень высокая», и 3 вида приводятся как «потенциально инвазионные». При этом 1 вид (*Ambrosia artemisiifolia*) указывается как представляющий «очень высокую» угрозу здоровью населения. В статье доказывается абсолютная необходимость проведения экспертизы по угрозе инвазии при планировании интродукции растений с целью выращивания их в открытом грунте, в первую очередь, при создании плантаций и использовании в озеленении населённых пунктов и при создании или восстановлении лесопосадок и защитных лесополос.

Ключевые слова: Армения, инвазионные и потенциально инвазионные растения, угроза биоразнообразию и природным экосистемам, биогеография.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-96-106

Введение

Чужеродные инвазионные виды во многих странах мира считаются важнейшей угрозой биоразнообразию и экосистемным услугам, и при этом оказывают очень значительное влияние на уровень жизни населения [PBES, 2018]. Очень часто они являются основной причиной исчезновения местных видов [Bellard et al., 2015] и вызывают серьёзные изменения в природных экосистемах [Cacabelos et al., 2020; Liu et al., 2020], оказывая влияние на услуги, предоставляемые природой.

За последние сто лет во всем мире резко возросло число случаев преднамеренной и непреднамеренной интродукции чужеродных видов [Seebens et al., 2017]. Естественно, очень большое число чужеродных видов были интродуцированы намеренно для получения экономической выгоды или с целью улучшения условий жизни населения, возможно и с культурными или общеобразовательными це-

лями [Liu et al., 2012; Pipek et al., 2020; Pyšek et al., 2020]. Множество других чужеродных видов были интродуцированы непреднамеренно, например, с балластными водами, с транспортом, с почвой, с фуражным материалом или пищевыми продуктами [Saul et al., 2017]. Было показано, что пути, при помощи которых чужеродные виды переносились в новые регионы, менялись с течением времени [Hulme, 2009; Essl et al., 2015], кроме того, очевидно, что многие самые проблематичные виды попали на новую родину несколькими путями и, скорее всего, неоднократно [Wilson et al., 2009; Essl et al., 2015; Saul et al., 2017].

В результате многолетних исследований чужеродных инвазионных видов растений в Армении нами накоплен богатый материал по их распространению по территории республики и воздействию на природные экосистемы. В настоящей работе мы постарались обобщить имеющиеся сведения и выявить пути проникновения, а также оценить воз-

возможность дальнейшего распространения 14 наиболее опасных инвазионных и потенциально инвазионных видов в Армении. С одной стороны, это позволяет нам планировать дальнейшую работу по изучению инвазионных видов и их воздействию на природные экосистемы Армении, а с другой – позволит в очередной раз привлечь внимание лиц, принимающих решения, к проблемам инвазии чужеродных видов на территории нашей республики.

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили данные, собранные в ходе полевых исследований на всей территории Армении, начиная с 1997 г. Кроме того, были использованы гербарные материалы, хранящиеся в гербарии Института ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА (ERE). Часть полученных данных была опубликована [Fayvush, 1999, 2008; Файвуш, Таманян, 2011, 2014; Aleksanyan, Fayvush, 2014, 2016; Алексанян, Ованнисян, 2015; Файвуш и др., 2015; Ованнисян, 2018; Fayvush et al., 2020; и др.]. В ходе работы учитывались также данные о распространении инвазионных видов в сопредельных странах [Kikodze et al., 2009; Abdieva, 2018; Atasoy, Korbaci, 2018; Литвинская, Абдыева, 2021; Dehshiri, 2021].

Для приведённых ниже инвазионных видов мы определили три степени угрозы природным экосистемам.

«Очень высокая»: растения зарегистрированы в большинстве флористических районов Армении, успешно натурализовались, обычно вначале на нарушенных местообитаниях, в настоящее время проникли в природные экосистемы, где интенсивно распространяются, часто создают монодоминантные растительные сообщества, вытесняя аборигенные виды.

«Высокая»: растения зарегистрированы в нескольких (2–5) флористических районах Армении, успешно натурализовались на нарушенных местообитаниях, проникают в природные экосистемы, где пока не закрепились как доминирующие растения.

«Потенциально инвазионные»: виды, обнаруженные в Армении, натурализовавшиеся

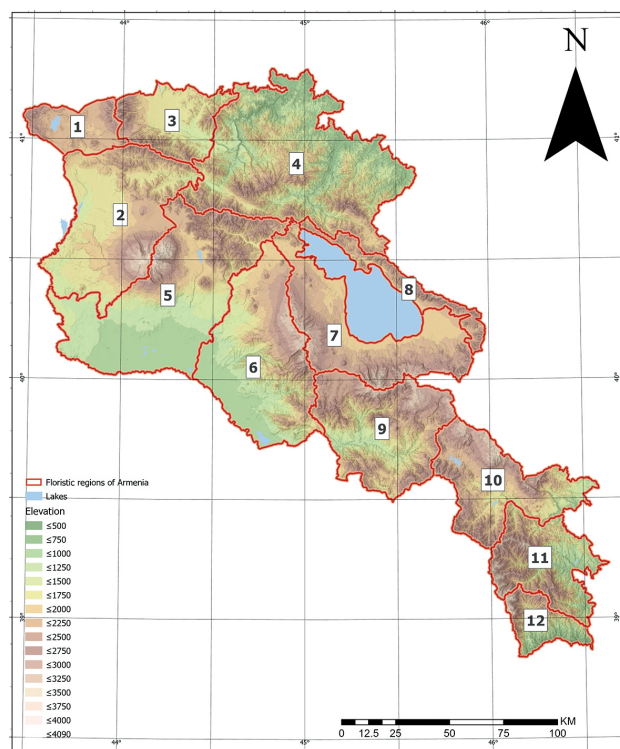


Рис. 1. Флористические районы Армении [Таманян, Файвуш, 2009]: 1 – Верхне-Ахурянский, 2 – Ширакский, 3 – Лорийский, 4 – Иджеванский, 5 – Апаранский, 6 – Ереванский, 7 – Севанский, 8 – Арегунийский, 9 – Дарелегиский, 10 – Северозангезурский, 11 – Южозангезурский, 12 – Мегринский.

на нарушенных местообитаниях, пока не зарегистрированы в природных экосистемах, но известные как опасные инвазионные виды в других странах, особенно в сопредельных регионах.

Проанализировав все доступные данные, мы установили время, место/места проникновения исследованных видов на территорию Армении, векторы, способы и современное распространение. При указании распространения видов на территории Армении нами использовалась схема флористического районирования Армении А. Тахтаджяна [1954] с уточнениями и дополнениями К. Таманян и Г. Файвуша [2009] (рис. 1).

Результаты

Полученные в ходе исследований данные объединены в таблице 1.

Обсуждение

Рассмотрим более детально вышеуказанные виды.

Таблица 1. Наиболее опасные инвазионные и потенциально инвазионные виды растений в Армении

Вид	Вектор (pathway)	Способ размножения и расселения	Время появления в Армении	Современное распространение в Армении (по флористическим районам)
<i>Acer negundo</i>	Преднамеренная интродукция	Семенами и вегетативно	1920-е	Лорийский, Иджеванский, Апаранский, Ереванский, Севанский, Арегунийский, Северо- и Южнозангезурский, Мегринский
<i>Ailanthus altissima</i>	Преднамеренная интродукция	Семенами и вегетативно	1930-е	Лорийский, Иджеванский, Апаранский, Ереванский, Дарелегисский, Северо- и Южнозангезурский, Мегринский
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Саморасселение	Семенами	1983	Лорийский, Иджеванский, Апаранский, Ереванский
<i>Buddleja davidii</i>	Преднамеренная интродукция	Семенами и вегетативно	Середина XX в.	Иджеванский, Мегринский
<i>Cirsium incanum</i>	Саморасселение	Семенами и вегетативно	Не позднее XIX в.	Вся Армения
<i>Clematis vitalba</i>	Преднамеренная интродукция	Семенами	1940	Иджеванский
<i>Conyza canadensis</i>	Непреднамеренная интродукция	Семенами	Не позднее XIX в.	Лорийский, Иджеванский, Апаранский, Ереванский, Дарелегисский, Северо- и Южнозангезурский, Мегринский
<i>Grindelia squarrosa</i>	Непреднамеренная интродукция	Семенами	2015	Ширакский
<i>Helianthus tuberosus</i>	Преднамеренная интродукция	Семенами и вегетативно	Середина XX в.	Лорийский, Иджеванский, Ереванский
<i>Hippophae rhamnoides</i>	Преднамеренная интродукция	Вегетативно	Середина XX в.	Севанский, Арегунийский
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Саморасселение	Семенами и вегетативно	1952 – Лори	Ширакский, Лорийский, Иджеванский, Апаранский, Ереванский, с 2003 г. Северозангезурский
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Преднамеренная интродукция	Вегетативно и семенами	1930-е	Лорийский, Иджеванский, Ереванский, Южнозангезурский
<i>Silybum marianum</i>	Саморасселение	Семенами	1967 1980	Лорийский, Иджеванский, Северо- и Южнозангезурский, Мегринский
<i>Solidago canadensis</i>	Преднамеренная интродукция	Семенами и вегетативно	Середина XX в.	Апаранский, Ереванский, Севанский, Арегунийский

Acer negundo L. – североамериканский вид, интродуцированный в Европу в XVII в., в настоящее время считается инвазионным видом в большинстве европейских стран, а также в Японии и Новой Зеландии [САВІ..., 2022a]. В Армении появился, очевидно, в начале XX в., так как первый гербарный сбор в гербарии Института ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА (ERE) датируется 1924 г. Начиная с 1930-х гг. широко использовался в озеленении населённых пунктов и при создании защитных лесополос вдоль автомобильных и железных дорог. В настоящее время благодаря хорошему семенному и вегетативному размножению, убежав из посадок, проникает в природные экосистемы, преимуще-

ственно в прибрежных местообитаниях вдоль ручьёв и рек в нижнем и среднем горных поясах до 1500 м над ур. м. При этом популяции этого вида обнаружены на территории Шикахохского заповедника и заповедника «Хосровский лес», а также на территории национальных парков «Дилижан», «Севан» и «Аревик». Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая».

Ailanthus altissima (Mill.) Swingle. Родина вида – Китай. Был интродуцирован во многие страны мира как декоративное растение, а в настоящее время распространился практически по всему миру и в большинстве стран считается опасным инвазионным видом. В Армению был намеренно интродуцирован в

1930-е гг. для озеленения населённых пунктов [Файвуш, Таманян, 2014]. Благодаря прекрасному семенному и вегетативному размножению убежал из насаждений и широко распространился в Армении, преимущественно на достаточно увлажнённых местообитаниях нижнего и среднего горных поясов. Благодаря вегетативному размножению часто образует густые заросли, проникает в природные экосистемы – леса и редколесья, образуя при этом монодоминантные сообщества, изменяя природные экосистемы. Произрастает на территории ряда особо охраняемых природных территорий (заповедники Эребунийский, Шикахохский, «Хосровский лес», национальные парки «Дилижан» и «Аревик»). Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «очень высокая».

Ambrosia artemisiifolia L. Родина вида – Северная и Центральная Америка. В настоящее время вид встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Благодаря высокой семенной продуктивности (семена мелкие,

легко переносятся ветром, с семенами зерновых культур, автомобильным и железнодорожным транспортом) интенсивно распространяется самостоятельно и в большинстве стран считается опасным инвазионным видом. В Армении впервые был обнаружен в 1983 г. в устье р. Агстев [Габриэлян, Таманян, 1985], куда скорее всего проник с территории Азербайджана (рис. 2). В 1997 г. был обнаружен в устье р. Дебед на расстоянии около 50 км от первого местонахождения, куда, скорее всего, проник с территории Грузии, так как до настоящего времени промежуточные субпопуляции между этими двумя точками не обнаружены. Примерно до 2010 г. популяции занимали незначительные площади на нарушенных местообитаниях в низовьях рек Дебед и Агстев. Затем началось интенсивное распространение вида по территории Армении – по долинам этих рек вид поднялся до высоты 1700–1800 м над ур. м. и достиг городов Спитак и Дилижан (скорее всего семена были перенесены посредством автомо-

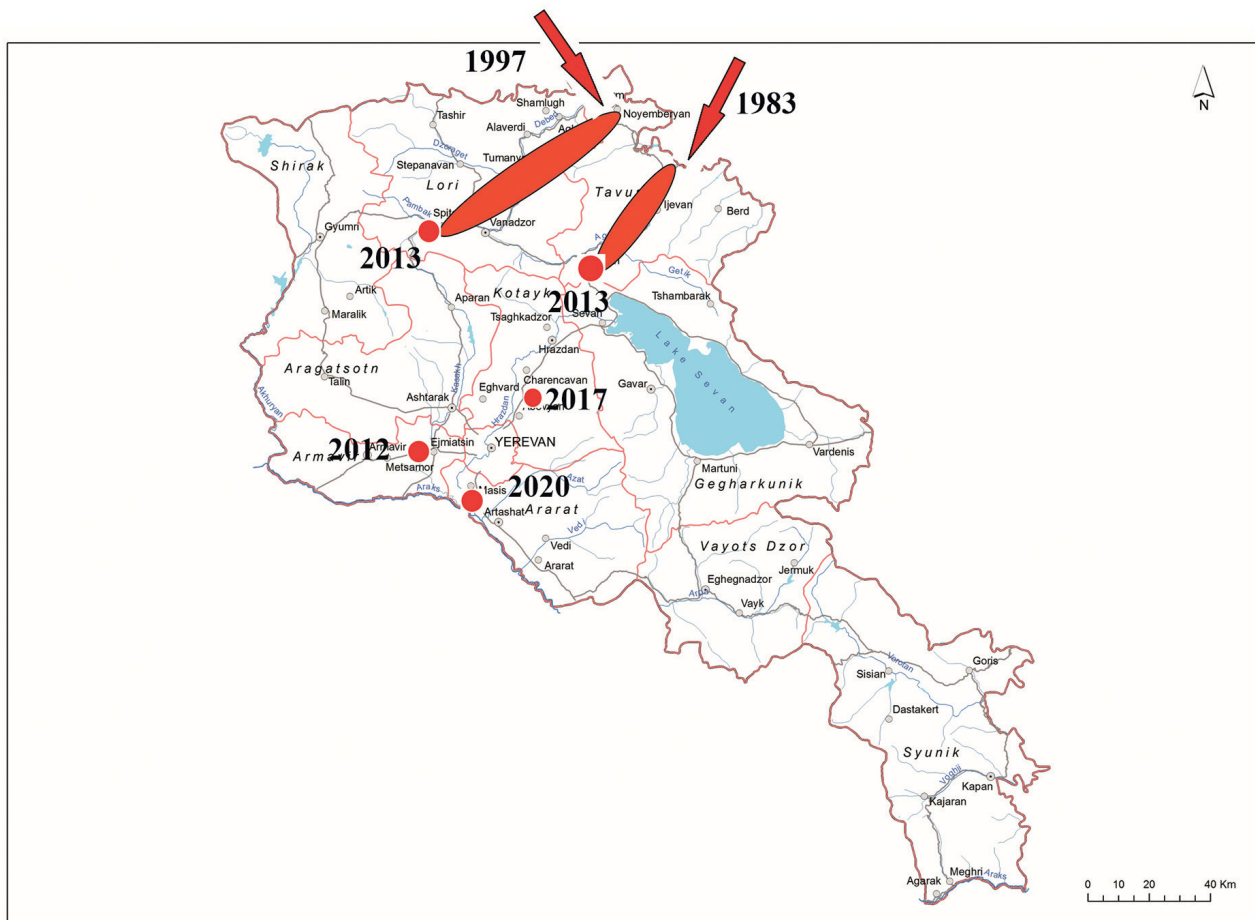


Рис. 2. Пути проникновения и современное распространение *Ambrosia artemisiifolia* в Армении.

бильного и железнодорожного транспорта), произрастая на нарушенных местообитаниях вдоль автомобильных и железных дорог, кроме того, одна популяция обнаружена на возделываемых полях с. Дсех, а также значительно южнее: у автотрассы Ереван – Севан. Необходимо указать, что вид обнаружен на газонах в Ереване и в цветниках на Араратской равнине. Вид обнаружен на территории национального парка «Дилижан». Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая», а угроза здоровью населения – как «очень высокая» (пыльца вида считается очень сильным аллергеном).

Buddleja davidii Franch. Родина вида – Китай. С XVIII в. широко использовался как декоративный кустарник во многих странах мира, в настоящее время считается опасным инвазионным видом в США, Канаде, Великобритании, Новой Зеландии и Новой Гвинее [САВІ..., 2022б]. В Армении в качестве декоративного растения выращивается, начиная со второй половины XX в. в Ереване (немногочисленные посадки в парках), а также в населённых пунктах севера и юга республики. В настоящее время нами обнаружены отдельные экземпляры, «убежавшие» из культуры и произрастающие на нарушенных местообитаниях в Иджеванском и Мегринском флористических районах. Обнаружен на территории национального парка «Аревик». Пока нами этот вид оценивается как «потенциально инвазионный».

Cirsium incanum (S.G. Gmel.) Fisch. ex M.Bieb. – родиной вида считаются Юго-восточная Европа и страны Восточного Средиземноморья (в литературе часто считается синонимом *Cirsium arvense* (L.) Scop., однако мы вслед за авторами «Флоры Армении» считаем его самостоятельным видом [Аревшатын, 1995]. Ещё в XVII в. вид был обнаружен на территории США, в настоящее время благодаря высокой семенной продуктивности распространился по Европе, Западной Азии, Южной и Северной Америке, Африке, Австралии, Новой Зеландии [САВІ..., 2022в]. Из-за хорошего семенного и вегетативного размножения во многих странах считается опасным инвазионным видом. В Армению попал не позднее XIX в. (возможно, раньше),

первые гербарные сборы в гербарии ERE датируются 1920 г., то есть вид входит в число самых первых сборов. Можно предположить, что семена вида попали в Армению с фуражом войск русской армии во время Русско-Турецкой войны. В настоящее время вид распространён по всей территории Армении, встречается как на нарушенных местообитаниях, заброшенных сельскохозяйственных угодьях, так и в природных экосистемах лугов и степей. Распространён на территории всех государственных заповедников (Эребунийский, Шикахохский, «Хосровский лес») и национальных парков («Арпи лич», «Дилижан», «Севан», «Аревик») Армении. Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «очень высокая».

Clematis vitalba L. – родиной вида является Европа и Средиземноморье. В XIX–XX вв. вид натурализовался в Северной Америке и Австралии, где считается инвазионным [САВІ..., 2022г]. В Армению вид, скорее всего, был завезён в качестве декоративного растения в первой половине XX в. и выращивался на приусадебном участке в городе Ноемберян, так как первый сбор этого вида, хранящийся в гербарии ERE, датирован 1940 г. Вид считался очень редким (до последнего времени было известно всего два локалитета) и был включён в Красную книгу растений Армении [Tamanyan et al., 2010] как исчезающий. Наши наблюдения показали, что в настоящее время вид интенсивно распространяется в Иджеванском флористическом районе, где на территории между сёлами Джуджеван и Кохб по опушкам леса он образует густые заросли, проникая в лесные экосистемы. В своём распространении уже достиг города Иджеван. Хотя распространение этого вида в Армении ещё ограничивается одним флористическим районом, но степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая».

Conyza canadensis (L.) Cronquist. Родина вида – Северная Америка, в Европу проник в XIX в. и быстро распространился благодаря высокой семенной продуктивности (семена мелкие, легко разносятся ветром на большие расстояния). В настоящее время широко распространён по земному шару [САВІ...,

2022д]. В Армении появился, вероятно, в конце XIX в., скорее всего с территории Грузии или Азербайджана, так как первые сборы в гербарии ERE датируются 1925 г. и приурочены к Северной Армении. В настоящее время вид широко распространился по территории республики (от севера до крайнего юга), в основном произрастает на нарушенных местообитаниях, но также проникает и натурализовался в некоторых степных и лесных экосистемах в нижнем и среднем горных поясах до высоты 1600 м над ур. м. Вид зарегистрирован на территории государственных заповедников (Эребунийский, Шикахохский, «Хосровский лес») и национальных парков («Дилижан» и «Аревик»). Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая».

Grindelia squarrosa (Pursch) Dunal. Родина вида – Северная Америка. В XX в. вид был вселён в Европу (в Ирландию в 1915 г.), где широко распространился по странам Центральной и Восточной Европы [САВІ..., 2022e]. В России впервые зарегистрирован

в 1976 г. В 2013 г. был обнаружен на территории Грузии [Jinjolia, Shakarishvili, 2014], вблизи с. Карсани (окрестности Мцхета). В 2015 г. вид был найден на территории Армении (рис. 3) [Габриэлян и др., 2016]. Авторы этой работы предполагают, что вид проник в Армению «после разрушительного Спитакского землетрясения 1988 года, охватившего всю Северную Армению, с гуманитарной помощью, поступающей из многих стран, в том числе из Америки» (с. 131). Мы сомневаемся в правильности этого предположения, так как наши исследования 2020 г. обнаружили новые локалитеты этого вида на расстоянии более 10 км, то есть за прошедшие 5 лет вид распространился на это расстояние, соответственно за прошедшие после землетрясения и поставок гуманитарной помощи 30 лет он должен был захватить значительно большее пространство. По нашему мнению, появление этого вида в Грузии и Армении связано с развитием туризма в последние десятилетия (оба местонахождения в Грузии и Армении расположены близ крупных туристических



Рис. 3. Распространение *Grindelia squarrosa* в Армении

объектов) и интенсификацией автомобильного движения. Несмотря на то, что вид довольно быстро распространяется по нарушенным местообитаниям, в природных экосистемах он пока не зарегистрирован, и нами оценивается как «потенциально инвазионный».

Helianthus tuberosus L. Родина вида – Северная Америка. В Европу был интродуцирован в начале XVII в., в дальнейшем был широко распространён по земному шару (Европа, Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия, Китай, Япония, Индия, Южная Африка), выращивался преимущественно в качестве ценного пищевого растения и как декоративный вид [САВІ..., 2022ж]. В Армении начал выращиваться в середине XX в., в основном, на севере республики и в Араратской долине. Вид размножается семенами, но основной способ размножения вегетативный, благодаря которому растения быстро захватывают территории, образуя густые монодоминантные заросли. В настоящее время в Армении вид, «убежав» из культуры, образует густые заросли по берегам рек, на увлажнённых местообитаниях до высоты 1400–1500 м над ур. м. в Лорийском, Иджеванском и Ереванском флористических районах. Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая».

Hippophae rhamnoides L. – данный вид нельзя считать в прямом смысле инородным инвазионным, так как в Армении существуют его природные популяции, однако с середины 1950-х гг., когда началось интенсивное облесение освобождённых почвогрунтов оз. Севан, в республику был завезён большой посадочный материал из России, который и использовался в широких масштабах в бассейне озера. В настоящее время, благодаря интенсивному вегетативному размножению, вид образовал густые непроходимые заросли, расширяя свой ареал и захватывая новые территории как по берегу озера, так и на отдалении, проникая в лугостепные и луговые сообщества в Севанском и Арегунийском флористических районах. Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая».

Leucanthemum vulgare Lam. – родиной вида считается Евразия, где он очень широко

распространён в Европе и Сибири. В середине XVIII в. как декоративный вид был завезён в Северную Америку, а в настоящее время встречается в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии, Южной и Восточной Африке [САВІ..., 2022з]. В Армении впервые был обнаружен в 1952 г. в Лорийском флористическом районе на границе с Грузией, откуда он начал своё стремительное распространение, встречаясь в Ширакском, Иджеванском, Апаранском и Ереванском районах; в 2003 г. был обнаружен в Северном Зангезуре. Распространение идёт, преимущественно, семенами, а благодаря интенсивному вегетативному размножению, вид захватывает большие территории вначале на нарушенных местообитаниях, заброшенных полях, откуда легко проникает на пастбища и луга на высотах 1300–2200 м над ур. м. Перевыпас значительно способствует расселению и закреплению вида на пастбищах. Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «очень высокая».

