

ISSN 1996–1499

2022 №3



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

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

Редакционная коллегия

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

Тематика журнала

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

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

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

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

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

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

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

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

E-mail: invasjour@sevin.ru

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

Содержание

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г. ЧАСТОТА И СТЕПЕНЬ ДОМИНИРОВАНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ И АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ В СИНАНТРОПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮГА РОССИИ	2
Баранов В.Ю., Васильев А.Г. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РОТАНА (<i>PERCCOTTUS GLENII</i>) ПРИ КОЛОНИЗАЦИИ ВОДОЁМОВ	18
Винарский М.В., Ворошилова И.С., Гусаков В.А. <i>PHYSELLA ACUTA</i> (DRAPARNAUD, 1805) (MOLLUSCA: GASTROPODA: PHYSIDAE) В БАССЕЙНЕ РЕКИ ДОНГНАЙ (ПРОВИНЦИЯ ЛАМДОНГ, ВЬЕТНАМ): ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ	38
Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р., Карташова А.С., Шелепова О.В. БИОМОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС <i>ADENOCAULON ADHAERESCENS</i> MAXIM (ASTERACEAE) – ИНВАЗИОННОГО ВИДА В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ	52
Володченко А.Н. НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ ИНВАЗИОННОГО АРЕАЛА <i>AGRILUS PLANIPENNIS</i> (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	69
Лазарева В.И. РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ И ЧУЖЕРОДНЫХ КОПЕПОД (CRUSTACEA, COPEPODA) В ПЛАНКТОНЕ ВОДОЁМОВ БАССЕЙНА РЕКИ ДОН	79
Лобуничева Е.В., Литвин А.И., Зайцева В.Л., Думнич Н.В. РАСПРОСТРАНЕНИЕ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ <i>KELLICOTTIA BOSTONIENSIS</i> (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВОДОЁМАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ	99
Матишов Г.Г., Шохин И.В., Булышева Н.И., Коваленко М.В. ЭКСПАНСИЯ ВОСТОЧНОЙ КРЕВЕТКИ <i>PALAEOMON MACRODACTYLUS</i> RATHBUN, 1902 (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEOMONIDAE) В АЗОВО-ДОНСКОМ БАССЕЙНЕ	108
Михайлов Р.А. ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОДА <i>DREISSENA</i> В КРУПНОМ ПРИТОКЕ ВОДОХРАНИЛИЩА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ (НА ПРИМЕРЕ РЕКИ СВЯГА)	114
Перова С.Н. ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>BRANCHIURA SOWERBYI</i> BEDDARD, 1892 (OLIGOCHEATA, NAIDIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	130
Приданников М.В., Зиновьева С.В., Худякова Е.А., Лиманцева Л.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г. ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ АРЕАЛА КАРТОФЕЛЬНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ <i>GLOBODERA ROSTOCHIENSIS</i> (WOLLENWEBER, 1923) (NEMATODA, HETERODERIDAE) В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ	135
Савинов И.А. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТЕПЕНИ НАТУРАЛИЗАЦИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>EUONYMUS</i> (CELASTRACEAE) В СРЕДНЕЙ РОССИИ И НА КАВКАЗЕ: ИТОГИ И ДАЛЬНЕЙШИЕ ТЕНДЕНЦИИ	160
Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Морозова Д.А., Тютин В.А. ДИНАМИКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ТРЕМАТОД В ДВУХ ПОСТОЯННЫХ ПОСЕЛЕНИЯХ ПОНТО- АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА <i>LITHOGLYPHUS NATICOIDES</i> (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROPHIDAE) НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА	168
Ширнина Л.В. ИНВАЗИОННЫЙ ВИД ХЕРМЕСА <i>PINEUS STROBI</i> (HARTIG, 1839) (HEMIPTERA: ADELGIDAE) НА <i>PINUS STROBUS</i> L. В ЦЕНТРАЛЬНЫХ ОБЛАСТЯХ РОССИИ	178
Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Тайсумов М.А., Шхагапсоева К.А. ЧЁРНЫЙ СПИСОК ФЛОРЫ ЧЕЧЕНСКОЙ РЕСПУБЛИКИ	186

ЧАСТОТА И СТЕПЕНЬ ДОМИНИРОВАНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ И АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ В СИНАНТРОПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮГА РОССИИ

©2022 Акатов В.В.^{а, *}, Акатова Т.В.^б, Ескина Т.Г.^б, Сазонец Н.М.^а, Чефранов С.Г.^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 16.06.2022. После доработки 19.08.2022. Принята к публикации 26.08.2022