Robinia pseudoacacia L. Родина вида – Северная Америка. В начале XVII в. он был интродуцирован в Европу и как декоративный начал широко применяться в зелёных насаждениях. В настоящее время в большинстве европейских стран и в Южной Африке считается опасным инвазионным видом [САВІ..., 2022и]. В Армении, начиная с 1930-х гг. начал широко использоваться в озеленении населённых пунктов и для создания лесозащитных полос вдоль автомобильных и железных дорог. Практически на протяжении всего XX в. не проявлял инвазионных свойств, однако в результате массовых рубок деревьев из-за энергетического и экономического кризиса 1990-х гг. началось его интенсивное вегетативное размножение в посадках, где образовались густые порослевые заросли. При этом отдельные экземпляры начали появляться и вдали от посадок (вероятно, благодаря семенному размножению), проникая в природные экосистемы. В настоящее время это явление больше всего проявляется в Лорийском, Иджеванском и Южнозангезурском флористических районах. Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «высокая».

Silybum marianum (L.) Gaertn. – родиной вида считается Средиземноморье, но издавна он также известен с Аравийского полуострова и Индии. В настоящее время распространён в Северной и Южной Америке, Японии, Австралии, Новой Зеландии и Субсахарской Африке [САБИ..., 2022к]. В большинстве стран считается опасным инвазионным видом. В Армении впервые обнаружен в 1967 г. в Южнозангезурском флористическом районе в «платановой роще» вблизи от границы с Азербайджаном. В 1980 г. найден на севере республики в Иджеванском флористическом районе на границе с Грузией (возле основной автомагистрали, связывающей Армению и Грузию). За прошедшие годы вид интенсивно распространился вокруг этих местонахождений, обнаружены новые места проникновения в Армению со стороны Азербайджана в Северозангезурском флористическом районе и со стороны Ирана в Мегринском районе

(рис. 4). Очень часто благодаря высокой семенной продуктивности, особенно на нарушенных местообитаниях, образует густые монодоминантные заросли, проникает в природные экосистемы и размножается в лесах, редколесьях, степях и на лугах. Степень угрозы природным экосистемам нами оценивается как «очень высокая».

Solidago canadensis L. Родина вида – Северная Америка. В XVII в. был интродуцирован в Европу как декоративное растение, а уже в XIX в. был отмечен как инвазионный, проникающий в природные экосистемы. В настоящее время вид считается инвазионным практически по всей Европе, а также в Японии, Китае и Австралии [САБИ..., 2022л]. Размножается семенами и вегетативно, часто образуя густые монодоминантные заросли. В Армении точное время начала выращивания на приусадебных участках установить не удалось, но ещё в 1970-е гг. он выращивался в

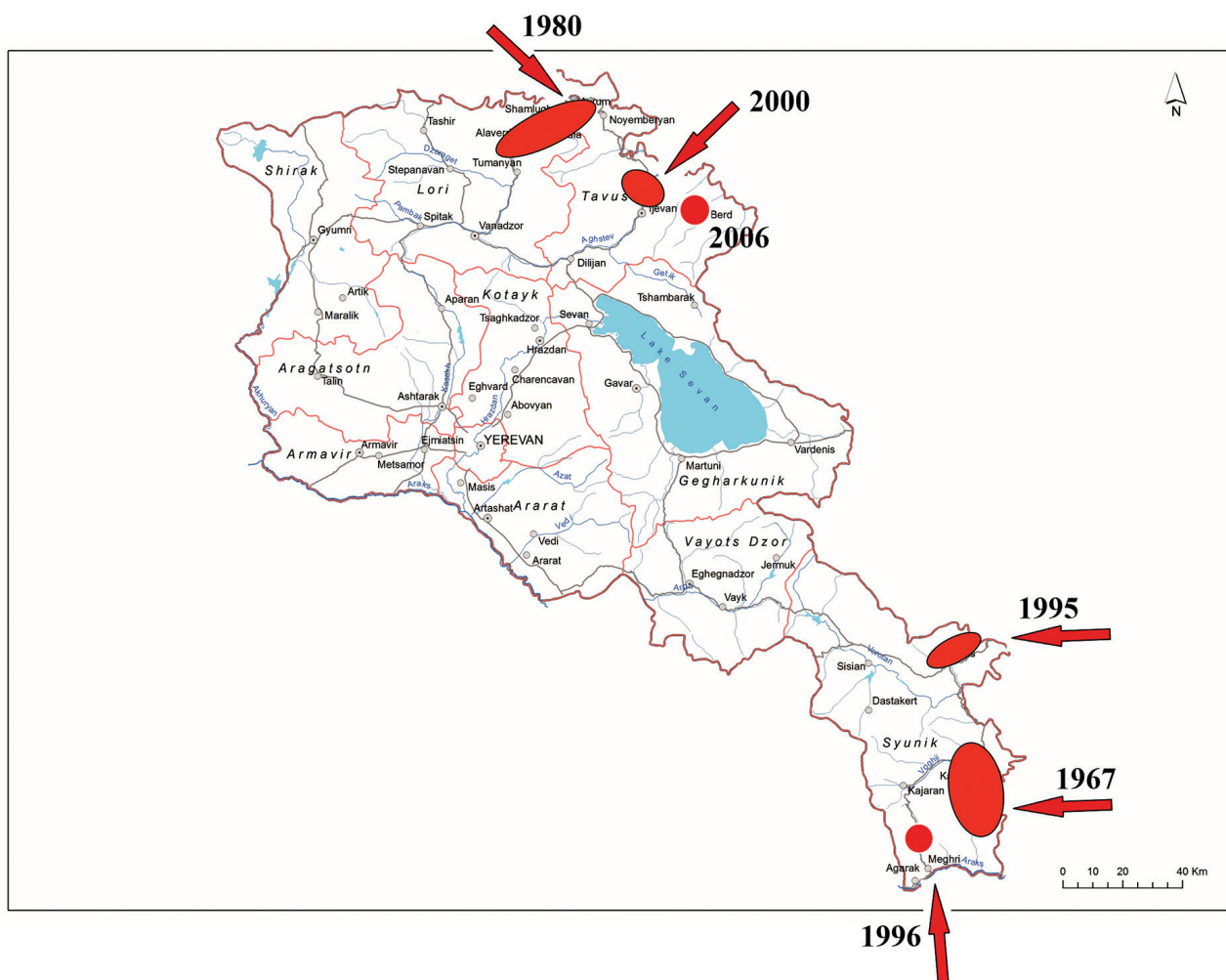


Рис. 4. Пути проникновения и современное распространение *Silybum marianum* в Армении.

Ереванском ботаническом саду в отделе цветоводства и до сих пор отдельные «убежавшие» экземпляры встречаются по всему саду. Кроме того, вид по-прежнему выращивается как декоративное растение в некоторых садах и парках и самосевом распространяется за их пределы. Нами вид оценивается как «потенциально инвазионный».

Заключение

Обобщая приведённые выше сведения по 14 наиболее опасным, по нашему мнению, видам чужеродных инвазионных растений в Армении, можно констатировать следующее. Из этих 14 видов 8 оказались на территории республики в результате преднамеренной интродукции, в основном, как декоративные растения. При этом 5 из них – это древесные растения, интродуцированные с целью озеленения населённых пунктов и для создания лесозащитных полос вдоль автомобильных и железных дорог. Четыре вида оказались в Армении в результате их саморасселения, а 2 – в результате непреднамеренной интродукции. Также надо отметить, что 8 из этих видов прекрасно размножаются и расселяются и семенами, и вегетативно, а 5 – только семенным путём (1 вид – *Hippophae rhamnoides* – распространяется почти исключительно вегетативно, создавая густые заросли в местах посадок, а семена разносятся птицами, занимая новые местообитания). В подавляющем большинстве случаев семена исследованных видов переносятся посредством автомобильного или железнодорожного транспорта, реже разносятся ветром. Наиболее интенсивное вегетативное размножение у таких видов, как *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia*, начинается после вырубki материнских деревьев, когда корневая поросль создаёт густые, практически непроходимые заросли. Таким образом, при планировании действий, направленных на предотвращение непреднамеренной интродукции и распространения инвазионных видов, следует предусмотреть мониторинг приграничных территорий и окрестностей основных транспортных магистралей с целью раннего обнаружения новых видов, которые в будущем

могут представлять опасность для природных экосистем, биоразнообразия и здоровья населения. Вторым очень важным действием должна стать экспертная оценка опасности от возможной инвазии всех видов, ввозимых в Армению с целью их выращивания в природных условиях. В этом отношении в республике сделаны первые шаги. Так, специалистами Института ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА была разработана методика оценки риска инвазии древесных растений [Fayvush et al., 2018], которая по просьбе Министерства окружающей среды Армении была применена для оценки угрозы природным экосистемам при выращивании очень перспективного вида *Paulownia tomentosa*. Было показано, что, несмотря на относительно высокие показатели потенциальной инвазионности, при правильной организации плантаций и методике выращивания данный вид не будет представлять серьёзной угрозы биоразнообразию и природным экосистемам Армении. Однако все эти действия должны иметь юридическую основу: необходимо или принятие новых законов, или дополнение уже существующих, где будут законодательно обоснованы действия как по предотвращению инвазий, так и по борьбе с инвазионными видами, вплоть до уничтожения их популяций.

Финансирование работы

Исследование выполнено при финансовой поддержке Комитета по науке РА в рамках научного проекта № 21AG-1F004.

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

Алексанян А.С., Ованнисян Р.И. Распространение инвазивных видов *Ambrosia artemisiifolia* и *Silybum marianum* (Asteraceae) на территории Армении // Ботаническая наука в современном мире. Ереван: Институт ботаники НАН РА, 2015. С. 177–182.

- Аревшатян И.Г. Род *Cirsium* Mill. // *Флора Армении*. Czech Republic: Koeltz Scientific Books, 1995. P. 286–305.
- Габриэлян Э.Ц., Таманян К.Г. Новый род и редкие виды из флоры Армении // *Биолог. журнал Армении*. 1985. Т. 38. № 2. С. 164–166.
- Габриэлян Э.Ц., Тимухин И.Н., Туниев Б.С., Агабабян М.В. Новый инвазивный род *Grindelia* (Asteraceae) из Армении и новые местонахождения из Северо-Западного и Западного Закавказья // *Тахтаджяния*. 2016. Т. 3. С. 130–132.
- Литвинская С.А., Абдыева Р.Т. Злаковая фракция инвазионной флоры Кавказа // *Юг России: экология, развитие*. 2021. Т. 16. № 4. С. 56–70.
- Ованнисян Р.И. Распространение двух инвазивных видов в Армении и степень угрозы экосистемам экологической сети «Эмеральд» // *Тахтаджяния*. 2018. Т. 4. С. 77–80.
- Таманян К.Г., Файвуш Г.М. К проблеме флористических районов Армении // *Флора, растительность и растительные ресурсы Армении*. Ереван, 2009. Т. 17. С. 73–78.
- Тахтаджян А.Л. Карта районов флоры Армянской ССР // *Флора Армении*. Ереван: Академия наук Армянской ССР, 1954. Т. 1. С. 3.
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. О распространении некоторых инвазивных и экспансивных видов растений в Армении и на Кавказе // *Тахтаджяния*. 2011. Т. 1. С. 181–185.
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. *Инвазивные и экспансивные виды растений*. Ереван: Институт ботаники НАН РА, 2014.
- Файвуш Г.М., Алексанян А.С., Ованнисян Р.И. Некоторые новые данные о распространении инвазивных видов растений Армении // *Ботанический вестник Северного Кавказа*. 2015. Т. 2. С. 62–73.
- Abdieva R.T. List of invasive flora of Azerbaijan. Baku, 2018.
- Aleksanyan A., Fayvush G. Using of GIS for the forecasting of distribution of invasive plants species in Armenia // GIS and remote sensing. Proceedings of 3rd Int. Conf. Tsahkadzor (Armenia), November 17–19, 2014. Yerevan, 2014. P. 67–74.
- Aleksanyan A., Fayvush G. Invasive alien plants species in Armenia: Main threats for Natural Ecosystems // Abstracts of European Workshop on Control and Eradication of Invasive Alien Plant Species. Budapest, Hungary, 2016. P. 22–23.
- Atasoy V., Corbaci O.L. The invasive alien plants of Turkey: A checklist and environmental hazards // *J. Appl. Environ. Biol. Sci.* 2018. Vol. 8(5). P. 1–8.
- Bellard C., Cassey P., Blackburn T.M. Alien species as a driver of recent extinctions // *Biology Letters*. 2015. Vol. 12. No. 2. 0623. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0623
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/2862>). Проверено 29.04.2022а.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/10314>). Проверено 29.04.2022б.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/13628>). Проверено 29.04.2022в.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/14280>). Проверено 29.04.2022г.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/15251>). Проверено 29.04.2022д.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/114634>). Проверено 29.04.2022е.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/26716>). Проверено 29.04.2022ж.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/13357>). Проверено 29.04.2022з.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/47698>). Проверено 29.04.2022и.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/50304>). Проверено 29.04.2022к.
- CABI. Invasive Species Compendium // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/50599>). Проверено 29.04.2022л.
- Cacabelos E., Martins G.M., Faria J., Prestes A.C.L., Costa T., Moreu I., and Neto A.I. Limited effects of marine protected areas on the distribution of invasive species, despite positive effects on diversity in shallow-water marine communities // *Biological Invasions*. 2020. Vol. 22. No. 3. P. 1169–1179. DOI: 10.1007/s10530-019-02171-x
- Dehshiri M.M. Invasive alien species of Iran // In: *Invasive Alien Species: Observations and issues from around the World* / Eds. Pullaiah T., Lelmini M.R. 2021. Vol. 2. P. 103–125.
- Essl F., Bacher S., Blackburn T.M., Booy O., Brundu G., Brunel S., Cardoso A.-C., Eschen R., Gallardo B., Galil B., Garcia-Berthou E., Genovesi P., Groom Q., Harrower C., Hulme P.E., Katsanevakis S., Kenis M., Kühn I., Kumschick S., ... and Jeschke J.M. Crossing Frontiers in Tackling Pathways of Biological Invasions // *BioScience*. 2015. Vol. 65. No. 8. P. 769–782. DOI:10.1093/biosci/biv082
- Fayvush G. Invasive plant species spreading strategy main types in Armenia // *Plant evolution in man-made habitats, Proceedings of the 7th International IOPB Symposium, Amsterdam, The Netherlands, August 10–15, 1998* / Eds. van Raamsdonk L.W.D. and den Nijs J.C.M. Amsterdam: University of Amsterdam, 1999. P. 74.
- Fayvush G. Investigation of invasive plant species in Armenia // *Neobiota: towards a synthesis. Abstracts of 5th European conference on biological invasions. Prague (Czech Republic), 23–26 September 2008. Prague, 2008. P. 72.*
- Fayvush G., Aleksanyan A., Hovhannisyan H. Aggressive plants. The most important invasive and expanding plants of Armenia. Yerevan: Institute of Botany NAS RA, 2020.
- Fayvush G., Vardanyan Zh., Aleksanyan A. Invasiveness risk assessment of woody plants of Armenia // *Thaiszia – J. Bot.* 2018. Vol. 28. No. 2. P. 81–91.
- Hulme P.E. Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization // *Journal of Applied Ecology*. 2009. Vol. 46. No. 1. P. 10–18. DOI: 10.1111/j.1365-2664.01600.x
- IPBES. The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia (Report, p. 892). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. 2018. DOI: 10.5281/ZENODO.3237429

- Jinjolia L., Shakarishvili N. *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal – a new alien genus and species for flora of Georgia // Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences. 2014. Vol. 8. No. 3. P. 64–68.
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Mueller-Schaerer H. The alien flora of Georgia. Tbilisi, 2009.
- Liu X., Blackburn T.M., Song T., Wang X., Huang C., Li Y. Animal invaders threaten protected areas worldwide // Nature Communications. 2020. Vol. 11. No. 1. 2892. DOI:10.1038/s41467-020-16719-2
- Liu X., McGarrity M.E., Li Y. The influence of traditional Buddhist wildlife release on biological invasions: Religious release promotes species invasions // Conservation Letters. 2012. Vol. 5. No. 2. P. 107–114. DOI:10.1111/j.1755-263X.2011.00215.x
- Pipek P., Blackburn T.M., Delean S., Cassey P., Şekercioğlu Ç.H., Pyšek P. Lasting the distance: The survival of alien birds shipped to New Zealand in the 19th century // Ecology and Evolution. 2020. Vol. 10. No. 9. P. 3944–3953. DOI:10.1002/ece3.6143
- Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T.M., Carlton J.T., Dawson W., Essl F., Foxcroft L.C., Genovesi P., Jeschke J.M., Kühn I., Liebhold A.M., Mandrak N.E., Meyerson L.A., Pauchard A., Pergl J., Roy H.E., Seebens H., ... and Richardson D.M. Scientists' warning on invasive alien species // Biological Reviews. 2020. Vol. 95. No. 6. P. 1511–1534. DOI: 10.1111/brv.12627
- Saul W.-C., Roy H.E., Booy O., Carnevali L., Chen H.-J., Genovesi P., Harrower C.A., Hulme P.E., Pagad S., Pergl J., Jeschke J.M. Assessing patterns in introduction pathways of alien species by linking major invasion data bases // Journal of Applied Ecology. 2017. Vol. 54. No. 2. P. 657–669. DOI: 10.1111/1365-2664.12819
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., Winter M., Ariannoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brundu G., Capinha C., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Fuentes N., Jäger H., ... and Essl F. No saturation in the accumulation of alien species worldwide // Nature Communications. 2017. Vol. 8. No. 1. 14435. DOI:10.1038/ncomms14435
- Tamanyan K.G., Fayvush G.M., Nanagyulyan S.G., Danielyan T. S. (Eds.) The Red Data Book of plants of Armenia. Yerevan: Ministry of Nature protection of RA, 2010.
- Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J., Richardson D.M. Something in the way you move: Dispersal pathways affect invasion success // Trends in Ecology & Evolution. 2009. Vol. 24. No. 3. P. 136–144. DOI:10.1016/j.tree.2008.10.007

INVASION VECTORS AND DISTRIBUTION OF SOME INVASIVE PLANT SPECIES IN ARMENIA

©2022 Fayvush G.M.*, Aleksanyan A.S. **, Hovhannisyan H.I.***

A. Takhtadjan Institute of Botany of the NAS of RA, Yerevan, 0063, Armenia
e-mail: *gfayvush@yahoo.com, **alla.alexanyan@gmail.com, ***ripi1991@mail.ru

The article summarizes information on the penetration and spread of 14 most dangerous or potentially dangerous invasive alien species throughout the territory of Armenia, which threat biodiversity, natural ecosystems and, to some extent, public health. It is shown that eight of the fourteen species were intentionally introduced into Armenia as ornamental plants or for use in landscaping settlements and shelterbelts along the roads and railways. Five of these species are woody plants. Four species appeared on the territory of the republic as a result of their self-dispersal and two species penetrated by accidental introduction. It is noted that the degree of threat to biodiversity and natural ecosystems is shown as “high” for seven species, as “very high” for four species, and three species are listed as “potentially invasive”. However, one species (*Ambrosia artemisiifolia*) is listed as a “very high” threat to public health. The article indicates the absolute need for an examination of the threat of invasion when planning the introduction of plants for the purpose of growing them in open ground, first of all, when creating plantations and using them in landscaping settlements and when creating or restoring damaged forest ecosystems and protective forest belts.

Keywords: Armenia, invasive and potentially invasive plants, threats to biodiversity and natural ecosystems, biogeography.

ПОПУЛЯЦИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 И ЕГО ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЗООПЛАНКТОН В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ В ИЮЛЕ – АВГУСТЕ 2017 г.

© 2022 Финенко Г.А.*, Дацык Н.А.***, Загородняя Ю.А.***, Аннинский Б.Е.****

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

e-mail: *gfinenko@gmail.com, **dacikn@yandex.ru, ***artam-ant@ya.ru, ****anninsky_b@mail.ru

Поступила в редакцию 31.05.2021. После доработки 15.02.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Исследовано состояние популяции гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz, 1865), концентрация и состав мезозoopланктона, а также трофические отношения и хищнический пресс *M. leidy* на популяции жертв в западном и восточном секторах глубоководной части Чёрного моря в июле – августе 2017 г. Биомасса гребневика на пике его сезонного развития в этих районах находилась в среднем в пределах 92–258 г м⁻². В пищевом спектре *M. leidy* преобладали веслоногие рачки *Acartia* spp. и *Calanus euxinus* (Hulsemann 1984). Обнаружены региональные различия в количественном развитии гребневиков и зоопланктона, интенсивности потребления пищи и выедания жертв. В западной открытой части моря высокая скорость потребления пищи (удельный суточный рацион 45.50±8.31% С тела) и интенсивное выедание рачков *M. leidy* (до ~50% биомассы *Acartia* spp. в сутки) должно сопровождаться снижением биомассы мезопланктона. Напротив, на востоке при суточном выедании гребневиком около 6% биомассы *Acartia* spp. хищничество *M. leidy* не оказывало существенного влияния на планктонное сообщество.

Ключевые слова: гребневик *Mnemiopsis leidy*, пищевой спектр, суточный рацион, интенсивность выедания, зоопланктон.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-107-123

Введение

Проникновение чужеродных видов в морские экосистемы нередко приводит к изменениям в структуре, разнообразии и функционировании нативных сообществ вследствие прямых, либо каскадных воздействий на них со стороны вселенцев. Экосистемы замкнутых водоёмов, особенно подверженные эвтрофированию и антропогенному влиянию, наиболее уязвимы к инвазиям [Daskalov et al., 2007]. Вселение в Чёрное море чужеродного гребневика *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz, 1865) в начале 1980-х гг. и последовавшие за этим беспрецедентные изменения в структуре и функционировании пелагического сообщества вызвали коллапс всей черноморской экосистемы [Kideys, 2002]. Уже в первые годы после вселения (1988–1990) этот вид-планктофаг, при отсутствии хищников и паразитов, дал огромную вспышку численности [Vinogradov et al. 1989; Шушкина и др.,

1990; Шушкина, Мусаева, 1990; Виноградов и др., 1993; Bogdanova, Konsulov, 1993; Kideys, 2002], приведшую к сокращению запасов рыб – хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) и ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), тем самым нанёс огромный экономический ущерб рыбной промышленности причерноморских стран. При интенсивном выедании гребневиком преимущественно тепловодных видов зоопланктона произошло изменение видовой и трофической структуры планктонного сообщества [Шушкина и др., 1990]. Из планктона исчезла массовая циклопоидная копепода *Oithona nana* (Giesbrecht, 1893). Резко сократились численность и биомасса мезозoopланктона – основного кормового объекта гребневика, уменьшилась численность и биомасса таких видов, как *Centropages ponticus* (Karavaev, 1895) и *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), а также щетинкочелюстных *Parasagitta*

setosa (J. Müller, 1847) [Загородняя, Скрыбин, 1995; Gubanova et al., 2001]. В составе и численности прочих компонентов также произошли заметные изменения, вызванные либо непосредственно хищничеством *M. leidy*, либо каскадными эффектами в пищевой цепи [Shiganova et al., 2004; Dinasquet et al., 2012; Shiganova et al., 2019b].

Непреднамеренная интродукция в конце 1990-х гг. другого вида – гребневика *Beroe ovata* (Mayer, 1912), питающегося гребневыми – *планктофагами*, кардинально изменила ситуацию, значительно сократив продолжительность массового развития *M. leidy* и снизив его хищнический пресс на планктонное сообщество [Виноградов и др., 2002; Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2004]. Следствием этого стало увеличение биомассы и восстановление видовой структуры зоопланктона [Губарева и др., 2004]. Вновь появились в значительном количестве наиболее пострадавшие виды копепод *P. parvus*, *C. ponticus* [Finenko et al., 2003]. Высокая эффективность хищничества *B. ovata* наряду с другими факторами привела к улучшению состояния пелагической экосистемы Чёрного моря и изменила факторы, определяющие состояние экосистемы [Kideys, 2002; Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2004; Vereshchaka et al., 2019].

Наряду с модельными и теоретическими исследованиями гребневиков-вселенцев (*M. leidy* и *B. ovata*), их взаимодействия и прогноза на будущее развитие сценария при потеплении климата [Shiganova et al., 2014; 2018; 2019a] продолжают мониторинговые исследования в различных районах Чёрного моря. Данные последних лет по многим аспектам существования и популяционной динамики *M. leidy* в Чёрном море были преимущественно получены в исследованиях на шельфе [Аболмасова и др., 2012; Arashkevich et al., 2015; Finenko et al., 2018a, 2018b], тогда как глубоководная часть моря с принципиально иным планктонным комплексом оставалась в этом отношении слабо изученной. Немногочисленные наблюдения в основном были приурочены к весеннему, либо осеннему сезонам (март, октябрь 2005–2007 гг., октябрь – ноябрь 2010 г.) [Аннинский, Тимофеев,

2009; Mutlu, 2009; Anninsky et al., 2013] и не охватывали летний сезонный пик массового развития популяции *M. leidy* (июль – август). В большинстве этих работ основное внимание уделялось пространственному распределению, а также сезонной и межгодовой динамике численности и биомассы желтелых. Оценка же функционирования пелагической экосистемы невозможна без учёта динамики процессов, понимания закономерностей трансформации вещества и передачи энергии по трофическим цепям.

Настоящие исследования были предприняты с целью: 1) изучения состояния популяции гребневика *M. leidy* на пике его сезонного обилия в глубоководной части Чёрного моря в 2017 г.; 2) оценки состояния сообщества мезозoopланктона в этих районах; 3) анализа характера трофических отношений и потенциального хищнического пресса гребневика на летний мезозoopланктонный комплекс открытой эпипелагиали моря.

Материал и методика

Исследования количественного распределения и особенностей питания *M. leidy* проводили в 96-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в период с 26 июля по 9 августа 2017 г. В глубоководной части моря планктонные станции находились в двух основных секторах: 1) западном, топографически совпадающем с зоной Севастопольского антициклона (станции 2–5, 14, 15) и 2) восточном, соответствующим северо-западной периферии Восточного циклонического круговорота (станции 8–12) (рис. 1). На всех станциях были проведены работы по определению численности, биомассы, размерной структуры популяции и трофических характеристик гребневиков. Материал собирали сетью ДЖОМ (входной диаметр 80 см, ячейка 300 мкм) вертикальными ловами от нижней границы кислородной зоны, изменявшейся по станциям в пределах 120–150 м, до поверхности моря. На каждой станции с помощью зонда CTD SBE plus (Sea-Bird) измеряли температуру, солёность и относительную плотность морской воды (δ_t).

Орально-аборальную длину гребневиков измеряли с точностью до 1 мм в момент мак-

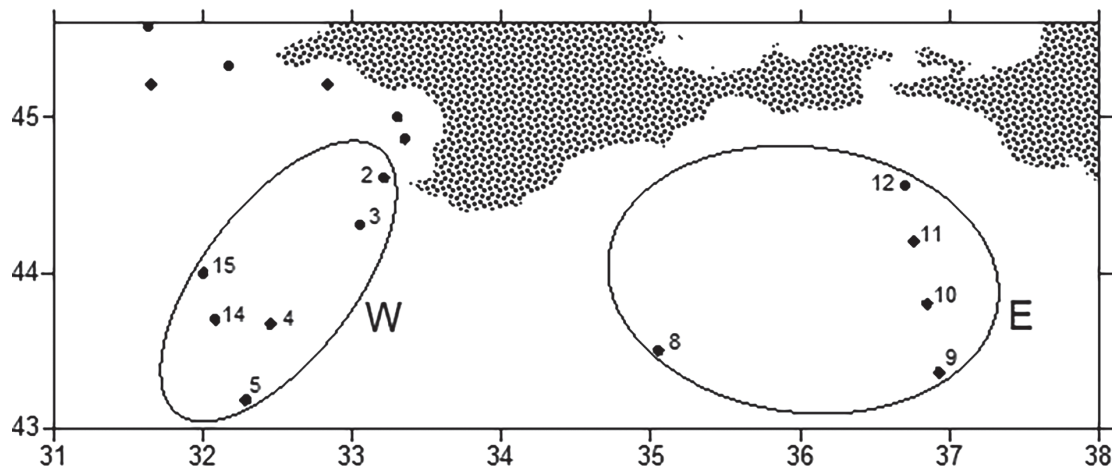


Рис. 1. Районы и станции макро- и мезопланктонных исследований в западном и восточном секторах глубоководной зоны Чёрного моря в июле – августе 2017 г.

симального расслабления особей на градуированной стеклянной пластине. Массу тела (W , мг) находили, используя ранее установленные линейно-весовые соотношения (L , мм) [Finenko et al., 2003].

$$M. leidyi: \quad W = 1.07 \times L^{2.76} \quad 2 < L < 10,$$

$$M. leidyi: \quad W = 1.31 \times L^{2.49} \quad 11 < L < 70.$$

Для исследования состава и скорости потребления пищи под микроскопом МБС-1 в камере Богорова сразу после вылова просчитывали количество всех жертв в гастральной полости гребневиков. На самой удалённой от Крымского побережья станции (ст. 5) была изучена с шестичасовым интервалом суточная динамика питания *M. leidyi*.

Состав пищи, по возможности, определяли до вида и стадии развития. Суточный рацион (R , мг С экз.⁻¹сут⁻¹) *M. leidyi* рассчитывали по формуле:

$$R = Bz \times DT^{-1} \times 24,$$

где Bz – биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника, выраженная в углероде (мг С), DT – время переваривания зоопланктона (ч) с учётом температуры обитания. При переходе от сырой массы к единицам углерода содержание углерода в зоопланктоне принимали равным 8% сырой массы [Arashkevich et al., 2014], содержание углерода в теле *M. leidyi* – 4% сухой массы [Finenko и др., 2010] при её содержании в сыром веществе 2.2% [Finenko, Романова, 2000]. Время переваривания мелких ракообразных (*Acartia* spp.,

P. parvus) личинками и ранними стадиями гребневиков при 25 °С составляло 0.8 и 0.7 ч, соответственно [Финенко и др., 2008; 2010]. Крупного рачка *S. euxinus* личинки переваривали в 2 раза медленнее [Цихон-Луканина и др., 1995]. Исследовано питание 180 экземпляров размером от 3 до 45 мм; в зоне Севастопольского антициклона – 116, в восточном секторе моря – 64.

Минимальные пищевые потребности *M. leidyi* при температуре обитания рассчитывали по формуле:

$$Q = 0.134 \times DW^{0.91},$$

где Q – мл экз.⁻¹ ч⁻¹, DW – сухой вес, г [Аболмасова, 2001]. При расчёте количества ассимилированной животными пищи усвояемость корма принимали равной 80% [Финенко, Романова, 2000].

Пресс популяции *M. leidyi* на популяции мезозoopланктона определяли как

$$G = R \times N / B \times 100,$$

где G – выедание биомассы зоопланктона популяцией *M. leidyi*, % сут⁻¹, R – суточный рацион, мг С экз.⁻¹ сут⁻¹, N – численность гребневика, экз. м⁻³, B – биомасса зоопланктона, мг С м⁻³.

На тех же станциях были отобраны количественные пробы зоопланктона. Его отлавливали малой сетью Джеди (диаметр входного отверстия – 38 см, размер ячеек 140 мкм) послойно: от верхней границы кислородного слоя (ВКС) до термоклина (обычно до глубины 10–15 м на отдельных станциях), в

слое термоклина (10–30 м), и от нижней границы термоклина до нижней границы кислородной зоны. Пробы фиксировали 4%-м раствором нейтрализованного боратами формалина, и по стандартной методике определяли численность, таксономический состав и размерно-возрастную структуру популяций зоопланктона. Численность и биомассу организмов рассчитывали послойно и во всём обловленном слое. Для перехода от размерных характеристик особей к единицам биомассы использовали размерно-весовые соотношения для черноморских видов [Aleksandrov et al., 2014].

Статистическая обработка данных проводилась с использованием стандартного программного обеспечения Microsoft Excel 98, Grapher 3 и Surfer 8 для Windows. Приведены средние величины \pm ошибка средней (SE).

Результаты

Гидрология районов. Температура поверхностного слоя на станциях западного сектора моря изменялась от 23.2 до 24.6 °C (средняя – 24.2 \pm 1.4 °C), восточного – в пределах 24.4–26.2 °C (средняя – 25.8 \pm 0.3 °C), средняя солёность – 17.9 \pm 0.6 и 18.2 \pm 0.3‰, соответственно. Толщина верхнего перемешиваемого слоя (ВКС) в западной части моря составляла 18.3 \pm 2.2 м, в восточной – 15 \pm 3.2 м. Вертикальный профиль температуры различался по районам с более выраженным

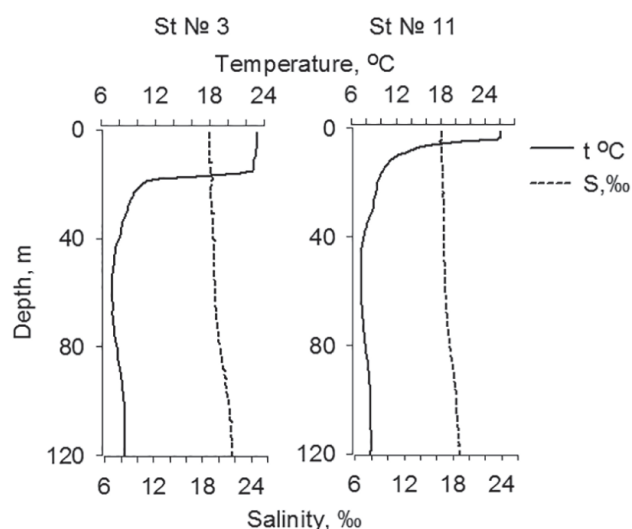


Рис. 2. Типичные вертикальные профили температуры и солёности в западном (ст. 3) и восточном (ст. 11) секторах Чёрного моря в июле – августе 2017 г.

термоклинном в западном секторе (рис. 2). Профили солёности в обоих районах были идентичны.

Численность, биомасса и пространственное распределение гребневиков и зоопланктона в глубоководных районах Чёрного моря. В июле – августе 2017 г. гребневик *M. leidyi* встречался в открытых районах моря повсеместно. Популяция была особенно многочисленной на западе с максимальными величинами в центральной части и южной периферии Севастопольского антициклонического вихря (ст. 4 и 5 с глубинами около 2000 м). Численность гребневика здесь составляла 104–592 экз. м², биомасса – 149–414 г м². В восточной части моря численность и биомасса *M. leidyi* были в среднем втрое ниже, чем на западе (табл. 1, рис. 3). При отсутствии строгого соответствия между пространственным распределением *M. leidyi* и особенностями макромасштабной циркуляции в глубоководной части моря, безусловно, прослеживается связь количественного развития популяции гребневика с прогреваемым поверхностным биотопом.

Популяция в обоих районах на 80% состояла из личинок и переходных стадий размером от <5 до 15 мм, численность лопастных неполовозрелых и взрослых половозрелых

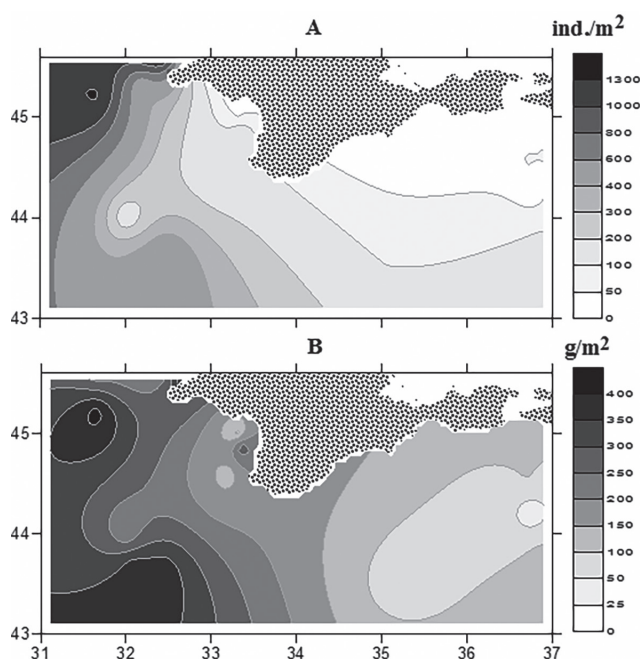


Рис. 3. Карта распределения гребневика *M. leidyi* (А – численность, Б – биомасса) в глубоководной части Чёрного моря в июле – августе 2017 г.

Таблица 1. Характеристика популяции гребневика *M. leidy* в глубоководных районах Чёрного моря

Показатель	Западный сектор исследований	Восточный сектор исследований
Численность, экз. м ⁻²	335.6 ± 71.3	115.4 ± 28.3
Биомасса, г м ⁻²	262.7 ± 43.2	105.0 ± 29.0
Средний сырой вес, г	1.05 ± 0.19	1.04 ± 0.22
Средний сухой вес, г	0.023 ± 0.004	0.023 ± 0.005
Содержание углерода, мг С	0.927 ± 0.169	0.915 ± 0.195

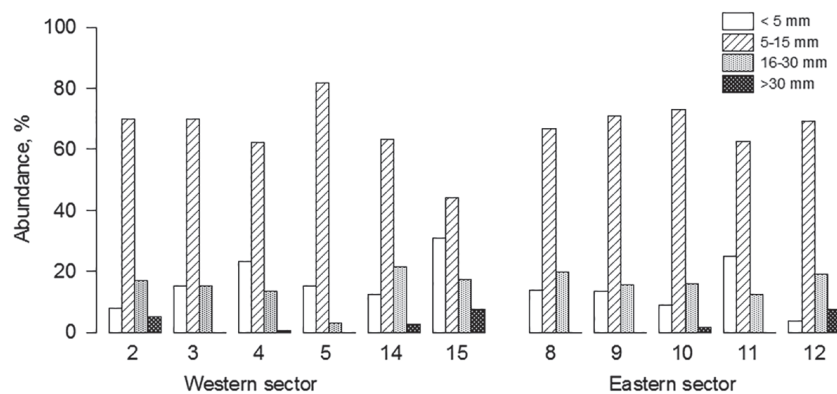


Рис. 4. Размерная структура популяции *M. leidy* в западном и восточном секторах глубоководной части Чёрного моря в июле – августе 2017 г. Цифры на оси абсцисс – номера станций.

особей была низкой (рис. 4). Сходство размерной структуры популяции привело к практически равным средним массам гребневиков в обоих районах (см. табл. 1).

В восточном секторе на двух станциях (11 и 12) присутствовали гребневика *Beroe ovata* с численностью 4 и 2 экз м⁻² и биомассой 82.98 и 2.14 г м⁻², соответственно.

Зоопланктон. Численность кормового зоопланктона (без ночесветки и гребневиков) во всем кислородном слое на станциях западного и восточного глубоководных секторов варьировала в пределах 401–1866 (средняя –1132±458) и 524–1220 (средняя 851±271) экз. м⁻³, соответственно. Биомасса, выраженная в единицах сырого веса, в западном секторе изменялась от 63.5 до 233.2 (средняя 119.9±54.4), в восточном – от 33.1 до 135.3 (средняя 75.8±36.6) мг м⁻³. Средняя численность и биомасса зоопланктона в западном секторе была выше, чем в восточном. Преобладающей группой в составе зоопланктона верхнего квазиоднородного (ВКС) и всего кислородного слоя в обоих районах были Copepoda (табл. 2 и 3). Из Cladocera обнаружены *Penilia avirostris* (Dana, 1849) и *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859). Из других групп кормового зоопланктона встречались

аппендикулярия *Oikopleura (Voxillaria) dioica* (Foll, 1872), щетинкочелюстные *Parasagitta setosa*, личинки двустворчатых (Bivalvia) и брюхоногих моллюсков (Gastropoda), полихеты (Polychaeta). Остальные таксоны – Decapoda, Cirripedia, Bryozoa, Harpacticoida – были представлены единично.

Численность Copepoda в ВКС восточного сектора была в 4.7 раза выше, чем в ВКС западного сектора, за счёт *Acartia* spp. и тепловодных видов (табл. 2). При этом видовая структура была сходной: в обоих доминировали представители рода *Acartia*, составлявшие 63 и 58% всех Copepoda, в основном это *Acartia clausi* (Giesbrecht, 1889) с присутствием (в меньших количествах) *A. tonsa* (Dana, 1849) на 11 и 12 станциях восточного сектора с численностью 2 и 31 экз. м⁻³, соответственно. Субдоминантным видом в ВКС обоих секторов была *Oithona davisae* (Ferrari F. D., Orsi, 1984), составлявшая 13.9 и 15.7% численности Copepoda, соответственно, на западе и востоке исследованной акватории. Другие виды Copepoda – *C. euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) и *Oithona similis* (Claus, 1866), которые летом находятся глубже, составляли в ВКС западного сектора около 1% и немногим более в ВКС восточного.

Таблица 2. Средняя численность (экз. м⁻³) и структура таксоцена Copepoda (%) в ВКС и во всём кислородном слое глубоководной части моря

Таксоны	Западный сектор				Восточный сектор			
	ВКС (n = 6)		Кислородный слой (n = 6)		ВКС (n = 5)		Кислородный слой (n = 4)	
	экз. м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%
<i>Acartia</i> spp.	472.8	63.1	157.8	23.79	2030.7	58.2	173.3	24.1
<i>Calanus euxinus</i>	8.4	1.1	101.8	15.35	35.0	1.0	136.4	19.0
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	6.1	0.8	174.9	26.37	72.4	2.1	148.4	20.6
<i>Paracalanus parvus</i>	8.2	1.1	8.8	1.33	23.9	0.7	6.8	0.9
<i>Centropages ponticus</i>	33.2	4.4	6.6	1.00	400.3	11.5	48.5	6.7
<i>Oithona davisae</i>	103.9	13.9	21.2	3.20	546.7	15.7	58.2	8.1
<i>Oithona similis</i>	3.6	0.6	174.3	26.28	175.7	5.0	116.9	16.2
Copepoda*	112.6	15.0	17.8	2.68	207.1	5.9	31.1	4.3
Сумма Copepoda	748.8	100	663.3	100	3491.8	100	719.6	100

Примечание: * – неидентифицированные науплиусы Copepoda, n – количество станций при исследовании зоопланктона.

Необычно низкой в ВКС оказалась численность *P. parvus* – обычного обитателя поверхностных слоёв, который в обоих секторах составлял около 1% численности Copepoda.

Суммарные величины численности рачков во всём кислородном слое обоих секторов мало различались, в отличие от ВКС (табл. 2). Copepoda составляли 87 и 92% численности зоопланктона в западном и восточном секторах, соответственно. В западном секторе доминировали холодноводные *P. elongatus* и *O. similis*, здесь на долю каждого приходилось 26% численности копепод. *A. clausi* была субдоминантом. В восточном секторе, наоборот, доминировали *Acartia* spp., а субдоминантами были *P. elongatus* и *C. euxinus*. Тепловодные виды (*C. ponticus* и *O. davisae*) в сумме составляли 15% численности Copepoda в восточном секторе и 4.2% в западном, что может быть связано с особенностями температурного режима. Температура поверхностной воды в восточном секторе была на 1.6 °C выше, чем в западном.

Acartia spp. доминировали по биомассе в ВКС обоих секторов (табл. 3). Их доля в западном секторе (77.1%), была существенно выше, чем в восточном (57.4%). В отличие от ВКС, во всём кислородном слое обоих секторов по биомассе доминировал холодноводный крупный рачок *C. euxinus*. Доля мелкой циклопиды *O. davisae* была низкой,

в ВКС она составляла от 4 до 5% биомассы Copepoda, во всём кислородном слое – менее 1%. Биомасса Copepoda была значительно выше в ВКС восточного сектора, во всём кислородном слое – в западном. Доля Copepoda во всём кислородном слое обоих секторов была равнозначной, они составляли 43 и 45% биомассы кормового зоопланктона.

Средняя численность кормового зоопланктона во всём кислородном слое западного (115.2±97.2 тыс. экз. м⁻²) и восточного (111.9±50 тыс. экз. м⁻²) секторов была приблизительно одинакова. Средняя биомасса кормовых организмов в западном секторе – 18.2±10.1 г м⁻² (Copepoda – 7.9±4.5 г м⁻²), примерно вдвое превышала их биомассу в восточном секторе – 10.0±6.3 г м⁻² (Copepoda – 5.1±4.6 г м⁻²).

Пищевой спектр, особенности питания и выедание зоопланктона *M. leidy*. Пищевой спектр гребневика в исследуемый период в изученных районах был крайне ограничен и на 98% был представлен различными возрастными стадиями *Acartia* spp. и *C. euxinus*. Редко встречались *P. elongatus*, *P. parvus* и *C. ponticus*, доля которых в общей численности мезопланктона в обоих районах была незначительной. Именно этим объясняется почти полное отсутствие их в содержимом гастральной полости (ГП) гребневиков. На ряде станций западного глубоководного сектора (2, 15)

Таблица 3. Средняя биомасса ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и структура таксоцены Copepoda (%) в ВКС и во всём кислородном слое глубоководной части моря

Таксоны	Западный сектор				Восточный сектор			
	ВКС (n = 6)		Кислородный слой (n = 6)		ВКС (n = 5)		Кислородный слой (n = 4)	
	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%
<i>Acartia</i> spp.	6.95	77.1	2.55	5.1	21.71	57.4	1.33	3.5
<i>Calanus euxinus</i>	1.01	11.2	43.05	87.0	9.64	25.5	32.01	84.9
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	0.08	0.8	2.99	6.0	0.74	2.0	3.25	8.6
<i>Paracalanus parvus</i>	0.08	0.9	0.08	0.2	0.15	0.4	0.06	0.2
<i>Centropages ponticus</i>	0.41	4.5	0.09	0.2	2.99	7.9	0.38	1.00
<i>Oithona davisae</i>	0.35	3.9	0.07	0	1.77	4.7	0.19	0.5
<i>Oithona similis</i>	0.02	0.2	0.66	1.3	0.32	0.9	0.48	1.3
Copepoda*	0.12	1.4	0.02	0.2	0.22	0.6	0.03	0.1
Сумма Copepoda	9.02	100	49.51	100	37.54	100	37.72	100

Примечание: * – неидентифицированные науплиусы Copepoda, n – количество станций при исследовании зоопланктона.

в пищевом комке *M. leidy* наряду с Copepoda присутствовала *P. avirostris*. На ст. 5 отмечены яйца *O. similis* и других Copepoda (до 35 экз.), на периферии восточного сектора (ст. 12) – единичные клетки крупной диатомеи *Coscinodiscus granii*. В составе жертв чётко прослеживаются региональные различия: в восточной части моря основными компонентами содержимого ГП были *Acartia* spp. с небольшой долей *P. elongatus* и яиц Copepoda; на четырёх из пяти станций отсутствовал *C. euxinus*. В западном секторе он присутствовал в ГП гребневиков на трёх из 5 станций. В восточной части моря большая часть гребневиков (45±9.2%) не содержала пищи в ГП, в то время как на западе их доля была значительно ниже – 25.8±8.6% ($p < 0.01$) (табл. 4).

Количество жертв в гастральной полости питающихся гребневиков варьировало от 1 до 14 (яйца Copepoda до 35) на западе и от 1 до 12 экз. на востоке. Средние величины в обоих секторах мало различались, составляя 3.3 ± 0.3 и 2.9 ± 0.4 экз. в западной и восточной частях моря, соответственно. При этом, на востоке доля особей с 1–5 жертвами в гастральной полости была несколько выше (96% питающихся), чем на западе (85%), а доля гребневиков с более чем 5 экз. жертв была очень низкой (4 против 15%). Их суточные рационы на станциях западного сектора ($0.069\text{--}8.759$ мг С экз.⁻¹) в среднем (0.60 ± 0.11 мг С экз.⁻¹) были недостоверно выше ($p > 0.05$), чем на станциях восточного сектора ($0.043\text{--}2.160$ и 0.38 ± 0.08 мг С экз.⁻¹), соответственно (табл.

Таблица 4. Трофические показатели гребневика *M. leidy* в глубоководных районах Чёрного моря

Параметр	Западный сектор	Восточный сектор
Количество исследованных гребневиков	116	64
Оральнo-аборальная длина, мм	15.9 ± 0.8	17.7 ± 1.5
Содержание углерода, мг С экз. ⁻¹	3.02 ± 0.49	3.78 ± 1.04
Количество жертв в ГП	3.3 ± 0.3	2.9 ± 0.4
% голодающих особей	25.8 ± 8.6	45.0 ± 9.2
Абсолютный суточный рацион, мг С экз. ⁻¹	0.60 ± 0.11	0.38 ± 0.08
Удельный суточный рацион, % С тела	45.50 ± 8.31	14.16 ± 1.97
Пищевые потребности, мг С экз. ⁻¹ сут ⁻¹	0.183 ± 0.033	0.208 ± 0.055
Ассимилированная пища /пищевые потребности	6.30 ± 1.17	2.02 ± 0.25
Выедание <i>Acartia</i> spp., % биомассы сут ⁻¹	50.0	6.0

Таблица 5. Суточное выедание *Acartia* spp популяцией *M. leidy* в ВКС на отдельных станциях западного и восточного глубоководных секторов: B_M – биомасса *M. leidy*, B_A – биомасса *Acartia* spp., G – выедание, № – номер станции, n – число измерений

Западный сектор				Восточный сектор			
№/n	B_M mg C m ⁻³	B_A mg C m ⁻³	G % биомассы сут ⁻¹	№/n	B_M mg C m ⁻³	B_A mg C m ⁻³	G % биомассы сут ⁻¹
2/10	1.010	0.622	50.8 ± 21.5	8/7	0.622	0.523	45.1 ± 23.3
3/9	1.018	0.185	194.2 ± 63.6	9/13	0.909	4.861	4.4 ± 1.3
5/59	2.421	1.362	37.2 ± 4.6	10/9	0.789	0.592	13.2 ± 5.1
14/7	2.532	0.324	188.5 ± 68.9	11/1	0.101	2.074	0
15/7	1.193	0.348	17.2 ± 8.7	12/4	0.602	0.631	1.8 ± 1.6
2–15/92			71.6 ± 1.1	8–12/34			13.2 ± 5.1

4). Более низкая величина абсолютного суточного рациона *M. leidy* в восточном секторе, по-видимому, обусловлена отсутствием крупных рачков среди жертв. Средний удельный суточный рацион гребневика оказался также ниже в восточной части моря (14.2±1.9 против 45.5±8.3% С тела сут⁻¹).

Минимальные суточные пищевые потребности *M. leidy*, рассчитанные по скорости потребления O_2 при данных температурных условиях, составляли 4.3–7.1% С массы тела в зависимости от размера гребневиков. Степень обеспеченности пищей, показателем которой является отношение между количеством ассимилированной пищи (A , мг С экз.⁻¹ сут⁻¹) и дыхательными потребностями гребневиков (Q , мг С экз.⁻¹ сут⁻¹) изменялась по станциям в пределах 0.32–47.0 (в среднем – 6.30±1.17) в западном секторе и 0.03–5.68 (в среднем – 2.02±0.25) в восточном (табл. 4), то есть особи в большинстве случаев потребляли достаточное для обмена и роста количество пищи. Более обеспеченными были личинки и ранние переходные стадии гребневиков; животные размером более 20 мм (100 мг сухого веса, ~4 мг С) могли испытывать недостаток пищи ($R/C = 0.4–0.04$). В отдельных случаях, при потреблении крупных жертв (старших copepodитов и половозрелых *S. euxinus*) взрослые и поздние стадии гребневиков в исследуемых районах имели потенциал для роста: так, 45 мм *M. leidy* с 11 рачками *Acartia* spp. и *S. euxinus* в гастральной полости, питаясь круглосуточно с такой интенсивностью, мог обеспечить не только дыхательные потребности, но также интенсивный рост и размножение

($R/Q = 5.9$). Однако, доля таких гребневиков в популяции была незначительной.

Так как почти единственными объектами питания гребневиков в период исследования были *Acartia* spp. и *S. euxinus*, воздействие гребневиков на зоопланктонное сообщество в основном сводится к воздействию на популяции этих видов. Учитывая, что популяция *M. leidy*, как правило, обитает в верхнем перемешанном слое выше температурного скачка [Vinogradov et al., 1989; Шушкина, Мусаева, 1990; Bogdanova, Konsulov, 1993; Kideys, Romanova, 2001], мы рассчитали потенциальный пищевой пресс популяции гребневиков на эти виды в слое ВКС. В ВКС западного сектора выедание *Acartia* spp. сильно варьировало по станциям (табл. 5) и в среднем было очень высоким; ежесуточно популяция гребневика могла потенциально выедать более 70% (71.6±1.1%) биомассы рачков.

В ВКС восточных районов при высокой вариабельности выедания рачков на разных станциях, в среднем оно было невысоким – 13.2±5.1%, что, по-видимому, объясняется низкой биомассой гребневиков и втрое большей биомассой *Acartia* spp. в этой части моря. Если учесть, что активно питались лишь около 75% особей в западном и около 50% в восточном секторах, то оценки суточного выедания *Acartia* spp. снизятся до ~50% биомассы жертв на западе и ~6% – на востоке.

Расчёт скорости выедания гребневиком *S. euxinus* определялся временем отбора проб на станциях. По данным суточной станции, в течение дневного времени в ГП гребневика *S. euxinus* не было: она начинала возрастать по-

сле 20 ч, что связано с суточными миграциями рачков к поверхности. При расчёте суточных рационов и скорости выедания было принято, что гребневик потребляет *C. euxinus* в течение 12 вечерних и ночных часов, когда мигрирующие рачки проникают в нижние слои ВКС. Биомасса *C. euxinus* в ВКС составляла 1.01 и 9.64 мг м⁻³ в западном и восточном секторах, соответственно. На четырёх из пяти станций восточного сектора *M. leidy* не потреблял *C. euxinus* ни ранним утром, ни в вечерние часы, хотя здесь его биомасса в ВКС была значительно выше, чем на западе. Вероятно, это связано с сохраняющейся пространственной разобщённостью популяций в этом районе. И только на ст. 12 (время исследования 21:30) у всех просмотренных особей *M. leidy* в ГП находились разновозрастные копепоиды *C. euxinus*. Рассчитанная для этой станции суточная скорость выедания рачков популяцией *M. leidy* в среднем составляла 19.6±4.5% их биомассы, с поправкой на непитающихся гребневику (45%), гребневик в ВКС мог выедать до ~10% биомассы *C. euxinus*.

Обсуждение

Численность, биомасса и пространственное распределение *M. leidy*. В онтогенезе лобатные гребневики проходят три стадии развития: тентакулятная (0.5–5.0 мм), переходная (6.0–15.0 мм) и лобатная (>15 мм), различающихся своей морфологией и способом питания. Тентакулятная стадия имеет два нитевидных щупальца, с помощью которых захватывает жертвы. У гребневику на переходной стадии появляются лопасти, которые на третьей стадии остаются единственным средством захвата пищи. В июле – августе 2017 г. в западном и восточном глубоководных секторах основную часть популяции *M. leidy* (больше 70%) составляли особи на переходной стадии развития. Доля взрослых гребневику, обычно достигающих зрелости при длине 30 мм, была незначительной. Таким образом, судя по структуре, популяции в обоих районах обновились и состояли из особей нового поколения. Интенсивное размножение *M. leidy* в Чёрном море происходит при температуре воды 22 °С и выше, при этом

численность гребневику достигает сезонного максимума. Температура воды в ВКС (около 25 °С) в период наблюдений была близка к оптимальной [Finenko et al., 2014], значит, в обоих районах популяция находилась на пике своего развития.

Как указано выше, в открытых районах Чёрного моря в последние 10–15 лет наблюдения за состоянием популяций гребневику-вселенцев проводились преимущественно в весенний и осенний сезоны, когда животные только начинали появляться в планктоне, либо находились на стадии затухания развития популяции [Аннинский, Тимофте, 2009; Mutlu, 2009; Anninsky et al., 2013; Аннинский и др., 2019]. Известно, что наибольший эффект на планктонное сообщество и экосистему в целом гребневики оказывают в летние месяцы (июль – август). Приведённые в работе данные характеризуют состояние популяции именно в этот сезон. При этом, с одной стороны, численно и по биомассе она была развита на порядок слабее, чем в годы массовой экспансии гребневику [Vinogradov et al., 1989], с другой, – была более многочисленной, чем обычно весной или осенью в последние 10–15 лет [Аннинский, Тимофте, 2009; Mutlu, 2009; Anninsky et al., 2013; Аннинский и др., 2019]. Единственное известное исключение – высокая биомасса *M. leidy* (261±16.2 г·м⁻²) в южной части Чёрного моря в октябре 2006 г. [Mutlu, 2009], которая находилась примерно на том же уровне, что в западном глубоководном секторе летом 2017 г. (258.5±37.6 г м⁻²). Однако, численность особей осенью 2006 г. была достоверно ниже ($p < 0.001$) (7.0±0.73 экз. м⁻²), чем в западных (299.6±65.8 экз. м⁻²) и восточных (93.6±21.7 экз. м⁻²) районах в июле – августе 2017 г. Во всех других случаях величины численности и биомассы *M. leidy* были ниже, чем летом 2017 г. В октябре 2005 г. в глубоководной зоне западного сектора Чёрного моря биомасса гребневику достигала лишь 76±22 г м⁻², а численность – 26±5 экз. м⁻² [Аннинский, Тимофте, 2009]. В открытом море у Анатолийского побережья в июне и мае 2007 г. биомасса *M. leidy* составляла 52.1±10.8 и 27.4±4.73 г м⁻², соответственно, численность – всего 1.7±0.33 и 1.7±0.29 экз. м⁻² [Mutlu, 2009]. Низкие вели-

чины численности (12 ± 3 экз. m^{-2}) и биомассы (86 ± 13 г m^{-2}) *M. leidy* фиксировались в открытых районах к югу и юго-западу от Крымского полуострова в октябре 2010 г. [Anninsky et al., 2013]. А в сентябре – октябре 2016 г. биомасса *M. leidy* здесь оказалась вдвое ниже, чем в 2010 г. – 48 ± 11 г m^{-2} при численности 16 ± 2 экз. m^{-2} [Аннинский и др., 2019].

В 1996–1998 гг. средняя биомасса *M. leidy* в глубоководных районах южной части Чёрного моря в июле – сентябре была близка к $200\text{--}300$ г m^{-2} [Kideys, Romanova, 2001]. В сентябре 1999 г. при экспансии *V. ovata* по всему морю она снизилась до 12 г m^{-2} и была минимальной за всё время наблюдений [Kideys, Romanova, 2001]. Биомасса *M. leidy* в западном и восточном глубоководных секторах в период наших наблюдений была практически такой же, как во второй половине лета в открытых районах до вселения *V. ovata*. В конце июля – первой декаде августа 2017 г. *V. ovata* присутствовал в планктоне только на двух станциях восточного сектора (ст. 11 и 12), где численность гребневика составляла 4 и 2 экз. m^{-2} , а его биомасса – 82.9 и 2.1 г m^{-2} , соответственно. Таким образом, исследования 2017 г. совпадали по времени с пиком развития популяции *M. leidy* на станциях западного сектора и начальным периодом освоения глубоководных биотопов популяцией *V. ovata*

– в восточной части моря, то есть временем максимального эффекта *M. leidy* на функционирование зоопланктонного сообщества и формирование его видовой и размерной структуры.

Зоопланктон. Катастрофическое снижение биомассы кормового зоопланктона произошло в начале 1990-х гг. по всему Чёрному морю, что большинство исследователей связало с массовым развитием популяции хищного мнемииописа. Небольшое увеличение биомассы наблюдали в разных районах моря в середине 1990-х [Kovalev et al., 1998a, 1998b; Niermann et al., 1999; Загородняя и др., 2001]. Чёткий положительный тренд изменения биомассы мезозоопланктона в глубоководной части Чёрного моря выявлен в 2000-х гг. [Arashkevich et al., 2014]. В 2010 г. ИнБЮМ возобновил исследования зоопланктона в открытом море у берегов Крыма. Наблюдавшиеся в эти годы величины были существенно выше, чем в начале 1990-х гг., но ниже показателей, регистрируемых ИО РАН в 2000-х гг. (рис. 5).

Более высокие величины ИО РАН можно отнести к различной уловистости используемых сетей, а также возможного включения мелких особей гребневика *P. pileus* в состав мезозоопланктона, либо пространственно-временной изменчивости биомассы зоо-

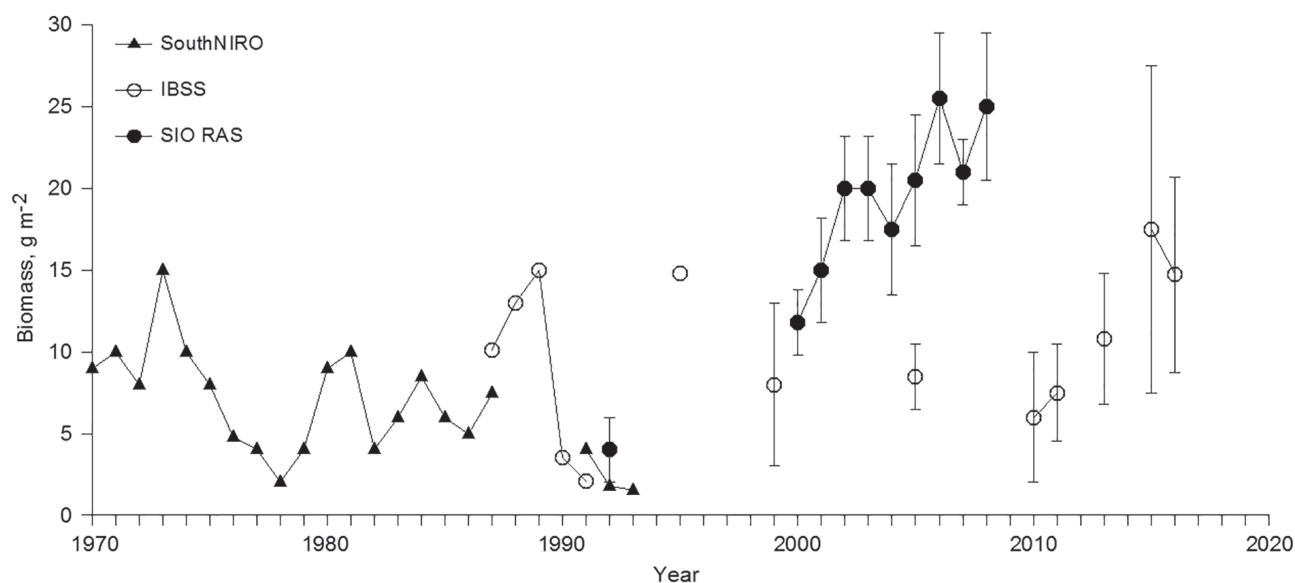


Рис. 5. Многолетняя динамика биомассы (г m^{-2}) кормового зоопланктона в кислородном слое глубоководной части Чёрного моря. Модифицированный рисунок из статьи [Arashkevich et al., 2014] дополнен результатами исследований ИнБЮМ в 1995 [Загородняя и др., 2001; 2003] и 1999 г. и данными, полученными у берегов Крыма начиная с 2010 г. На графике приведено стандартное отклонение.

планктона. Таким образом, согласно данным разных исследователей, в глубоководной части Чёрного моря, начиная с 2000-х гг., прослеживался положительный тренд изменения биомассы мезозoopланктона. По-видимому, это связано с уменьшением обилия и пресса мнемииопсиса на кормовой зоопланктон, что показано для прибрежных районов [Finenko et al., 2018a, 2018b]. Кратковременное значительное выедание зоопланктона популяцией гребневиков в настоящее время определяет среднегодовую динамику обилия мезопланктона лишь в отдельных районах Чёрного моря и зависит от гидрофизических условий района.

Пищевой спектр, особенности питания и выедание зоопланктона *M. leidy*. Особенностью пищевого спектра *M. leidy* в глубоководных районах было его фактическое сокращение до двух массовых видов Copepoda: *Acartia* spp. и *C. euxinus*. Новый вселенец в Чёрное море – циклопоидная копепода *O. davisae*, занимая по численности и биомассе субдоминантное положение в ВКС, практически не потреблялась гребневиками, по-видимому, из-за её мелких размеров и особенностей поведения. Близкий спектр жертв был выявлен у молоди (11 ± 5 мм) и у половозрелых (40–70 мм) *M. leidy* в открытых районах северной части моря в октябре – ноябре 2010 г. [Anninsky et al., 2013].

В прибрежных водах пищевой спектр *M. leidy* обычно значительно шире и может включать все стадии развития планктонных Copepoda (*A. clausi*, *A. tonsa*, *O. davisae*, *C. euxinus*), Cladocera (*P. avirostris* и *P. polyphemoides*), а также меропланктон – личинок Bivalvia, Gastropoda, Cirripedia и Polychaeta [Финенко и др., 2010]. Кроме того, в определённый период годового цикла для переживания неблагоприятных пищевых условий *M. leidy* может переходить на каннибализм, потребляя собственных личинок [Javidpour et al., 2020]. На потребление *M. leidy* икры и личинок рыб в прибрежных и открытых районах указывают некоторые авторы [Цихон-Луканина и др., 1991], но в наших исследованиях этого не наблюдалось.

Одним из важных показателей, характеризующих интенсивность питания животных,

служит время (продолжительность) переваривания пищи. Время переваривания зависит от размера потребителя, вида и размера жертв, их состава и морфологии, а также количества пищевых объектов в гастральной полости гребневика. У одноразмерных личинок при одинаковых температурных условиях оно варьировало от 1 мин при переваривании алорикатных Ciliata до 2 ч в случае копеподитов [Sullivan, 2010]. Более широкий диапазон времени переваривания разных видов пищи – 0.25–7.0 ч, изменяющийся в зависимости от размеров жертв и потребителя, а также численности жертв в гастральной полости, приводят [Granhag et al., 2011; Marchessaux et al., 2021]. В ранее проведённых опытах [Финенко и др., 2008] было установлено, что время переваривания мелкого зоопланктона (*Acartia* sp., *P. elongatus*, *P. parvus* и др.) личинками *M. leidy* при температуре 25 °C составляло 0.8 ч, тогда как крупного *C. euxinus* вдвое больше [Цихон-Луканина и др., 1995]. Время переваривания всех жертв особями с орально-аборальной длиной более 15 мм было примерно одинаковым (0.7 ч) [Финенко и др., 2010]. При одинаковой температуре и равном количестве жертв в гастральной полости скорость переваривания пищи у более крупных *M. leidy* обычно выше, чем у личинок. Тем не менее, поскольку у крупных особей в море численность жертв в ГП (в среднем 3.8 экз.) достоверно ($p < 0.01$) превышала их численность у личинок (2.3 экз.), то при расчёте суточного рациона гребневика нами были приняты близкие величины времени переваривания у обеих размерных групп.

Популяции гребневиков в обоих районах были представлены интенсивно питающимися личинками и животными на переходной стадии (удельный суточный рацион составлял 14.2 ± 1.9 и $50.6 \pm 8.8\%$ С тела сутки⁻¹ в восточном и западном районах, соответственно), что превышало минимальные пищевые потребности на дыхание и обеспечивало рост. Ранее проведённые эксперименты показали, что потребность в пище возрастает по мере роста *M. leidy*, требуя более высоких концентраций зоопланктона [Финенко, Романова, 2000]. В исследуемый период при концентрациях копепод ~ 8 и 5 г м^{-2} в западном и восточ-

ном секторах небольшая часть взрослых *M. leidy*, особенно в восточном секторе, могла в течение некоторого времени лишь частично компенсировать дыхательные потребности.

Трофические отношения в пищевой цепи желетелье – зоопланктон в европейских морях после вселения *M. leidy* привлекают всё большее внимание [Finenko et al., 2013; McNamara et al., 2013; Colin et al., 2015; Jaspers et al., 2015, 2018; Javidpour et al., 2020; Marchessaux et al., 2021; Stoltenberg et al., 2021], так как они, с одной стороны, определяют конкурентные пищевые отношения с мелкими планктоноядными рыбами, с другой – видовую и размерную структуру зоопланктонного сообщества и других компонентов экосистемы. Приводимые в литературе величины интенсивности выедания *M. leidy* мезозоопланктона в разных морях варьируют в широких пределах в зависимости от района, сезона, численности особей и скорости потребления пищи. В нативных водах Чесапикского залива при высокой плотности *M. leidy* 12 экз. м³ его популяция могла ежедневно изымать 23–32% биомассы зоопланктона [Purcell et al., 2001]; при низкой плотности (3–6 экз. м³) – 11–17%. В годы массового развития гребневика в этом районе (1987–2000 гг.) его пресс на кормовой зоопланктон был ещё более значительным – потенциальное суточное потребление достигало 45% биомассы зоопланктона, а на отдельных станциях – более 100%. Хищнический пресс *M. leidy* в 1996–2000 гг. мог достигать около 60% биомассы Copepoda в сутки [Purcell et al., 2001; Purcell, Decker, 2005].

Близкий к катастрофическому эффект на зоопланктонное сообщество оказало хищничество *A. aurita* и нового вселенца *M. leidy* летом 2009 г. в некоторых районах Северного моря (Лим-фьорд), сократив среднее время полужизни зоопланктона (время, за которое численность зоопланктона снижается вдвое) до 0.5–2.9 суток. Это привело к исчезновению ряда видов, структурным изменениям в зоопланктонном сообществе и в динамике отдельных групп и видов зоопланктона: исчезли высокие сезонные пики численности Cladocera и Copepoda, характерные для прежних лет [Riisgard et al., 2012; Riisgard, Goldstein, 2014].

В эстуариях Лонг-Айленда популяция *M. leidy* при высокой плотности могла ежедневно выедать 20–89% велигеров двустворчатых моллюсков и другого зоопланктона, включая взрослых Copepoda, науплиусов и Tintinnidae [McNamara et al., 2010]. Столь высокая скорость выедания могла привести к значительному снижению обилия жертв в планктоне и изменить видовую структуру зоопланктонного сообщества.

Выедание зоопланктона популяцией *M. leidy* во французской средиземноморской лагуне в течение 18 месяцев было очень вариабельно и изменялось от 0 до 100%. Наибольший эффект *M. leidy* оказывал на менее подвижные жертвы – личинок моллюсков и усоногих раков (28±41 и 12±26%, соответственно) [Marchessaux et al., 2021].

Оценка потребления зоопланктона по минимальным пищевым потребностям двух видов – *A. aurita* и *M. leidy*, проведённая по многолетним данным (2005–2014 гг.) для северо-восточных районов Чёрного моря [Amelina et al., 2019], показала, что среднегодовая суточная скорость выедания зоопланктона была максимальной на внутреннем шельфе (18% биомассы зоопланктона в сутки) и уменьшалась по направлению от берега в открытое море, где не превышала 2%. Такая же низкая скорость выедания приведена в работе [Anninsky et al., 2013]: осенью 2010 г. в глубоководной области *M. leidy* выедал за сутки лишь 0.1–0.3% биомассы кормового зоопланктона. Причина низких величин выедания – период исследования. Как указывалось выше, хищнический пресс *M. leidy* на популяции жертв максимален в период его летнего сезонного пика. В обоих случаях период исследования не совпадал со временем максимального развития популяций желетельных.

По результатам мониторинга 2004–2014 гг. на шельфе Чёрного моря в районе Севастополя в летний период (май – сентябрь) гребневика потребляли 2–18% биомассы зоопланктона в сутки и в определённые периоды развития в отсутствие *B. ovata* могли влиять на обилие жертв. Таким образом, скорость выедания кормового зоопланктона популяцией *M. leidy* может сильно различаться в зависимости от состояния популяции гребневика

– численности и размерной структуры, обилия зоопланктона, сезона и района исследований. Климатические изменения в последние годы – повышение температуры – приводят к сдвигу на более ранние сроки массового развития популяции хищника, а, следовательно, и пресса на популяции жертв [Costello et al., 2006; Robinson et al., 2014; Finenko et al., 2018a]. Экспериментальные и полевые исследования влияния турбулентности на степень выедания *M. leidy* зоопланктона выявили отсутствие связи между этими двумя показателями, так как гребневики избегают этих районов [Jaspers et al., 2018].

Степень воздействия *M. leidy* на структуру зоопланктонного сообщества определяется межгодовыми и видовыми различиями в выедании отдельных видов кормового зоопланктона популяцией *M. leidy*. В шельфовых районах Чёрного моря у Севастополя в летние месяцы 2008 г. гребневик ежедневно выедал 17% биомассы Copepoda и 40% велигеров моллюсков; в 2009–2014 гг. – лишь 2–5% численности велигеров и 2–3% Copepoda [Finenko et al., 2018a], что связано с различиями в количестве потребителей и жертв в отдельные годы.

В наших исследованиях в июле – августе 2017 г. в западном и восточном глубоководных секторах гребневик выедал 50% биомассы *Acartia* spp. в сутки на западе и 6% – на востоке моря. В восточном секторе до 50% гребневиков не имело пищи в гастральной полости. Доля особей с большим количеством жертв в ГП (>5) здесь также была значительно ниже, чем на западе (4% против 15%, $p < 0.01$). Скорость выедания зоопланктона в этом районе была небольшой. При различающихся гидрофизических условиях в обоих глубоководных секторах основным фактором, определявшим состояние популяции гребневика *M. leidy* и зоопланктонного сообщества, вероятно, был физический. В то же время присутствие в восточном секторе такого хищника, как *B. ovata*, также отчасти могло ослабить выедание зоопланктона гребневиком-планктофагом.

Таким образом, влияние гребневиков *M. leidy* на зоопланктонное сообщество в двух глубоководных секторах моря чётко различа-

лось. Высокая скорость выедания зоопланктона на западе неизбежно должна привести к сильному снижению биомассы умеренно-водного мезопланктона, в частности, *Acartia* spp., в то время, как на востоке хищничество *M. leidy* не регулировало мезозоопланктонное сообщество.

Заключение

Исследование популяций гребневика *Mnemiopsis leidy* в период его максимального сезонного развития (июль – август 2017 г.) в западном и восточном секторе глубоководной части Чёрного моря показало, что его биомасса может достигать достаточно высоких величин (в среднем до 250 г м⁻²), сравнимых с прибрежными районами. Пространственное распределение отличается высокой гетерогенностью: численность и биомасса гребневика по станциям варьировала в широких пределах от 32 до 1756 экз. м⁻² и от 18 до 421.8 г м⁻². В пищевом спектре *M. leidy* преобладали *Acartia* spp. (преимущественно *A. clausi*) и *C. euxinus*, доминировавшие в кормовом зоопланктоне. Биомасса кормового зоопланктона была вдвое выше в западном секторе. Популяции гребневиков в обоих районах были представлены интенсивно питающимися личинками и особями на переходной стадии развития – удельный суточный рацион составлял 14.2±1.9 и 50.6±8.8% С тела сут⁻¹ в восточном и западном районах, соответственно. Он превышал минимальные пищевые потребности *M. leidy* на дыхание и был достаточным для обеспечения их роста. Интенсивное выедание зоопланктона *M. leidy* (около 50% биомассы *Acartia* spp. в сутки) на западе, в отсутствие *B. ovata* могло привести к сильному снижению биомассы мезопланктона. Последующее развитие комплекса «*M. leidy* – зоопланктон» определяется сроками появления в планктоне и численностью популяции *B. ovata*. Хищнический пресс *M. leidy* на зоопланктонное сообщество может привести к уменьшению выедания фитопланктона в определённый период и изменить структуру пищевой цепи.

Напротив, на востоке при суточном выедании гребневиком около 6% биомассы *Acartia* spp. хищничество *M. leidy* не могло оказать

существенного влияния на сообщество зоопланктона.

Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» НИОКТР номер гос. регистрации 121041400077-1, теме НИР «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» номер гос. регистрации 121030100028-0 и при частичной поддержке проекта РФФИ и г. Севастополя р_а 18-44-920022 «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)».

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

- Аболмасова Г.И. Скорость энергетического обмена у *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz в зависимости от температурных и пищевых условий // Гидробиологический журнал. 2001. Т. 37. № 2. С. 90–95.
- Аболмасова Г.И., Финенко Г.А., Романова З.А., Дацк Н.А., Аннинский Б.Е. Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Чёрного моря в 2009–2010 гг. // Морской экологический журнал. 2012. Т. 11. № 3. С. 17–24.
- Аннинский Б.Е., Игнатъев С.М., Финенко Г.А., Дацк Н.А. Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Чёрного моря: распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4. № 3. С. 3–14.
- Аннинский Б.Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 1. С. 17–31.

- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Востоков С.В., Верещака А.И., Лукашева Т.А. Популяционная динамика гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у Кавказского побережья Чёрного моря // Океанология. 2002. Т. 42. № 5. С. 693–701.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Николаева Г.Г. Состояние зооцены открытых районов Чёрного моря в конце лета 1992 года // Океанология. 1993. Т. 33. № 3. С. 382–387.
- Губарева Е.С., Светличный Л.С., Романова З.А., Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е., Бат Л., Кидейс А.Е. Состояние зоопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика *Beroe ovata* в Чёрное море (1999–2003) // Морской биологический журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 39–46.
- Загородняя Ю.А., Ковалев А.В., Островская Н.А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994–1995 гг. // Экология моря. 2001. Вып. 55. С. 17–22.
- Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. Гл. 2.3. С. 49–83.
- Загородняя Ю.А., Скрябин В.А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: МГИ НАН Украины, 1995. С. 87–95.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацк Н.А., Аннинский Б.Е. *Mnemiopsis leidyi*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс на кормовой зоопланктон // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 73–83.
- Финенко Г.А., Павловская Т.В., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Время переваривания пищи и интенсивность питания личинок гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (*Stenophora lobata*) // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 3. С. 75–86.
- Финенко Г.А., Романова З.А. Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. 2000. Т. 40. № 5. С. 720–728.
- Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. 1991. Т. 31, вып. 2. С. 273–276.
- Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Питание гребневика мнемипсиса // Рыбное хозяйство. 1995. № 4. С. 46–47.
- Шушкина Э.А., Мусаева Э.И. Количество гребневика мнемипсиса – вселенца в Чёрное море продолжает увеличиваться // Океанология. 1990. Т. 30. № 4. С. 702–703.
- Шушкина Э.А., Николаева Г.Г., Лукашева Т.А. Изменения в структуре планктонного сообщества Чёрного моря при массовом появлении *Mnemiopsis leidyi*. // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 54–60.
- Alexandrov B., Arashkevch E., Gubanova A., Korshenko A. Black Sea Monitoring Guidelines – Mesozooplank-

- ton // EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Final draft. October 2014. P. 1–31. <http://emblasproject.org/publications-reports>
- Amelina A., Arashkevich E., Louppova N. Predatory effect of *Aurelia aurita* and *Mnemiopsis leidyi* on zooplankton community in the coastal area of the North-Eastern Black Sea // Rapport Commission international Mediterranean. 2019. 42. P. 224.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Ignatyev S.M. Gelatinous Macroplankton in the Black Sea in the Autumn of 2010 // *Oceanology*. 2013. Vol. 53. No. 6. P. 676–685.
- Arashkevich E.G., Louppova N.E., Nikishina A.B., Pautova L.A., Chasovnikov V.K., Drits A.V., Podymov O.I., Romanova N.D., Zatsepina A.G., Kuklev S.B., Flint M.V. Marine Environmental Monitoring in the Shelf Zone of the Black Sea: Assessment of the Current State of the Pelagic Ecosystem // *Oceanology*. 2015. Vol. 55. No. 6. P. 871–876.
- Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou S., Kurt T.T., Orek J.A., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // *Journal of Marine Systems*. 2014. Vol. 135. P. 81–96.
- Bogdanova D., Konsulov A. On the distribution of the new Ctenophora species *Mnemia mccradyi* in the Black Sea along the Bulgarian coastline in the summer of 1990 // *Comp. Rend. Acad. Bul. Sci.* 1993. Vol. 46. No. 3. P. 71–74.
- Colin S.P., MacPherson R., Gemmell B., Costello J.H., Sutherland K., Jaspers C. Elevating the predatory effect: Sensory-scanning foraging strategy by the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Limnology and Oceanography*. 2015. Vol. 60. P. 100–109. <https://doi.org/10.1002/lno.10007>
- Costello J., Sullivan B.K., Gifford D.J., Van Keuren D., Sullivan J. Seasonal refugia, shoreward thermal amplification, and metapopulation dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island // *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51. P. 1819–1831.
- Daskalov G.M., Grishin A.N., Rodionov S., Mihneva V. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts // *Proceedings Academy Science USA*. 2007. Vol. 104. P. 10518–10523.
- Dinasquet J., Titelman J., Møller L.F., Setälä O., Granhag L., Andersen T., Båmstedt U., Haraldsson M., Hosia A., Katajisto T., Kragh T., Kuparinen J., Schrøter M.-L., Søndergaard M., Tiselius P., Riemann L. Cascading effects of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the planktonic food web in a nutrient-limited estuarine system // *MEPS*. 2012. Vol. 460. P. 49–61. <https://doi.org/10.3354/meps0977>
- Finenko G.A., Abolmasova G.I., Datsyk N.A., Romanova Z.A., Anninsky B.E. Effect of food composition and temperature on in situ feeding rates of Ctenophore invader *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2014. Vol. 5. No. 1. P. 49–55.
- Finenko G.A., Abolmasova G.I., Romanova Z.A., Datsyk N.A., Anninsky B.E. Population Dynamics of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its Impact on the Zooplankton in the Coastal Regions of the Black Sea off the Crimean Coast in 2004–2008 // *Oceanology*. 2013. Vol. 53. No. 1. P. 80–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437012050074>
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. 1865 (Ctenophora: Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak // *Russian Journal Biological Invasions*. 2018a. Vol. 5. No. 1. P. 86–93.
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. Trophic characteristics of *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the plankton community of the Black Sea // *Oceanology*. 2018b. Vol. 58. No. 6. P. 817–824.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Bat L., Kideys A. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // *Journal of Plankton Research*. 2003. Vol. 25. Iss. 4. P. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
- Granhag L., Møller L.F., Hansson I.J. Size-specific clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* based on in situ gut content analyses // *Journal of Plankton Research*. 2011. Vol. 33. No. 7. P. 1043–1052.
- Gubanov A.D., Prusova I.Yu., Niermann U., Shadrin N.V., Polikarpov I.G. Dramatic change in the Copepod Community in Sevastopol Bay (Black Sea) during two decades (1976–1996) // *Senckenbergiana maritime*. 2001. Vol. 31. P. 7–27.
- Jaspers C., Acuña I.L., Brodeur R.d. Interaction of gelatinous zooplankton within marine food webs // *Journal Plankton Reseach*. 2015. Vol. 37. P. 935–939.
- Jaspers C., Costello J., Sutherland K., Gemmell B., Kelsy N., Lucas, Tackett J., Karra L., Dodge, Collin S. Resilience in moving water: Effect of turbulence on the predatory impact of the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Limnology and Oceanography*. 2018. 63. P. 445–458. <https://doi.org/10.1002/lno.10642>
- Javidpour J., Molinero J.-C., Ramires-Romero E., Roberts P., Larson T. Cannibalism makes invasive comby jelly, *Mnemiopsis leidyi*, resilient to unfavourable conditions // *Communication Biology*. 2020. Vol. 3. No. 1. P. 1–7 <https://doi.org/10.1038/s420003-020-0940-2>
- Kideys A.E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science*. 2002. Vol. 297. Iss. 5586. P. 1482–1484. <https://doi.org/10.1126/science.1073002>
- Kideys A.E., Romanova Z. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea in 1996–1999 // *Marine Biology*. 2001. Vol. 139. P. 535–547. <https://doi.org/10.1007/0022701602>
- Kovalev A.V., Gubanov A.D., Kideys A.E., Melnikov V.V., Niermann U., Ostrovskaya N.A., Prusova I.Yu., Skryabin V.A., Uysal L., Zagorodnyaya Yu.A. Long-term changes in the biomass and composition of Fodder zooplankton in coastal region of the Black Sea during the period 1957–1996 // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. Dordrecht; Boston; London, 1998a. Vol. 1. P. 209–219.

- Kovalev A., Niermann U., Melnikov V., Belokopitov V., Uysal Z., Kideys A.E., Unsal M., Altukhov D. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. Dordrecht; Boston; London, 1998b. Vol. 1. P. 221–234.
- Marchessaux G., Belloni B., Gadreaud J., Thibault D. Predation assessment of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a French Mediterranean lagoon // *Journal of Plankton Research*. 2021. Vol. 43. Iss. 2. P. 161–179. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab002>
- McNamara M.E., Lonsdale D.J., Cerrato R.M. Shifting abundance of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and the implications for larval bivalve mortality // *Marine Biology*. 2010. Vol. 157. P. 401–412. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1327-6>
- McNamara M.E., Lonsdale D.J., Cerrato R.M. Top-down control of mesoplankton by adult *Mnemiopsis leidyi* influences microplankton abundance and composite enhancing prey conditions for larval ctenophores // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2013. Vol. 133. P. 2–10.
- Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches // *Marine Biology*. 2009. Vol. 156. P. 935–957.
- Niermann U., Kideys A.E., Kovalev A.V., Melnikov V., Belokopitov V. Fluctuations of Pelagic species of the open Black Sea during 1980–1995 possible teleconnections // *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* kluwer academic Publishes, 1999. P. 147–173.
- Purcell J.E., Decker M.B. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000 // *Limnology and Oceanography*. 2005. Vol. 50. No. 1. P. 376–387.
- Purcell J.E., Shiganova T.A., Decker M.B., Houde E.D. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin // *Hydrobiologia*. 2001. 451 (Developments in Hydrobiology 155). P. 145–176.
- Riisgard H.U., Goldstein J. Jellyfish and Ctenophores in Limfjorden (Denmark)—Mini-Review, with Recent New Observations // *Journal of Marine Science and Engineering*. 2014. Vol. 2. No. 4. P. 593–615. <https://doi.org/10.3390/jmse2040593>
- Riisgard H.U., Madsen C.V., Barth-Jensen C., Purcell J.E. Population dynamics and zooplankton predation impact of the indigenous scyphozoan *Aurelia aurita* and the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Limfjorden (Denmark) // *Aquatic Invasions*. 2012. Vol. 7. Iss. 2. P. 147–162.
- Robinson K.L., Graham W.M. Warming of subtropical coastal waters accelerates *Mnemiopsis leidyi* growth and alters timing of spring ctenophore blooms // *Marine Ecology. Progress Series*. 2014. Vol. 502. P. 105–115.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Kazmin A.S. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2019a. Vol. 227. 106347. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106347>
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Moskalenko L., Nival P. Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* // *Ecological Modelling*. 2018. Vol. 376. P.1–14.
- Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A., Glazov D.M., Bulgakova Yu.V., Musaeva E.I., Sorokin P.Yu., Pautova L.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.P. Interactions between the invading ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912 and their influence on the Pelagic ecosystem of the Northeastern Black Sea // *The ctenophore Mnemiopsis leidyi in the Black, Caspian and Mediterranean seas and other aquatic invasions*. NATO ASI Series 2. Environment. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 33–70.
- Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations // *Marine Ecology Progress Series*. 2014. Vol. 507. P. 111–123. <https://doi.org/10.3354/meps10806>
- Shiganova T., Mikaelyan A., Moncheva S., Stefanova K., Chasovnikov V., Mosharov S., Mosharova I., Slabakova N., Mavrodieva R., Stefnova E., Zasko D., Dzhurova B. Effect of invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* on low trophic webs of the Black Sea ecosystem // *Marine Pollution Bulletin*. 2019b. Vol. 141. P. 434–447.
- Stoltenberg I., Dierking J., Müller-Navarra D.C., Javidpur J. Review of jelefish trophic interactions in the Baltic Sea // *Marine Biology Research*. 2021. Vol. 17. No. 4. P. 311–326.
- Sullivan Y.J. Gut evacuation of larval *Mnemiopsis leidyi* Agassiz (Ctenophora. Lobata) // *Journal of Plankton Research*. 2010. Vol. 32. No. 1. P. 69–74.
- Vereshchaka A., Anokhina L., Lukasheva T., Lunina A. Long-term studies reveal major environmental factors driving zooplankton dynamics and periodicities in the Black Sea coastal zooplankton // *Journal of Life and Environmental Sciences*. 2019. Vol. 7. No. 25. P. 1–24.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Musaeva E.I., Sorokin P.Yu. A new acclimated species in the Black Sea: the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora. Lobata) // *Oceanology*. 1989. Vol. 29. P. 220–224.

CTENOPHORA *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 POPULATION AND ITS PRESSURE ON ZOOPLANKTON IN OPEN AREAS OF THE BLACK SEA IN JULY – AUGUST 2017

© 2022 Finenko G.A.*, Dacik N.A.**, Zagorodnyay Yu.A.***, Anninsky B.E.****

Federal Research Centre “Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS”, Sevastopol, 299011,
Russian Federation

e-mail: *gfinenko@gmail.com, **dacikn@yandex.ru, ***artam-ant@ya.ru, ****anninsky_b@mail.ru

The research both of the quantity and size structure of the invader *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz 1865), as well as the mesozooplankton abundance, species diversity, the food spectrum, trophic relations, and predatory impact by *M. leidyi* on prey populations in the western and eastern sectors of the open Black Sea was carried out in July – August 2017. *M. leidyi* biomass varied from 92 to 250 g m⁻² during the period of maximum seasonal development. The food spectrum of *M. leidyi* was dominated by copepods *Acartia* spp. and *Calanus euxinus* (Hulsemann 1984). A clear spatial difference in the quantity of *M. leidyi* and zooplankton, the intensity of food consumption and predatory impact was observed. In the western offshore part of the sea, the high food ingestion rate by *M. leidyi* (the mean specific daily ration was 45.50±8.31% C) and intensive predatory impact on zooplankton (up to ~50% of *Acartia* sp. biomass) resulted in the strong decrease in mesozooplankton biomass. In contrast, in the eastern sector *M. leidyi* predation had no effect on zooplankton community maintaining daily grazing of ~6% *Acartia* spp. biomass.

Key words: ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, food spectrum, daily ration, predatory impact, zooplankton.

ОЧАГ МАССОВОГО СКОПЛЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО ВИДА ДУБОВАЯ КРУЖЕВНИЦА, *CORYTHUCHA ARCUATA* (SAY, 1832) (HEMIPTERA: HETEROPTERA: TINGIDAE), НА ПЛАТО АЙ-ПЕТРИ (КРЫМ)

© 2022 Шоренко К.И.^{а,*}, Голуб В.Б.^{б,**}, Николаева А.М.^{с,***}

^а Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН, пос. Курортное, Феодосия, Республика Крым, 298188, Россия

^б Воронежский государственный университет, Воронеж, 394018, Россия

^с Окский государственный природный биосферный заповедник, пос. Брыкин Бор, Спасский р-н, Рязанская обл., 391072; Россия

e-mail: *k_shorenko@mail.ru; **v.golub@inbox.ru; ***Nikolaeva.2005@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2022. После доработки 23.04.2022. Принята к публикации 18.05.2022

Представлены результаты наблюдений за массовым скоплением имаго инвазивного вида клопа дубовая кружевница *Corythucha arcuata* (Say, 1832) в 2018 и 2021 гг. на плато Ай-Петри, включая одну из его высших точек (1234 м над ур. м.). Приблизительная численность некоторых скоплений составляла нескольких тысяч особей, плотность групп достигала 50 экз./дм² поверхностей конструкций канатной дороги. На плато отсутствуют кормовые растения инвайдера. Наиболее вероятный вектор инвазии – аэрохория, проникновение на плато имаго *C. arcuata* вертикальными воздушными потоками из расположенных ниже участков, на которых вредитель успешно размножается и развивается. Плато Ай-Петри представляет собой резерват имаго вредителя, обеспечивающий его экспансию на другие территории южного Крыма переносом воздушными потоками. Рекомендован контроль численности *C. arcuata* на вершине горы Ай-Петри химическими средствами.

Ключевые слова: инвазивный, *Corythucha arcuata*, массовое скопление, Крым, плато Ай-Петри, Ялтинский горно-лесной заповедник.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-124-128

Введение

Инвазивный североамериканский вид дубовая кружевница *Corythucha arcuata* (Say, 1832) в настоящее время широко распространён в средней и южной Европе, а также в Турции и Иране. Указания из ряда стран, в которых он обнаружен как инвайдер, описания его биологических особенностей и вредоносной деятельности содержатся в обширной литературе [Bernardinelli, Zandigiacomo, 2000; Samin, Linnavuori, 2011; Neimorovets et al., 2017; и др.].

На юге России дубовая кружевница известна из ряда регионов Северного Кавказа [Щуров и др., 2016, 2017; Гниненко и др., 2017, 2020; Neimorovets et al., 2017; Карпун и др., 2018] и Крыма [Стрюкова и др., 2019; Голуб и др., 2020; Мартынов, Никулина, 2020; Трикоз и др., 2021]. Пункты обнаружения *C. arcuata* в Крыму указаны на рис. 1. Во всех

локалитетах Крыма вид был собран только на видах дуба – *Quercus robur* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. cerris* L. [Стрюкова и др., 2019; Голуб и др., 2020; Мартынов, Никулина, 2020].

По результатам анализа доли листьев дуба, заселённых дубовой коритухой, и численности на них яиц в разных пунктах обнаружения вида в Крыму сделан вывод о проявлении агрегированности: участки с высокой численностью клопов чередуются с участками, на которых вид малочислен или отсутствует [Мартынов, Никулина, 2020]; численность личинок и имаго в обследованных группировках в цитированной статье не приведена. Очаговый характер распределения *C. arcuata* в дубовых лесах горного Крыма свидетельствует о его потенциальной угрозе для насаждений дуба при массовом размножении [Голуб и др., 2020; Мартынов, Никулина, 2020].

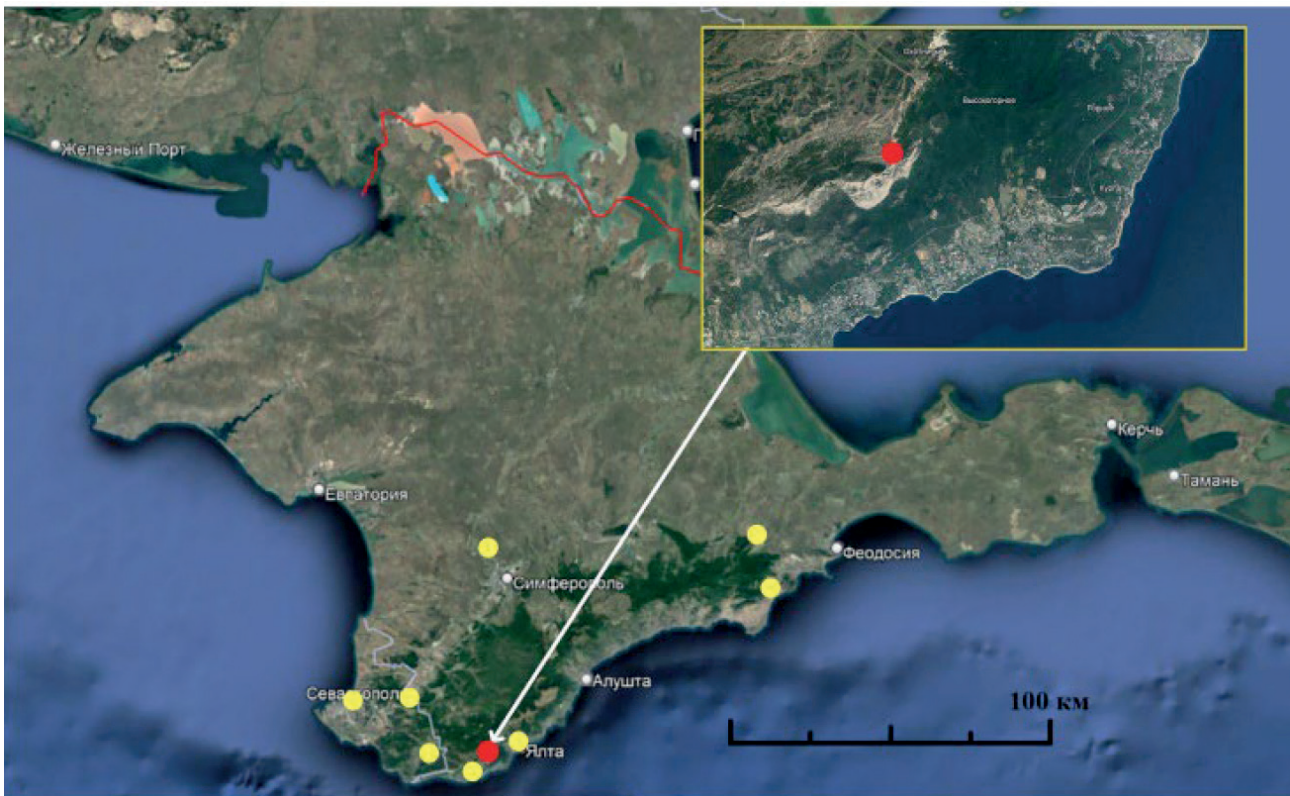


Рис. 1. Пункты обнаружения *Corythucha arcuata* в Крыму. Жёлтыми кружками обозначены локалитеты по литературным данным [Стрюкова и др., 2019; Голуб и др., 2020; Мартынов, Никулина, 2020], красным – участок проведения наблюдений и учётов численности вида авторами статьи на плато Ай-Петри в 2018 и 2021 гг.

Материал и методы

Сбор материала *C. arcuata* и учёты численности проведены первым автором настоящей статьи с первых чисел июля до конца сентября 2021 г. на плато Ай-Петри, площадью 300 кв. км, с координатами – 44°26–27' с. ш., 34°03–04' в. д. в границах Ялтинского горно-лесного заповедника (рис. 1).

Для идентификации вида с помощью стандартного энтомологического сачка собрано более 200 экземпляров, которые после замаривания уложены на ватные слои. Учёты численности *C. arcuata* проведены на плоских поверхностях строений канатной дороги на вершине Ай-Петри (1150 м над ур. м.) на пробных площадках площадью 1 дм². Статистическая обработка полученных количественных данных не проводилась в связи с высокой погрешностью результатов учётов из-за высокой подвижности клопов. Идентификация собранных особей проведена с использованием ключа для определения *C. arcuata* и внешне сходных видов [Golub, Soboleva, 2018] и подтверждена сравнением

с образцами, хранящимися в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург).

Собранный материал хранится в коллекциях кафедры зоологии и паразитологии Воронежского государственного университета (г. Воронеж) и Окского государственного природного биосферного заповедника (пос. Брыкин Бор, Рязанская обл.).

Результаты и обсуждение

Впервые массовое скопление дубовой коритухи на горе Ай-Петри в районе верхней станции канатной дороги Мисхор – Ай-Петри мы зафиксировали в сентябре 2018 г., используя в качестве сигнальной информации видеоматериалы крымских блогеров. Плотность групп превышала 10 экз./дм² поверхностей конструкций канатной дороги. При этом клопы (имаго) в высокой численности отмечались на строениях, одежде, личных вещах, товарах и открытых участках тела людей. Туристы жаловались на многочисленные укусы насекомых, которых они называли «мошками». Уколы хоботком в покровы человека

фитофага *C. arcuata* связаны с поисками жидкой пищи при массовом размножении, что неоднократно наблюдалось вторым автором настоящей статьи в отношении другого массового вида Tingidae – грушевой кружевницы *Stephanitis pyri* (Fabricius, 1775).

С начала июля по сентябрь 2021 г. на плато Ай-Петри, высотах 1100–1234 м над ур. м., нами вновь наблюдался массовый лёт имаго дубовой кружевницы. Лёт носил ярко выраженный очаговый характер. При этом имаго скоплениями оседали на различных субстратах. Наибольшие по численности очаги дубовой кружевницы наблюдались на верхней станции канатной дороги Мисхор – Ай-Петри и скальном массиве зубцов Ай-Петри (рис. 2). Приблизительная численность отдельных скоплений составляла несколько тысяч имаго, а плотность групп на строительных конструкциях, скальных обнажениях и различных предметах достигала 50 экз./дм². Личинки *C. arcuata* и явные повреждения листьев каких-либо видов растений, включая дуб, отсутствовали. При этом численность дубовой кружевницы в государственном заказнике «Большой каньон Крыма», который располагается с северной стороны ниже на 600 м, непосредственно под горой Ай-Петри, и на удалении 10 км от очага массового скопления была низкой и не превышала 1–2 экз./дм² субстрата.

Основные кормовые растения *C. arcuata* – различные виды дуба [Drake, Ruhoff, 1965]. Кроме того, отмечалось питание на видах растений из других родов и семейств [Neimorovets et al., 2017; Борисов и др., 2018; Гниненко и др., 2020]. Однако на плато Ай-Петри дуб как род отсутствует. Основные лесообразующие породы этого горного плато – бук лесной (*Fagus sylvatica* L.), сосна крымская (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe), тис ягодный (*Taxus baccata* L.), местами – берёза повислая (*Betula pendula* Roth) и осина обыкновенная (*Populus tremula* L.); все эти виды не отмечены в качестве кормовых растений *C. arcuata*. В то же время дубовый ярус присутствует в заказнике «Большой каньон Крыма», где массовые скопления дубовой кружевницы в 2021 г. отсутствовали. Таким образом, мы наблюдаем массовое скопление имаго вредителя-фитофага, на территории, на которой отсутствуют основные кормовые растения и явные повреждения потенциальных кормовых растений. Наиболее достоверным объяснением этого явления нам представляется вселение на плато Ай-Петри вертикальными воздушными потоками мелких и очень лёгких имаго *C. arcuata*, имеющих ажурные тончайшие надкрылья, из расположенных ниже участков с насаждениями дуба и других растений, пригодных для питания личинок и имаго. На этих участках проис-

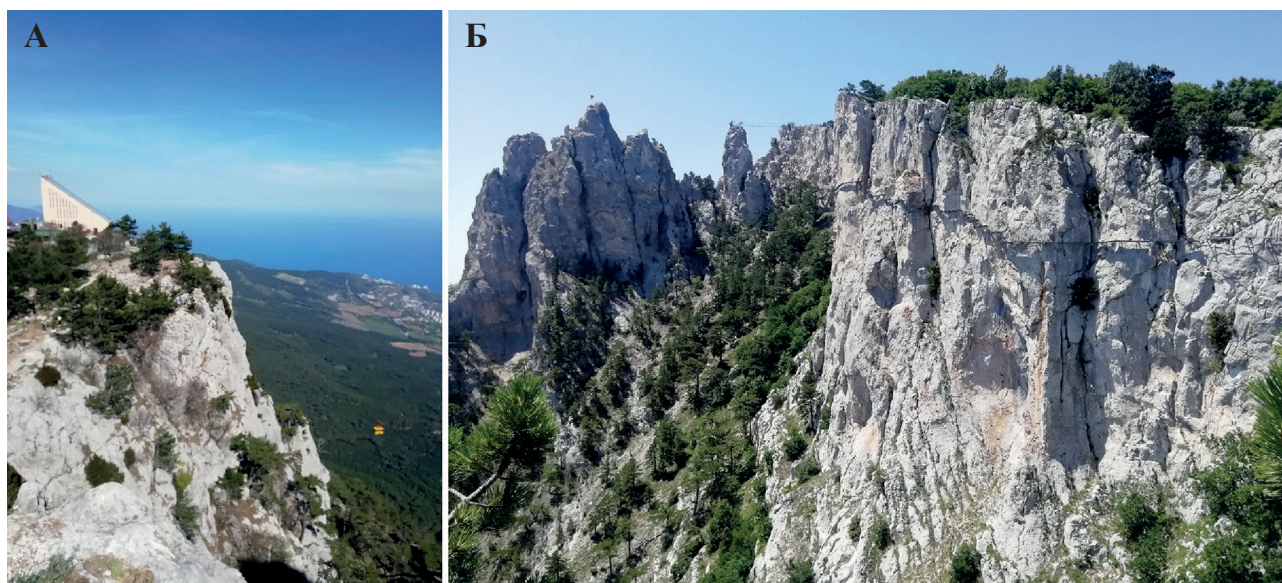


Рис. 2. Район массового скопления *Corythucha arcuata* на плато Ай-Петри (Крым): А – верхний участок канатной дороги Мисхор – Ай-Петри; Б – Зубцы Ай-Петри. Фото О.В. Зориной.

ходит успешное размножение и развитие вредителя. Проникшие с воздушными потоками на вершину плато имаго оседают в огромных количествах на открытых, хорошо прогреваемых поверхностях скальных обнажений, строений и железобетонных конструкций. Здесь же они легко могут находить и укрытия для зимовки (вид зимует в фазе имаго). Таким образом, плато Ай-Петри с его наивысшей точкой представляет собой резерват имаго вредителя, откуда они могут пассивно разноситься ветром на другие территории южного Крыма. Проявление миграционной активности имаго *C. arcuata* в форме переноса миллионов взрослых особей преобладающими воздушными потоками и её решающее значение в экспансии этого вида на значительные расстояния отмечалось ранее на Северном Кавказе [Щуров и др., 2019].

Для предотвращения дальнейшего распространения опасного карантинного вредителя, *C. arcuata*, необходимо проводить обработку инсектицидами верхней станции канатной дороги Мисхор – Ай-Петри в соответствии с Методическими рекомендациями по защите от клопа дубовой кружевницы [Гниненко и др., 2019].

Благодарности

Авторы выражают благодарность О.В. Зориной (Центр дополнительного образования «Интеллект», г. Феодосия) за предоставление фотографий района исследований.

Финансирование работы

Исследование второго автора (анализ данных) выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 22-24-00556).

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

- Борисов Б.А., Карпун Н.Н., Бибин А.Р., Грабенко Е.А., Ширяева Н.В., Лянгузов М.Е. Новые данные о трофических связях инвазионного клопа дубовой кружевницы *Corythucha arcuata* (Heteroptera: Tingidae) в Краснодарском крае и Республике Адыгея по результатам исследований в 2018 году // Субтропическое и декоративное садоводство. 2018. Вып. 67. С. 188–203. doi: 10.31360/2225-3068-2018-67-188-203.
- Голуб В.Б., Голуб Н.В., Соболева В.А. Распространение и трофические связи дубовой кружевницы *Corythucha arcuata* (Say) (Heteroptera, Tingidae) в Крыму // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2. № 3. С. 179–184. doi: 10.18413/2658-3453-2020-2-3-179-184.
- Гниненко Ю.И., Хегай И.В., Васильева У.А. Клоп дубовая кружевница – новый опасный ивайдер в лесах России // Карантин растений. Наука и практика. 2017. № 4 (22). С. 9–12.
- Гниненко Ю.И., Чернова У.А., Гимранов Р.И., Раков А.Г., Хегай И.В. Клоп дубовая кружевница расширяет свой ареал на территории России // Защита и карантин растений. 2020. № 10. С. 37–38.
- Гниненко Ю.И., Чернова У.А., Раков А.Г., Гимранов Р.И., Хегай И.В. Методические рекомендации по защите от дубового клопа кружевницы (для производственной проверки). ВНИИЛМ, Пушкино. 2019. 28 с.
- Карпун Н.Н., Проценко В.Е., Борисов Б.А., Ширяева Н.В. Обнаружение дубовой кружевницы *Corythucha arcuata* (Say, 1832) (Heteroptera: Tingidae) в субтропической зоне Черноморского побережья Кавказа и прогноз изменения фитосанитарной ситуации в регионе // Евразийский энтомологический журнал. 2018. Т. 17. № 2. С. 113–119.
- Маргынков В.В., Никулина Т.В. Дубовая кружевница *Corythucha arcuata* (Say, 1832) (Heteroptera, Tingidae) – новый инвазивный вредитель в лесах юго-западной части горного Крыма // Субтропическое и декоративное садоводства. 2020. Вып. 72. Глава 7. Защита растений. С. 124–138. doi: 10.31360/2225-3068-2020-72-124-138.
- Стрюкова Н.М., Омеляненко Т.З., Голуб В.Б. Дубовая кружевница в Республике Крым // Защита и карантин растений. 2019. № 9. С. 43–44.
- Трикоз Н.Н., Андреев Р.О., Шевцов С.И. Сосущие виды вредителей декоративных культур в условиях Южного берега Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2021. Вып. 139. С. 135–142. doi: 10.36305/0513-2021-139-135-142.
- Щуров В.И., Бондаренко А.С., Скворцов М.М., Щурова А.В. Чужеродные инвазивные виды насекомых-фитофагов, впервые выявленные в древесно-кустарниковых сообществах Северо-Западного Кавказа в 2014–2016 годах // Маг. междунар. конф. IX Чтения памяти О.А. Катаева «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах». (г. Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 г.). СПбГЛТУ, 2016. С. 134–135.

- Щуров В.И., Бондаренко А.С., Скворцов М.М., Щурова А.В. Чужеродные насекомые – вредители леса, выявленные на Северо-Западном Кавказе в 2010–2016 годах, и последствия их неконтролируемого расселения // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Вып. 220. С. 212–228. doi: 10.21266/2079-4304.2017.220.212-228.
- Щуров В.И., Замотайлов А.С., Бондаренко А.С., Щурова А.В., Скворцов М.М., Глущенко Л.С. Кружевница дубовая *Corythucha arcuata* (Say, 1832) (Hemiptera: Tingidae) на Северо-Западном Кавказе: фенология, биология, мониторинг территориальной экспансии и вредоносности // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 58–87.
- Bernardinelli I., Zandigiacomo P. First record of the oak lace bug *Corythucha arcuata* (Say) (Hemiptera, Tingidae) in Europa // Informatore Histopathologic. 2000. 50 (12). P. 47–49.
- Golub V.B., Soboleva V.A. Morphological differences between *Stephanitis pyri*, *Corythucha arcuata* and *C. ciliata* (Hemiptera: Tingidae) distributed in the south of the European part of Russia // Zoosystematica Rossica. 2018. Vol. 27. No. 1. P. 142–145.
- Drake C.J., Ruhoff F.A. Lacebugs of the World: A Catalog (Hemiptera: Tingidae) // Bulletin of the United States National Museum. 1965. 24. 634 p.
- Neimorovets V.V., Shchurov V.I., Bondarenko A.S., Skvortsov M.M., Konstantinov F.V. First documented outbreak and new data on the distribution of *Corythucha arcuata* (Say, 1832) (Hemiptera: Tingidae) in Russia // Acta Zool. Bulgarica. 2017. Suppl. 9. P. 139–142.
- Samin N., Linnavuori R.E. A contribution to the Tingidae (Hemiptera) from north and northwestern Iran. Entomofauna // Zeitschrift für Entomologie. 2011. Vol. 32. Iss. 255. P. 373–380.

FOCUS OF THE MASS ACCUMULATION OF THE INVASIVE OAK LACE BUG, *CORYTHUCHA ARCUATA* (SAY, 1832) (HEMIPTERA: HETEROPTERA: TINGIDAE), ON THE AI-PETRI PLATEAU (CRIMEA)

© 2022 Shorenko K.I.^{a, *}, Golub V.B.^{b, **}, Nikolaeva A.M.^{c, ***}

^aT.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve, pos. Kurortnoe, Feodosia, Republic of Crimea, 298188, Russia

^bVoronezh State University, Voronezh, 394018, Russia

^cOksky State Natural Biosphere Reserve, pos. Brykin Bor, Spassky District, Ryazan Region, 391072; Russia
e-mail: *k_shorenko@mail.ru; **v.golub@inbox.ru; ***Nikolaeva.2005@mail.ru

The results of observations of the mass accumulation of adults of the harmful invasive oak lace bug, *Corythucha arcuata* (Say, 1832) in 2018 and 2021 at the highest point of the Ai-Petri plateau (Crimea; 1234 m a.s.l.) are presented. The approximate number of aggregations of this species reached several thousand specimens, the density of groups reached 50 specimens/dm² of ropeway structures. There are no food plants of this invader on the plateau. It is most likely that adults of *C. arcuata* are brought to the plateau by vertical air currents from the areas located below, where the pest successfully reproduces and develops. The Ai-Petri Plateau is a reserve of the adult pest, which provides its expansion to other territories of the southern Crimea by air currents. Chemical control of the *C. arcuata* population at the apex of Mount Ai-Petri is recommended.

Key words: invasive, *Corythucha arcuata*, mass accumulation, Crimea, Ai-Petri plateau, Yalta Mountain-Forest Nature Reserve.

О НАХОДКЕ ПАРАЗИТОВ *KUDOVA NOVA* И *KUDOVA NILUFERI* (МУХОСПОРЕА: КУДОИДАЕ) В МЫШЦАХ БЫЧКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ *TRIDENTIGER TRIGONOCEPHALUS* И *GOBIVS CRUENTATUS* (АКТИНОПТЕРЫГИИ: ГОБИДАЕ) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2022 Юрахно В.М.^{а, *}, Слынько Е.Е.^{б, с, **}, Слынько Ю.В.^{а, ***}

^а Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011, Россия

^б Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 152742, Россия

^с Ярославская государственная сельскохозяйственная академия, Ярославль, 150042, Россия
e-mail: *viola_taurica@mail.ru, **elena.slynko.76@mail.ru, ***yslynko@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2021. После доработки 12.03.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Приведены сведения о паразитировании в мышцах двух видов бычков-вселенцев в Чёрном море у берегов Севастополя двух видов микоспорицидий рода *Kudova*. Один изолят найден в полосатом трёхзубом бычке *Tridentiger trigonocephalus*, другой изолят – в красноротом бычке *Gobius cruentatus*. Предполагается, что источником заражения рыб-вселенцев явились аборигенные бычки, для которых вышеуказанные виды паразитов были известны ранее. Отмечено уменьшение размеров спор и полярных капсул, а также небольшое нарушение формы спор для предполагаемого вида *Kudova niluferi*, что может быть связано с паразитированием в несвойственном хозяине и в другой части ареала. Молекулярно-генетическая идентификация микоспорицидий из двух видов бычков подтверждает принадлежность исследованных изолятов к роду *Kudova*. Две последовательности 18S рДНК этих изолятов оказались весьма схожими, но не идентичными между собой (различия 4.87%), а также сходными с двумя известными видами микоспорицидий бычков из Чёрного моря – *K. nova* и *K. niluferi*. Полученные результаты являются первым свидетельством паразитирования представителей Мухоспореа на обоих видах бычков в местах вселения, а также восполняют отсутствие информации о геномной вариативности паразитов полосатого трёхзубого и красноротого бычков в нативном ареале.

Ключевые слова: *Kudova nova*, *Kudova niluferi*, *Tridentiger trigonocephalus*, *Gobius cruentatus*, паразиты, рыбы, 18S рДНК, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-129-135

Введение

Предполагается, что активное расселение полосатого трёхзубого бычка *Tridentiger trigonocephalus* Gill, 1859 за пределы естественного ареала началось с середины 1980-х гг. в результате непреднамеренной интродукции с перевозкой устриц [Courtenay et al., 1986] и с балластными водами [Eschmeyer et al., 1983], так как данный вид часто населяет мидийные и устричные плантации. Также достоверно известно, что ещё одним вектором расселения явилась аквариумистика, поскольку эти бычки неприхотливы к условиям содержания и обладают яркой природной окраской. Так, один из сотрудников Севастопольского Аквариума признался, что выпустил в начале 1980-х гг. в Севастопольскую бухту близ здания ИнБЮМ РАН несколько десятков особей

этого вида рыб, привезённых им из залива Посьета (Японское море) [Болтачев, Карпова, 2017]. Впервые в фауне рыб Чёрного моря этот вид зарегистрирован в 2006 г. в эстуарной зоне р. Чёрная (Севастополь). Нативный ареал полосатого трёхзубого бычка приурочен к прибрежным и эстуарным зонам Японского, Жёлтого и Южно-Китайского морей (бассейн Тихого океана, его западная часть). Он встречается в Южном и Восточном Китае, у побережья Японии и Филиппин, а также в России в заливе Хроми в Амурском лимане, Новгородской бухте, в заливе Посьета, в устьях и низовьях рек, впадающих в заливы Петра Великого и Амурский [Парин и др., 2014]. В связи с массовым расселением по всему миру представителей рода *Tridentiger* мы провели видовую идентификацию вылов-

ленного вида в регионе Севастополя. Анализ гена 16S rRNA mtDNA подтвердил принадлежность именно к этому виду – *Tridentiger trigonocephalus* [Slynko et al., 2020]. По данным ихтиологов, в Чёрном море полосатый трёхзубый бычок достигает максимальной длины 9.8 см при весе 7.2 г. Это мелкая рыбка, не имеющая пищевой ценности и не образующая больших скоплений [Болтачев, Карпова, 2017].

Путём попадания красноротого бычка *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789 в Чёрное море является, скорее всего, случайная интродукция с балластными водами судов, либо на створках привезённых моллюсков – объектов марихозайств. Этот вид рыб был впервые найден в Мартыновой бухте Севастополя в 2002 г. и позже стал встречаться в различных частях Севастопольского побережья. Также этот вид был найден в черноморских водах Турции. Наблюдается устойчивая тенденция увеличения численности и распространения красноротого бычка у берегов юго-западного Крыма до бухты Ласпи, а также вдоль побережья Северного Кавказа [Болтачев, Карпова, 2017]. Нативным ареалом этого чисто морского вида бычков является Восточная Атлантика (от Юго-Западной Ирландии на севере до Сенегала на юге) и Средиземное море [Парин и др., 2014]. Благодаря довольно крупным размерам (достигает длины 18 см) красноротый бычок имеет пищевую ценность и является объектом добычи рыбаков-любителей, однако промысловых скоплений не образует и встречается в Чёрном море, по наблюдениям подводных охотников, единично.

Анализ литературных и интернет-источников показал полное отсутствие данных о паразитировании миксоспоридий и паразитов других групп в полосатом трёхзубом бычке *T. trigonocephalus* в нативном ареале. Паразитофауна красноротого бычка изучена лучше. Имеется несколько работ по гельминтам *G. cruentatus* в местах естественного обитания. Среди последних, например, указание трематоды *Brachyphallus musculus* и нематоды *Hysterothylacium aduncum* в красноротом бычке из Адриатического моря (Сплит, Хорватия) [Walker et al., 1974], обнаружение метацеркарий трематоды *Galactosomum lacteum* на

зрительном нерве, головном мозге, в мышцах и соединительных тканях глотки и пищевода *G. cruentatus* в юго-западной части Средиземного моря [Culurgioni et al., 2006] и в заливе Кальяри (южная Сардиния, Италия) [Culurgioni et al., 2007]. В районе вселения – Чёрном море – найдено только 6 видов гельминтов (4 вида трематод – метацеркарии *Metadena* sp. и *G. lacteum*, взрослые формы *Magnibursatus skrjabini* и *Phyllodistomum* sp., а также 1 вид нематод – *H. aduncum* и 1 вид цестод – *Scolex pleuronectis*) в красноротом бычке у берегов Синопа (Турция) [Güven, Öztürk, 2017]. В связи с этим большой интерес представляет информация о паразитофауне вышеуказанных бычков в местах вселения и первое обнаружение миксоспоридий в этих видах рыб, полученных ими, вероятно, от аборигенных бычков.

Материал и методика

В основу паразитологической части работы положены собственные материалы по миксоспоридиям двух видов бычков, вселившихся в Чёрное море и обитающих в районе Севастополя. В 2010–2013 гг. в устье р. Чёрная исследовано 8 экз. полосатого трёхзубого бычка *Tridentiger trigonocephalus*, выловленных при помощи волокуши и удочки. В 2016–2019 гг. в бухтах радиобиологического корпуса ИнБИОМ РАН (РБК) и Карантинной, а также в районе мыса Фиолент (Автобат) изучено 8 экз. красноротого бычка *Gobius cruentatus*, добытых с помощью сетей и подводного ружья. Материал собирался методом неполных паразитологических вскрытий [Быховская-Павловская, 1985]. Расплющенные компрессорным методом куски мышц просматривались под биноклем при увеличении $\times 15$ – 25 на предмет обнаружения псевдоцист миксоспоридий. По причине отсутствия последних делались слепые мазки из мышечной ткани, которые исследовались на микроскопе Olympus CX41, оснащённом фотокамерой CX50 с программным обеспечением Infinity Analyze и фазовым контрастом, при увеличении $\times 1000$. Далее мазки обрабатывались по общепринятой методике с изготовлением постоянных препаратов [Донец, Шульман, 1973]. Промеры паразитов бази-

ровались на 20 спорах *Kudoa nova* Naidenova, 1975 и 8 спорах *K. niluferi* Özer, Okkay, Gürkanlı, Çiftçi & Yurakhno, 2018 при просмотре желатин-глицериновых препаратов. Все промеры были выполнены по стандартной методике [Lom, Dykova, 1992]. Для оценки численности паразитов использованы стандартные показатели: экстенсивность и интенсивность инвазии [Bush et al., 1997].

В основу исследования полиморфизма гена 18S-rRNA легло изучение спор из мышц заражённых экземпляров красноротого бычка *G. cruentatus* и полосатого трёхзубого бычка *Tridentiger trignocephalus*. Собранный материал фиксировали в 96%-м этаноле. Тотальную ДНК выделяли при помощи набора innuPREP DNA Mini Kit (компания Analytik Jena, Германия). В качестве амплификационных смесей использовали готовые лиофилизированные реакционные смеси без праймеров (Мастермиксы), предназначенные для проведения амплификаций ДНК в объёме 20 мкл (ООО «Научно-производственная фирма «Генлаб», Москва). Амплификацию фрагмента 18S-rRNA длиной 1000–1200 п.н. осуществляли с использованием комбинации следующих праймеров: Muxgen4F (5'-GTGCCTTGAATAAATCAGAG-3') [Diamant et al., 2004] и 18R (5'-CTACGGAAACCTTGTACG-3') [Whipps et al., 2003] или Kud6F (5'-TCACTATCGGAATGAACG-3') и 18R (5'-CTACGGAAACCTTGTACG-3') [Whipps et al., 2003]. Для построения филогенетического дерева использовали метод максимального правдоподобия (ML) и модель GTR+G+I с расчётом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 репликаций) (пакет программ MEGA 6.0 [Tamura et al., 2013]. Для сравнения использованы последовательности 18S рДНК для 13 известных видов миксоспоридий рода *Kudoa*.

Результаты и обсуждение

В июле 2012 г. в устье р. Чёрная в полосатом трёхзубом бычке *Tridentiger trignocephalus*, нативным ареалом которого являются тихоокеанские моря – Японское, Жёлтое и Южно-Китайское, найдена *Kudoa nova* Naidenova, 1975. Средняя экстенсивность инвазии данным паразитом составила 13%. Он

был найден в 1 из 8 экз. рыб, исследованных в 2010–2013 гг. при интенсивности инвазии – тысячи спор в мазке. Общая длина (TL) исследованных полосатых трёхзубых бычков составляла 5.0–8.0 см, длина заражённой самки имела максимальные для выборки размеры.

K. nova ранее была известна в 26 видах хозяев – в 15 аборигенных видах рыб (сем. Gobiidae – Бычковые) в Азово-Черноморском бассейне и в 10 видах рыб других семейств (Sparidae – Спаровые, Scombridae – Скумбриевые, Carangidae – Ставридовые, Pomatomidae – Луфаревые) в Средиземном море и Атлантическом океане, а в нативном ареале полосатого трёхзубого бычка *K. nova* была найдена в снежном керчаке *Myoxocephalus brandtii* (Steindachner, 1867) (сем. Cottidae – Рогатковые) из Японского моря [Найдёнова и др., 1975; Асеева, 2005; Юрахно, Горчанок, 2011 и др.].

Мы полагаем, что *Kudoa nova* была приобретена вселенцем *T. trignocephalus* от аборигенных бычков, среди которых последний обитает уже несколько десятков лет, и которые также заражены этим паразитом. По нашим данным, черноморские виды бычков, пойманные в одно и то же время и в одном районе – устье Чёрной речки, были достаточно сильно заражены *Kudoa nova*. Этот паразит был найден наряду с полосатым трёхзубым бычком в мышцах 1 из 3 исследованных особей чёрного бычка *Gobius niger*, 5–17% бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus*, 17–27% рыжика *Neogobius euryccephalus*, 25–73% кругляка *N. melanostomus* и 92% цуцика *Proterorhinus marmoratus* [Юрахно, 2014, 2015].

То, что полосатый трёхзубый бычок явился новым хозяином для *K. nova*, установлено нами ранее [Юрахно, 2014]. *Kudoa nova* не образовывала в мышцах *T. trignocephalus* псевдоцист, а встречалась в виде «диффузной инфильтрации», что довольно обычно для картины заражённости этим видом паразита черноморских бычков. Размеры спор паразита колебались в пределах, известных для особей из азово-черноморских видов бычков, при несколько меньшей ширине полярных капсул, форма спор соответствовала первоописанию [Найдёнова и др., 1975] (табл. 1).

Таблица 1. Размеры спор (мкм) *Kudoa nova* от разных видов бычков-хозяев в Чёрном море

Размеры спор и полярных капсул паразита	<i>Tridentiger trigonocephalus</i> (настоящее исследование)	11 видов Сем. Gobiidae в Чёрном и Азовском морях [Найдёнова и др., 1975]	<i>Neogobius melanostomus</i> в Чёрном море [Юрахно, 1994]
Длина спор	3.8	4.0–5.0	3.1
Толщина спор	5.39±0.21 (5.10–5.85)	–	4.0–6.3
Ширина спор	6.62±0.25 (6.32–7.30)	4.0–5.0	5.0–6.3
Длина полярных капсул	2.02±0.04 (1.94–2.15)	1.5–1.7	2.0–2.9
Ширина полярных капсул	1.12±0.03 (1.05–1.19)	1.2	1.5–2.0

В июле 2018 г. в бухте РБК (радиобиологического корпуса ИнБИОМ РАН) в красноротом бычке *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789, нативным ареалом которого являются Восточная Атлантика и моря Средиземного моря, найдена *Kudoa niluferi* Özer, Okkay, Gürkanlı, Çiftçi & Yurakhno, 2018. Средняя экстенсивность инвазии данным паразитом составила 13%. *K. niluferi* была найдена в 1 из 8 экз. рыб, добытых в 2016–2019 гг. при интенсивности инвазии – единицы спор в мазке. Общая длина исследованных красноротых бычков составляла 13.0–16.7 см, длина заражённого самца была 15.5 см.

Ранее этот черноморский паразит был обнаружен у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* у берегов Турции [Özer et al., 2018]. *K. niluferi* впервые отмечена в фауне Крыма и России в целом. Красноротый бычок явился новым хозяином для данного паразита.

Kudoa niluferi не образовывала в мышцах *G. cruentatus* псевдоцист, а встречалась в виде «диффузной инфильтрации», что также имело место при описании этого вида микоспоридий от черноморского бычка-кругляка у берегов Синопа (Турция). Споры в нашем исследовании имели несколько видоизменённую форму со слегка «смятыми» краями

Таблица 2. Размеры спор (мкм) *Kudoa niluferi* от разных видов бычков-хозяев в Чёрном море

Размеры спор и полярных капсул паразита	<i>Gobius cruentatus</i> (настоящее исследование)	<i>Neogobius melanostomus</i> [Özer et al., 2018]
Длина спор	3.89	5.9 ± 0.1 (5.7–6.1)
Толщина спор	4.39±0.29 (3.92–4.79)	7.5 ± 0.3 (7.0–8.1)
Ширина спор	5.98±0.45 (5.48–6.85)	9.2 ± 0.2 (8.8–9.5)
Длина полярных капсул:		
большей	2.03±0.08 (1.89–2.14)	2.7 ± 0.1 (2.6–2.9)
средних	1.72±0.11 (1.53–1.88)	2.6 ± 0.1 (2.4–2.8)
меньшей	1.38±0.18 (1.04–1.58)	2.3 ± 0.1 (2.2–2.4)
Ширина полярных капсул:		
большей	1.26±0.05 (1.2–1.31)	2.3 ± 0.1 (2.1–2.6)
средних	1.17±0.02 (1.15–1.19)	2.2 ± 0.1 (2.0–2.3)
меньшей	0.94±0.04 (0.9–0.98)	2.1 ± 0.1 (1.9–2.2)

створок и гораздо меньшие размеры (табл. 2), что может свидетельствовать о паразитировании в несвойственном хозяине, паразито-хозяинные отношения с которым возникли сравнительно недавно.

Результаты проведённой молекулярно-генетической идентификации микроспоридий из проб от двух видов бычков подтверждают принадлежность исследованных изолятов к роду *Kudoa*. Относительно короткие нуклеотидные последовательности (~900 п.н.) двух образцов КР (NCBI МК541039) и ЗМ (NCBI МК541040) оказались весьма схожими, но не идентичными между собой (различия 4.87%), а также сходными с двумя известными видами микроспоридий бычков из Чёрного моря – *K. nova* и *K. niluferi* (рис.). Очевидно, для более точной видовой диагностики изученных образцов необходимо в будущем не только увеличить размер исследуемой выборки микроспоридий, но и продолжить молекулярное типирование более протяжённых участков рДНК.

Заключение

Показано, что хозяевами тканевых микроспоридий рода *Kudoa*, а именно *K. nova* в Чёрном море может являться тихоокеанский вселенец – полосатый трёхзубый бычок *Tridentiger trigonocephalus*, а *K. niluferi* – атлантическо-средиземноморский вселенец, красноротый бычок *Gobius cruentatus*. *Kudoa niluferi* впервые обнаружена в фауне Крыма и России, а красноротый бычок явился новым хозяином для данного паразита. Предварительные молекулярно-генетические сравнения полиморфизма 18S рДНК подтвердили принадлежность микроспоридий двух видов бычков к роду *Kudoa*. Морфологические и морфометрические методы зафиксировали уменьшение размеров спор и полярных капсул, а также незначительное нарушение формы спор для предполагаемого вида *Kudoa niluferi*, что может быть связано с паразитированием в несвойственном хозяине и другом районе. Предполагается что источником зара-

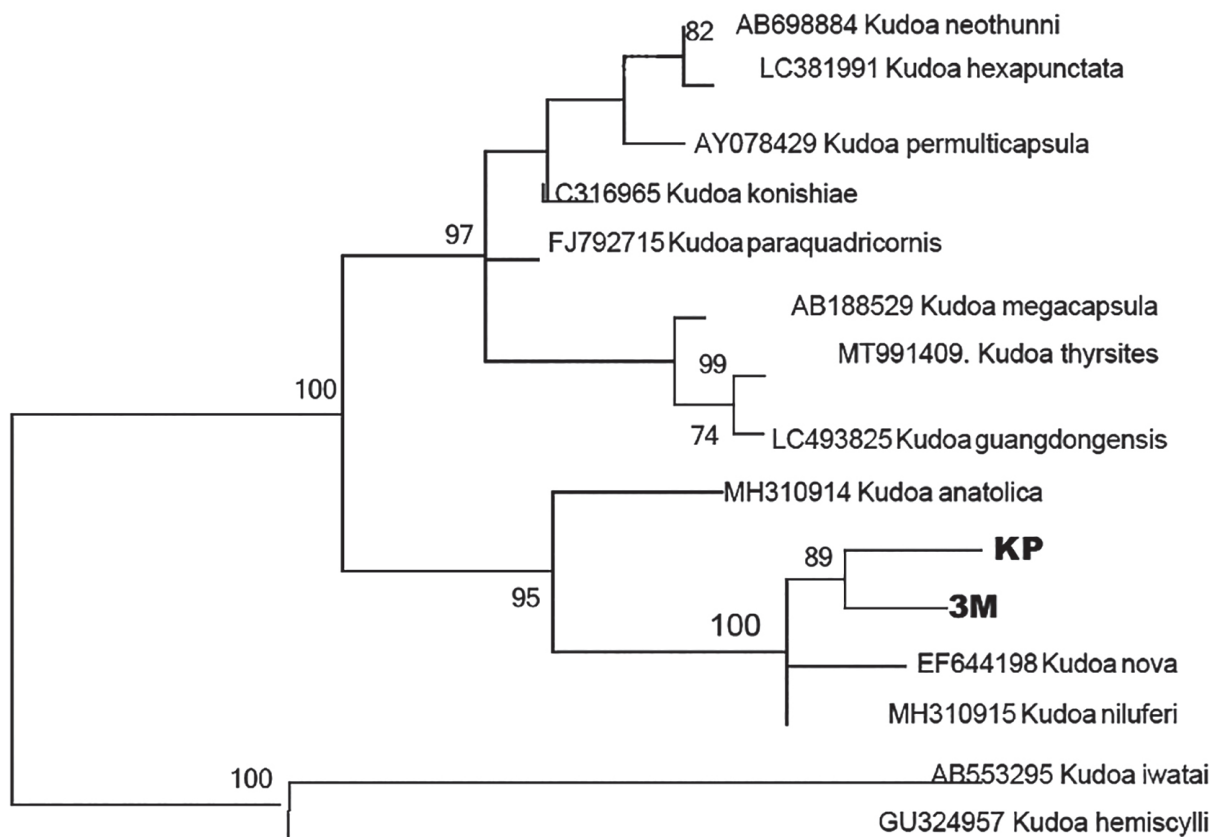


Рис. Филогенетическое древо (Maximum Likelihood, модель GTR+G+I, AIC=3945.459), построенное на основании полиморфизма гена 18S rRNA (863 п.н.) у 13 известных видов и двух изучаемых изолятов (КР от красноротого бычка, ЗМ от полосатого трёхзубого бычка) микроспоридий. В узлах ветвления указаны индексы бутстреп-поддержки, превышающие 70%. Внизу рисунка указана единица измерения длин ветвей – 0.5% нуклеотидных замещений.

жения для рыб-вселенцев явились аборигенные бычки, в которых вышеуказанные виды паразитов отмечались ранее. Отмечено отсутствие данных о встречаемости паразитов в *T. trigonocephalus* в нативном ареале и первое обнаружение миксоспоридий в местах вселения обоих видов бычков.

Благодарность

Выносим благодарность члену Межрегиональной общественной организации «Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя» И.Ю. Тамойкину за добытые экземпляры красноротого бычка, а также сотрудникам отдела экологической паразитологии ИнБЮМ РАН В.К. Мачкевскому и В.Л. Лозовскому за помощь в добыче полосатого трёхзубого бычка.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121030100028-0 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», НИОКТР 121051100109-1 «Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах», а также по проекту РФФИ № 18-44-920004 «Таксономическое и молекулярно-генетическое разнообразие гельминтов и миксоспоридий массовых видов вселенцев в прибрежье Севастопольского региона».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований авторов с участием животных в экспериментах.

Литература

- Асеева Н.Л. Фауна миксоспоридий рыб семейства Cottidae Японского моря // Известия ТИНРО. 2005. Т. 142. С. 282–295.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Морские рыбы Крымского полуострова. 2-е изд. Симферополь: Бизнес-Информ, 2017. 376 с., ил.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Методы зоологических исследований – практике. Л.: Наука, Ленинград. отд-ние, 1985. 123 с.
- Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследования Мухоспоридия (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 2. С. 191–193.
- Найдёнова Н.Н., Шульман С.С., Донец З.С. Тип Protozoa, класс Мухоспоридия // Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей. Паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих. Киев: Наукова думка, 1975. С. 20–50.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: Аннотированный каталог / Российская акад. наук, Ин-т океанологии им. И.П. Ширшова РАН. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с. (Исследования по фауне Советского Союза: сб. тр. Зоол. музея МГУ; Т. 53).
- Юрахно В.М. Миксоспоридии рыб Чёрного моря: систематика, фауна, экология, зоогеография: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 : 03.00.19. Севастополь, 1994. 297 с.
- Юрахно В.М. Видовой состав и сезонная встречаемость миксоспоридий рыб в низовьях р. Чёрная (Севастополь, Россия) // Труды Центра паразитологии / Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. Т. 48: Систематика и экология паразитов / Отв. ред. С.О. Мовсесян. С. 346–348.
- Юрахно В.М. Миксоспоридии морских рыб, обитающих в экосистемах эстуарного типа прибрежной зоны Крыма // Материалы XVII Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (г. Нальчик, 5–6 ноября 2015 г.). Махачкала: Типография ИПЭ РД, 2015. С. 499–502.
- Юрахно В.М., Горчанок Н.В. Миксоспоридия *Kudoa nova* (Muxosporidia: Kudoidae) – паразит рыб Чёрного и Азовского морей // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10. № 2. С. 68–77.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. P. 575–583.
- Courtenay W.R., Jennings D.P., Williams J.D. Distribution of exotic fishes in North America // In: The zoogeography of North American freshwater fishes / Eds. C.H. Hocutt, E.O. Wiley. New York: Wiley, 1986. P. 675–698.
- Culurgioni J., D'Amico V., Ficus V. Metacercariae of *Galactosomum lacteum* (Jagerskiold, 1896) Looss, 1899 (Heterophyidae) from marine teleosts in the Gulf of Cagliari (southern Sardinia, Italy) // Journal of Helminthology. 2007. Vol. 81. Iss. 4. P. 409–413. <https://doi.org/10.1017/S0022149X07862912>
- Culurgioni J., D'Amico V., Canestri T.G., Ficus V. First report of *Galactosomum lacteum* metacercariae in Di-

- plodus sargus*, *Crenilabrus tinca*, *C. mediterraneus* and *Gobius cruentatus* from south-western Mediterranean Sea // *Parassitologia*. 2006. Vol. 48. P. 283.
- Diamant A., Whipps C.M., Kent M.L. A new species of *Sphaeromyxa* (Myxosporea: Sphaeromyxina: Sphaeromyxidae) in devil firefish, *Pterois miles* (Scorpaenidae), from the northern Red Sea: morphology, ultrastructure, and phylogeny // *Journal of Parasitology*. 2004. Vol. 90, iss. 6. P. 1434–1442. DOI: 10.1645/GE-336R
- Eschmeyer W.N., Herald E.S., Hamann H.A. Field guide to Pacific Coast fishes of North America. Boston: Houghton Mifflin Company, 1983. 336 p.
- Güven A., Öztürk T. Metazoan parasites of the red-mouthed, *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789 collected from the Sinop coasts of the Black Sea. ISEEP-2017 VIII. International Symposium on Ecology and Environmental Problems. October 2017. Poster Presentation 167.
- Lom J., Dyková I. Protozoan parasites of fishes // *Developments in aquaculture and fisheries science*. Elsevier, Amsterdam, 1992. Vol. 26.
- Özer A., Okkay S., Gürkanlı C.T., Çiftçi Y., Yurakhno V. Two novel myxosporean parasites in Black Sea fishes: *Kudoa niluferi* sp. nov. and *Kudoa anatolica* sp. nov. (Cnidaria: Myxosporea) // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2018. Vol. 128. P. 225–233.
- Slynko Yu.V., Slynko E.E., Abliazov E.R., Skvortsova E.G., Filinskaya O.V. Molecular-genetic identification of chameleon goby *Tridentiger trigonocephalus* (Gill, 1859) in the Black Sea // *Ecologica Montenegrina*. 2020. Vol. 32. P. 46–52. <http://dx.doi.org/10.37828/em.2020.32.8>
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipinski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Molecular Biology and Evolution*. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Walker M.L., Rayburn J.D., Shaw J.H., Kirby M.D., Edwards Sh.J. Index-catalogue of medical and veterinary zoology. U. S. Government Printing Office, Washington, 1974. Suppl. 19, Part 6. Parasite-subject catalogue: subject headings and treatment. P. 1–527.
- Whipps C.M., Adlard R.D., Bryant M.S., Lester R.J.G., Findlay V., Kent M.L. First report of three *Kudoa* species from Eastern Australia: *Kudoa thyrsites* from mahi mahi (*Coryphaena hippurus*), *Kudoa amamiensis* and *Kudoa minithyrsites* n. sp. from sweeper (*Pempheris ypsilychnus*) // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2003. Vol. 50, iss. 3. P. 215–219. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2003.tb00120.x

ABOUT THE FIND OF PARASITES *KUDOVA NOVA* AND *KUDOVA NILUFERI* (MYXOSPOREA: KUDOIDAE) IN THE MUSCLES OF INVASIVE GOBIES *TRIDENTIGER TRIGONOCEPHALUS* AND *GOBIUS CRUENTATUS* (ACTINOPTERYGII: GOBIIDAE) IN THE BLACK SEA

© 2022 Yurakhno V.M.^{a,*}, Slynko E.E.^{b,c,**}, Slynko Yu.V.^{a,***}

^aA.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russia

^bI.D. Papanin Institute for biology of inland waters of the RAS, Yaroslavl region, Nekouz district, Borok, 152742, Russia

^cFederal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Yaroslavl State Agricultural Academy”, Yaroslavl, 150042, Russia

e-mail: *viola_taurica@mail.ru, **elena.slynko.76@mail.ru, ***yslynko@mail.ru

The data on parasitizing in the muscles of two species of invading gobies in the Black Sea off the coast of Sevastopol two species of myxosporeans of the genus *Kudoa* are presented. One isolate was found in the chameleon goby *Tridentiger trigonocephalus*, and another isolate was found in the red-mouthed goby *Gobius cruentatus*. It is assumed that the source of infection for the invading fish were native gobies, in which the above species of parasites were previously known. A decrease in the size of spores and polar capsules was noted, as well as a slight disturbance in the shape of spores for *K. niluferi*, which may be associated with parasitization in an unusual host and in another part of the range. Molecular and genetic identification of myxosporeans from two species of gobies confirms that the studied isolates belong to the genus *Kudoa*. The two 18S rDNA sequences of these isolates turned out to be very similar, but not identical to each other (differences of 4.87%), and also similar to two known species of goby myxosporeans from the Black Sea – *K. nova* and *K. niluferi*. The results obtained are the first evidence of the parasitization of Myxosporea representatives on both species of gobies in the places of invasion, and also make up for the lack of information on the genomic variability of parasites of the chameleon and red-mouthed gobies in the native range.

Key words: *Kudoa nova*, *Kudoa niluferi*, *Tridentiger trigonocephalus*, *Gobius cruentatus*, parasites, fish, 18S rDNA, Black Sea.

TESTING THE ENEMY RELEASE HYPOTHESIS IN THE INVASIVE FISH *AMATITLANIA NIGROFASCIATA* (PERCIFORMES: CICHLIDAE) IN MEXICO

Alfredo Jiménez-Sánchez*, Petra Sánchez-Nava, Felipe de Jesús Rodríguez-Romero, Belem Flores-Nava

Faculty of Sciences, Autonomous University of State of Mexico, El Cerrillo, Highway Toluca-Ixtlahuaca km 15.5, 50200 Toluca, State of Mexico, Mexico

*e-mail: keane_ajs@yahoo.com.mx (corresponding author); psn@uaemex.mx (co-author); bfloresn@uaemex.mx (co-author); fjrr@uaemex.mx (co-author)

Received October 6, 2020; revised March 18, 2022; accepted May 18, 2022

Abstract. The enemy release hypothesis (ERH) posits that invasive species are released from their natural enemies in their introduced range, which promotes their successful invasion. In this study, we tested the ERH in a population of the convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata*, an invasive species in Mexico. The ERH predicts that the convict cichlid: a) is not infected by specialist helminth parasites in the introduced range; b) has lower infection parameter values, as measured through richness, prevalence, abundance and diversity of helminths, than a native species—the redbreasted cichlid *Cichlasoma istlanum*; and c) is not affected in its condition factor by the abundance of helminths it carries. The convict cichlid was infected by two (33%) specialist helminths relative to the six specialist helminths that infect the cichlid in its native range. The convict cichlid had lower helminth richness and diversity than the redbreasted cichlid. However, the prevalence and abundance of the parasite species varied between the host fish. While the prevalence and abundance of the nematode *Rhabdochona kidderi* was higher in the redbreasted cichlid, the prevalence and abundance of the trematode *Uvulifer* sp. was higher in the convict cichlid. The condition factor in both host fish was not correlated with helminth abundance. Our results do not agree with the prediction that the convict cichlid is completely released from specialist parasites, nor with the prediction that this invasive species has lower infection parameter values than the native redbreasted cichlid. However, our results agree with the prediction that the abundance of parasite helminths do not affect the cichlid's condition factor. More studies are necessary to determine the advantages that the convict cichlid could have in the introduced range when it is infected with a low richness and diversity of helminths.

Keywords: invasive species, convict cichlid, *Cichlasoma istlanum*, parasites, *Uvulifer*, *Rhabdochona kidderi*

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-136-138

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYYY

REFERENCES

- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. and Shostak, A.W., Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al., revisited, *J Parasitol.*, 1997, vol. 83, no. 4, pp. 575-583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Contreras-McBeath, T., Gaspar-Dillanes, M.T., Huidobro-Campos, L. and Mejía-Mojica, H., Peces invasores en el centro de México (Invasive fish of central Mexico), in *Especies acuáticas invasoras en México* (Aquatic invasive freshwater species of Mexico), Mexico: CONABIO, 2014. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.113212>
- Darwall, W., Smith, K., Allen, D., Seddon, M., McGregor-Reid, G., Clausnitzer, V., and Kalkman, V., Freshwater biodiversity: A hidden resource under threat, in *Wildlife in a Changing World-An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*, Gland: IUCN, 2009.
- De la Torre-Zavala, A.M., Arce, E., Luna-Figueroa, J. and Córdoba-Aguilar, A., Native fish, *Cichlasoma istlanum*, hide for longer, move and eats less in the presence of a non-native fish, *Amatitlania nigrofasciata*, *Environ Biol Fish.*, 2018, vol. 110, no. 6, pp. 1077-1082. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0761-z>
- Dextrase, A.J. and Mandrak, N.E., Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada, *Biol Invasions.*, 2006, vol. 8, no. 1, pp. 13-24. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0232-2>
- Dillon, R., *The Ecology of Freshwater Molluscs*, Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.Q., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.H., Soto, D., Stiassny, M.L. and Sullivan, C.A., Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges, *Biol Rev Cam*

- Philos Soc., 2006, vol. 81, no. 2, pp. 163-182. <https://doi.org/10.1017/s1464793105006950>
- Duffy, R., Snow, M. and Bird, C., The convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae): first record of this non-native species in Western Australian waterbodies, *Rec West Aust Mus.*, 2013, vol. 28, pp. 7-12. [https://doi.org/10.18195/issn.0312-3162.28\(1\).2013.007-012](https://doi.org/10.18195/issn.0312-3162.28(1).2013.007-012)
- Emde, S., Kochmann, J., Kuhn, T., Dorge, D.D., Plath, M., Miesen, F.W. and Klimpel, S., Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites, *Parasitol Res.*, 2016, vol. 115, no. 1, pp. 85-98. <https://doi.org/10.1007/s00436-015-4724-4>
- Espinosa-Pérez, H. and Ramírez, M., Exotic and invasive fishes in Mexico, *Check List.*, 2015, vol. 11, no. 3, pp. 1627. <https://doi.org/10.15560/11.3.1627>
- Hammer, Q., Harper, D.A.T. and Ryan, P.D., PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis, *Palaeontol Electronica.*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1-9.
- Heger, T., and Jeschke, J.M., The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses, *Oikos.*, 2014, vol. 123, no. 6, pp. 741-750. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x>
- Heger, T., Jeschke, J.M., Enemy release hypothesis, in *Invasion Biology Hypotheses and Evidence*, Boston: CABI, 2018, pp. 92-102. <https://doi.org/10.1079/9781780647647.0092>
- Herrera-R, G.A., Murcia-Castillo, M.A. and Prada-Pedrerros, S., First record of *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867) (Cichliformes: Cichlidae) as introduced species in natural freshwaters of Colombia, *Check List.*, 2016, vol. 12, no. 4, pp. 1932. <https://doi.org/10.15560/12.4.1932>
- Hoffman, G.L. and Putz, R.E., The black-spot (*Uvulifer ambloplitis*: Trematoda: Strigeoidea) of Centrarchid Fishes, *Trans Am Fish Soc.*, 1965, vol. 94, no. 2, pp. 143-151. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1965\)94\[143:t-buaso\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1965)94[143:t-buaso]2.0.co;2)
- Hutchenson, K., A test for comparing diversities based on the Shannon Formula, *J Theor Biol.*, 1970, vol. 29, no. 1, pp. 151-154.
- Jiménez-Valverde, A. and Hortal, J., Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos, *Rev Iber Aracnol.*, 2003, vol. 8, pp. 151-161.
- Kohn, A., Cohen, S.C. and Salgado-Maldonado, G., Checklist of monogenea parasites of freshwater and marine fishes, amphibians and reptiles from Mexico, Central America and Caribbean, Auckland: Zootaxa Magnolia Press, 2006. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1324.1.1>
- Lacerda, A.C.F., Takemoto, R.M., Poulin, R. and Pavanelli, G.C., Parasites of the fish *Cichla piquiti* (Cichlidae) in native and invaded Brazilian basins: release not from the enemy, but from its effects. *Parasitol Res.*, 2013, vol. 112, no. 1, pp. 279-288. <https://doi.org/10.1007/s00436-012-3135-z>
- Le Cren, E.D., The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*), *J Anim Ecol.*, 1951, vol. 20, no. 2, pp. 201-219. <https://doi.org/10.2307/1540>
- Lemly, A.D. and Esch, G.W., Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: Ecological implications, *J Parasitol.*, 1984, vol. 70, no. 4, pp. 475-492. <https://doi.org/10.2307/3281395>
- López-Jiménez, A., Pérez-Ponce de León, G. and García-Varela, M., Molecular data reveal high diversity of *Uvulifer* (Trematoda: Diplostomidae) in Middle America, with the description of a new species, *J Helminthol.*, 2018, vol. 92, no. 6, pp. 725-739. <https://doi.org/10.1017/s0022149x17000888>
- Magurran, A.E., *Measuring Biological Diversity*, United Kingdom: Editorial Blackwell-Publishing, 2004.
- Martínez-Castro A, Ramírez-Herrera M., *Catálogo de peces ornamentales producidos en Morelos con capacidad de ser Especies Exóticas Invasoras (EEI) (Catalogue of ornamental fish produced in Morelos with capacity of being Exotic Invasive Species (EIS))*, México: CON-ABIO, 2016.
- Matey, V.E., Ervin, E.L. and Hovey, T.E., Asian fish tapeworm (*Bothriocephalus acheilognathi*) infecting a wild population of convict cichlid (*Archocentrus nigrofasciatus*) in southwestern California, *Bull South Calif Acad Sci.*, 2015, vol. 114, no. 2, pp. 89-97. <https://doi.org/10.3160/0038-3872-114.2.89>
- Mendoza, R., Luna, S. and Aguilera, C., Risk assessment of the ornamental fish trade in Mexico: analysis of freshwater species and effectiveness of the FISK (Fish Invasiveness Screening Kit), *Biol Invasions.*, 2015, vol. 17, no. 12, pp. 3491-3502. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0973-5>
- Miller, R., *Freshwater fishes of Mexico*, Chicago IL: University of Chicago Press, 2005.
- Moravec, F., Some aspects of the taxonomy and biology of adult spirurine nematodes parasitic in fishes: a review, *Folia Parasitol.*, 2007, vol. 54, no. 4, pp.239-257. <https://doi.org/10.14411/fp.2007.033>
- Moreno, C.E., *Métodos para medir la biodiversidad (Methods for measuring biodiversity)*, Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis SEA, 2001.
- Piazzini, S., Lori, E., Favilli, L., Cianfanelli, S., Vanni, S. and Manganelli, G., A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany, *Biol Invasions.*, 2010, vol. 12, no. 9, pp. 2959-2965. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9695-x>
- Poulin, R. and Mouillot, D., Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity, *J Parasitol.*, 2005, vol. 91, no. 3, pp. 511-514. <https://doi.org/10.1645/ge-398r>
- Reiczigel, J., Marozzi, M., Fabian, I. and Rószka, L., *Biostatistics for Parasitologists – A primer to Quantitative Parasitology*, *Trends Parasitol.*, 2019, vol. 35, no. 4, pp. 277-281. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003>
- Roche, D.G., Leung, B., Mendoza-Franco, E.F. and Torchin, M.E., Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes, *Int J Parasitol.*, 2010, vol. 40, no. 13, pp. 1525-1530. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.05.007>
- SAGARPA. Norma Oficial Mexicana 033-SAG/ZOO-2014, *Métodos para dar muerte a los animales domésticos y*

- silvestres (Mexican Official Norm 033-SAG/ZOO-2014, METHODS OF EUTHANASIA FOR DOMESTIC AND WILD ANIMALS), México: Diario Oficial de la Federación, 2015.
- Salgado-Maldonado G. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. Auckland: Zootaxa Magnolia Press, 2006. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1324.1.1>
- Salgado-Maldonado, G., Helminth parasites of freshwater fish from Central America, Zootaxa, 2008, vol. 1915, pp. 29-53.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Caspeta-Mandujano, J.M., Soto-Galera, E., Mayén-Peña, E. and Báez-Valé, R., Helminth parasites of freshwater fishes of the balsas river drainage basin of southwestern Mexico, Comp Parasitol., 2001, vol. 68, no. 2, pp. 196-203.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Pineda-López, R.F., Caspeta-Mandujano, J.M., Aguilar-Castellanos, E. and Mercado-Silva, N., Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, east central Mexico, Comp Parasitol., 2004, vol. 71, no. 2, pp.190-202. <https://doi.org/10.1654/4088>
- Sandlund OT, Daverdin R, Choudhury A, Brooks DR, Diserud OH. A survey of freshwater fishes and their macroparasites in the Guanacaste Conservation Area (ACG), Costa Rica. Costa Rica: NINA Report 635, 2010.
- Schmitter-Soto JJ. A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species, Auckland: Zootaxa Magnolia Press, 2007. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1603.1.1>
- Trujillo-Jiménez, P., Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma* (Parapetenia) *istlanum* and *Cichlasoma* (Archocentrus) *nigrofasciatum* in the Amacuzac river, Morelos, Mexico, *J Freshw Ecol.*, 1998, vol. 13, no. 4, pp. 465-473. <https://doi.org/10.1080/02705060.1998.9663643>
- Vidal-Martínez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solís, D. and Mendoza-Franco, E.F., Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico, Praha: Academia, 2001.

LOW LEVEL OF RESISTANCE TO ANTICOAGULANT RODENTICIDES IN THE *VKORC1* GENE IN HOUSE MICE (*MUS MUSCULUS*) AND NORWAY RATS (*RATTUS NORVEGICUS*) IN RUSSIA

© 2021 Maltsev A.N.^{a,c*}, Stakheev V.V.^{b,**}, Ryabov S.V.^{c,***}, Gololobova T.V.^{c,****}, Gashev S.N.^{d,*****}, Bazhenov Yu.A.^{e,*****}, Kotenkova E.V.^{a,*****}

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

^b The Federal Research Center Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don 344006, Russia

^c Scientific Research Systems Biology and Medicine Institute of Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Well-being, Moscow 117246, Russia

^d University of Tyumen, Tyumen, 625003, Russia

^e Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Chita, 672014, Russia

e-mail: *aleks.maltcev@gmail.com; **stvaleriy@yandex.ru; ***ryabovsv@mail.ru; ****1915544@mail.ru; *****gsn-61@mail.ru; *****uran238@ngs.ru; *****evkotenkova@yandex.ru

Received 27 September 2021; revised May 19, 2022; accepted May 29, 2022

Genetic resistance to anticoagulants caused by mutations in the *Vkorc1* gene of the most invasive rodent species – Norway rats and house mice – has not been studied in Russia. We analyzed the variability of the *Vkorc1* gene in house mice and Norway rats in various settlements of Russia, and identified mutations responsible for resistance to rodenticides. Two exons of the *Vkorc1* gene were analyzed in 71 Norway rats from four cities (Moscow, Tyumen, Chita, Rostov-on-Don) and 108 house mice from cities and small settlements (Moscow region, Tormosin, Nizhny Tsasuchey). Three Norway rats (15.8% of the studied individuals) in Moscow have a heterozygous state of the Tyr139Ser mutation, which is responsible for resistance. House mice were not found to have mutations in the *Vkorc1* gene responsible for resistance to anticoagulants of the first and second generation in the Leu128Ser and Tyr139Cys positions located in the third exon. However, in cities, we identified two heterozygous mutations in the first exon have not been described previously in scientific literature: Lys58Arg and Ser31Trp. In Russia, the genetic resistance to rodenticides in settlements in the populations of house mice and Norway rats is significantly lower than in Western Europe.

Key words: invasive species, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, genetic resistance to anticoagulants; *Vkorc1* polymorphism; Tyr139Ser.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-139-141

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

References

- Boyle C.M. Case of apparent resistance of *Rattus norvegicus* Berkenhout to anticoagulant poisons // Nature. 1960. Vol. 188. № 4749. P. 517–517.
- Buckle A. P. Anticoagulant resistance in the United Kingdom and a new guideline for the management of resistant infestations of Norway rats (*Rattus norvegicus* Berk.) // Pest Manag Sci. 2013. Vol. 69. № 3. P. 334–341.
- Buckle A., Endepols S., Klemann N., Jacob J. Resistance testing and the effectiveness of difenacoum against Norway rats (*Rattus norvegicus*) in a tyrosine139cysteine focus of anticoagulant resistance, Westphalia, Germany // Pest Manag Sci. 2013. Vol. 69. № 2. P. 233–239.
- Buckle A., Jones C., Talavera M., Prescott C. Anticoagulant Resistance in Rats and Mice in the UK - Summary Report with new data for 2019-20 Report from the Campaign for Responsible Rodenticide Use (CRRU) UK for the Government Oversight Group. Vertebrate Pests Unit, University of Reading, UK, 2020. 19 pp. <https://www.thinkwildlife.org/> (accessed: 06.10.20).
- Capizzi D., Bertolino S., Mortelliti A. Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests // Mammal Rev. 2014. Vol. 44. № 2. P. 148–162.
- Dodsworth E. Mice are spreading despite such poisons as warfarin // Munic Eng London. 1961. Vol. 3746. P. 1668–1668.

- Duncan B.J.M.L., Koenders A., Burnham Q., Lohr M.T. *Mus musculus* populations in Western Australia lack VKORC1 mutations conferring resistance to first generation anticoagulant rodenticides: Implications for conservation and biosecurity // PLoS One. 2020. Vol. 9:e02362342020. // <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236234>.
- Endepols S., Buckle A., Eason C., Pelz H.J., Meyer A., Berny P. et al. RRAC guidelines on anticoagulant rodenticide resistance management // Technical Report. Croplife International, Brussels. 2015. P. 1–30.
- Espinosa M.B. Efficacy of anticoagulant drugs as rodenticides and genetic variation on *Vkorc1* of *Mus musculus* from Buenos Aires province (Argentina) // J of Basic and Applied Gen. 2013. Vol. 24. № 1. P. 27–31.
- Goulois J., Lambert V., Legros L., Benoit E., Lattard V. Adaptive evolution of the *Vkorc1* gene in *Mus musculus domesticus* is influenced by the selective pressure of anticoagulant rodenticides // Ecol Evol. 2017. Vol. 7. №8. P. 2767–2776.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Res. 1999. Vol. 41. P. 95–98.
- Haniza M.Z., Adams S., Jones E.P., MacNicoll A., Mallon E.B., Smith R.H., Lambert M.S. Large-scale structure of brown rat (*Rattus norvegicus*) populations in England: effects on rodenticide resistance // Peer J. 2015. Vol. 3:e1458.
- Iannucci A., Natali C., Capizzi D., Sinibaldi I., Sposimo P., Ciofi C., Fratini S. First record of VKORC1 sequence mutation associated with resistance to anticoagulant rodenticides in Italian individuals of *Mus musculus domesticus* // Hystrix – It J Mamm. 2019. Vol. 30. P. 183–185.
- Jones C., Talavera M., Buckle A., Prescott C. Anticoagulant Resistance in Rats and Mice in the UK – Summary Report with new data for 2019. Report from the Campaign for Responsible Rodenticide Use (CRRU) UK for the Government Oversight Group. Vertebrate Pests Unit, University of Reading, UK. 2019. 30 pp. https://www.thinkwildlife.org/downloads_resources/ [accessed: 18.09.20].
- Korobitsina K.B., Yakimenko L.V. The role and place of wagneri-like forms of house mouse (Rodentia, Muridae) in the fauna of Russia and adjacent countries // Zool Zh. 2004. Vol. 83. P. 1081–1030. (In Russian with English summary).
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol Biol Evol. 2018. Vol. 35. P. 1547–1549
- Li T., Chang C.Y., Jin D.Y., Lin P.J., Khvorova A., Stafford D.W. Identification of the gene for vitamin K epoxide reductase // Nature. 2004. Vol. 427. P. 541–544.
- Ma X., Wang D., Li N., Liu L., Tian L., Luo C et al. Low warfarin resistance frequency in Norway rats in two cities in China after 30 years of usage of anticoagulant rodenticides // Pest Manag Sci. 2018. Vol. 74. № 11. P. 2555–2560.
- Maltsev A.N., Stakheev V.V., Bogdanov A.S., Fomina E.S., Kotenkova E.V. Phylogenetic relationships of intraspecific forms of the house mouse *Mus musculus*: Analysis of variability of the control region (D-loop) of mitochondrial DNA // Dokl Biol Sci. 2015. Vol. 465. №3. P. 285–288.
- Maltsev A.N., Stakheev V.V., Kotenkova E.V. Role of invasions in formation of phylogeographic structure of house mouse (*Mus musculus*) in some areas of Russia and the near abroad // Russ J Biol Invasions. 2016. Vol. 7. №2. P. 255–267.
- McGee C.F., McGilloway D.A., Buckle A.P. Anticoagulant rodenticides and resistance development in rodent pest species – A comprehensive review // J Stored Prod Res. 2020. Vol. 88. № 101688. P. 1-18.
- Meerburg B.G., Van Gent-Pelzer M.P., Schoelitsz B., Esther A., Van der Lee T.A. Distribution of anticoagulant rodenticide resistance in *Rattus norvegicus* in the Netherlands according to *Vkorc1* mutations // Pest Manag Sci. 2014. Vol. 70. № 11. P. 1761–1766.
- Mironova T.A., Ryl'nikov V.A., Bogacheva A.V., Lavrenchenko L.A. Distribution of VKORC1 gene mutations and resistance of gray rats to anticoagulant rodenticides in a number of Russian cities // Pest Management. 2020. Vol. 1. P. 5–7. (In Russian with English summary).
- Mooney J., Lynch M.R., Prescott C.V., Clegg T., Loughlin M., Hannon B. et al. VKORC1 sequence variants associated with resistance to anticoagulant rodenticides in Irish populations of *Rattus norvegicus* and *Mus musculus domesticus* // Sci Rep. 2018. Vol. 8. № 4535. DOI:10.1038/s41598-018-22815-7.
- OEPP/EPPO Eppo Standard PP 2/1(1). Guideline on good plant protection practice: principles of good plant protection practice // OEPP/EPPO Bulletin. 1994. Vol. 24. P. 233–240.
- Oldenburg J., Marinova M., Müllerreible C., Watzka M., The vitamin K cycle // Vitam Horm. 2008. Vol. 78. P. 35–62.
- Pelz H.J., Rost S., Hunerberg M., Fregin A., Heiberg A.C., Baert K. et al. The genetic basis of resistance to anticoagulants in rodents // Genetics. 2005. Vol. 170. № 4. P. 1839–1847.
- Pelz H.J., Rost S., Muller E., Esther A., Ulrich R.G., Muller C.R. Distribution and frequency of *Vkorc1* sequence variants conferring resistance to anticoagulants in *Mus musculus* // Pest Manag Sci. 2012. Vol. 68. P. 254–259.
- Petrosyan V.G., Khlyap L.A. The most dangerous invasive species in Russia (TOP-100) / Eds. Yu.Yu. Dgebuadze, M.: KMK Scientific Press Ltd, 2018. 688 p. (In Russian with English summary).
- Pocock M.J., Searle J.B., White P.C. Adaptations of animals to commensal habitats: population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms // J Anim Ecol. 2004. Vol. 73. №5. P. 878–888.
- Prager E.M., Tichy H., Sage R.D. Mitochondrial DNA sequence variation in the eastern house mouse, *Mus musculus*: comparison with other house mice and report of a 75-bp tandem repeat // Genetics. 1996. Vol. 143. P. 427–446.
- Prescott C. Resistance to the anticoagulant rodenticides – the deployment of the new molecular methodology to identify mutations of the VKORC1 resistance gene,

- and understanding their potential impact on treatment outcome // *Pest Management*. 2013. T.88. №4. C. 39-46. (In Russian with English summary).
- Prescott C.V., Buckle A.P., Gibbings J.G., Allan Ed N.W., Stuart A.M. Anticoagulant resistance in Norway rats (*Rattus norvegicus* Berk.) in Kent – a VKORC1 single nucleotide polymorphism, tyrosine139phenylalanine, new to the UK // *Intl J Pest Management*. 2010. Vol. 57. №1. P. 61–65.
- Rost S., Fregin A., Ivaskevicius V., Conzelmann E., Hörtnagel K., Pelz H.J., Lappegard K., Seifried E., Scharrer I., Tuddenham E.G., Müller C.R., Strom T.M., Oldenburg J., Mutations in *VKORC1* cause warfarin resistance and multiple coagulation factor deficiency type 2 // *Nature*. 2004. Vol. 427. № 6974. P. 537–541.
- Rost S., Pelz H.J., Menzel S., Conzelmann E., MacNicoll A.D., León V., Song K.J., Jäkel T., Oldenburg J., Müller C.R. Novel mutations in the VKORC1 gene of wild rats and mice—a response to 50 years of selection pressure by warfarin? // *BMC Genet*. 2009. V. 10. №1. P. 1-9.
- Spiridonova L.N., Introgression of nuclear and mitochondrial DNA markers of *Mus musculus musculus* to aboriginal populations of wild mice from Central Asia (*M. m. wagneri*) and South Siberia (*M. m. gansuensis*) // *Mol Biol*. 2014. Vol. 48. P.75–83.
- Unified register of certificates of state registration in the Russian Federation, 2020 (<https://portal.eaeunion.org>).