Несмотря на устойчивый интерес биологов к проблеме инвазий, роль чужеродных доминантов в формировании растительного покрова регионов-реципиентов всё ещё количественно не оценена. Мы сравнили частоту и степень доминирования чужеродных и аборигенных видов растений на девяти участках синантропной растительности окрестностей нескольких населённых пунктов Республики Адыгея и Краснодарского края (Западный Кавказ: бассейны рек Белая, Туапсе и Агой; Кубано-Приазовская низменность). В их пределах было заложено от 1950 до 3683 учётных площадок площадью 1 м² (всего 24 847), на которых было оценено проективное покрытие доминирующих видов. Результаты показали, что около 10% доминантов, выявленных на изученных участках синантропных сообществ, являются чужеродными. По сравнению с местными доминантами они характеризуются в среднем (в расчёте на один вид) несколько более высокой частотой доминирования и достижения покрытия более 80%. При этом в среднем для участков чужеродные виды растений доминируют на 12% учётных площадок (на разных участках от 2 до 28%), а покрытия более 80% достигают лишь на 2.9% (0.04–7.7%). Видовое сходство между комплексами чужеродных доминантов разных участков в среднем выше, чем сходство комплексов аборигенных доминантов. Это означает, что усиление позиций чужеродных видов ведёт к усилению однородности синантропной растительности юга России.

Ключевые слова: синантропные сообщества, чужеродные доминанты, аборигенные доминанты, частота доминирования, проективное покрытие, видовое сходство.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-02-17

Введение

Привнесённые в новые места чужеродные растения оказываются изолированными от специализированных хищников и патогенов, которые ограничивают рост численности их популяций в местах исходного произрастания [Mack et al., 2000; Неронов, Луцкекина, 2001; Maron, Vilà, 2001]. Данное обстоятельство, а также низкая устойчивость местных видов растений к средообразующей деятельности и аллелопатическому воздействию некоторых чужеродных видов [Meiners et al., 2001; Callaway, Ridenour, 2004; Hejda et al., 2017; Rejmánek, Simberloff, 2017; Blackburn et al., 2019], способствуют тому, что встречаемость и обилие последних в регионах-реципиентах нередко оказываются существенно более высокими, чем на родине. В результате они часто занимают лидирующие позиции в

растительных сообществах, по крайней мере, в нарушенных или синантропных [Callaway, Ridenour, 2004; Hejda et al., 2009; Виноградова и др., 2010; Rejmánek et al., 2013].

Поскольку доля чужеродных видов в региональных флорах непрерывно увеличивается, растёт вероятность того, что всё большее их число будет доминировать в будущем, и при этом они смогут достигать большего участия в сообществах, чем аборигенные доминанты [Meiners et al., 2001; Callaway, Ridenour, 2004; Rejmánek et al., 2013; Seabloom et al., 2015; Liu et al., 2017; Rejmánek, Simberloff, 2017]. Высказывается опасение, что результатом данного процесса может стать снижение фиторазнообразия регионов-реципиентов, повышение однородности растительного покрова нарушенных ландшафтов, фундаментальная трансформация их экосистем [Pimental et al.,

2000; Неронов, Луцкекина, 2001; Blackburn et al., 2019; и др.]. Но какова роль чужеродных доминантов в формировании современного растительного покрова? Удивительно, но, несмотря на устойчивый интерес биологов к проблеме инвазий, информация по данному вопросу очень ограничена [Houlihan, Findlay, 2004]. Целью наших исследований является восполнение данного пробела применительно к синантропной растительности окрестностей населённых пунктов юга России путём сопоставления частоты и степени доминирования чужеродных и аборигенных видов растений.

Материал и методика

Исследование было выполнено в четырёх существенно различающихся по климату и растительности районах Республики Адыгея и Краснодарского края (рис. 1).

1. Окрестности г. Майкопа (Республика Адыгея): Западный Кавказ, долина р. Белой, 180–260 м над ур. м. Пояс широколиственных лесов с доминированием *Quercus robur*. Среднегодовая температура воздуха равна 11.8 °С, средняя температура июля 22.8 °С, января –1.6 °С; годовая сумма осадков составляет 700–800 мм [Бузаров и др., 1995].

2. Окрестности пос. Гузерипль (Майкопский район Республики Адыгея): Западный Кавказ, долина р. Белой, 670–800 м над ур. м. Пояс буково-пихтовых лесов. Среднегодовая температура воздуха 7.9 °С, средняя температура июля 18 °С, января –2 °С, годовая сумма осадков 1150 мм [Бузаров и др., 1995].

3. Окрестности населённых пунктов Кирпичное и Агуй-Шапсуг (Туапсинский район Краснодарского края): российское Причерноморье, долины рек Туапсе и Агой, 60–80

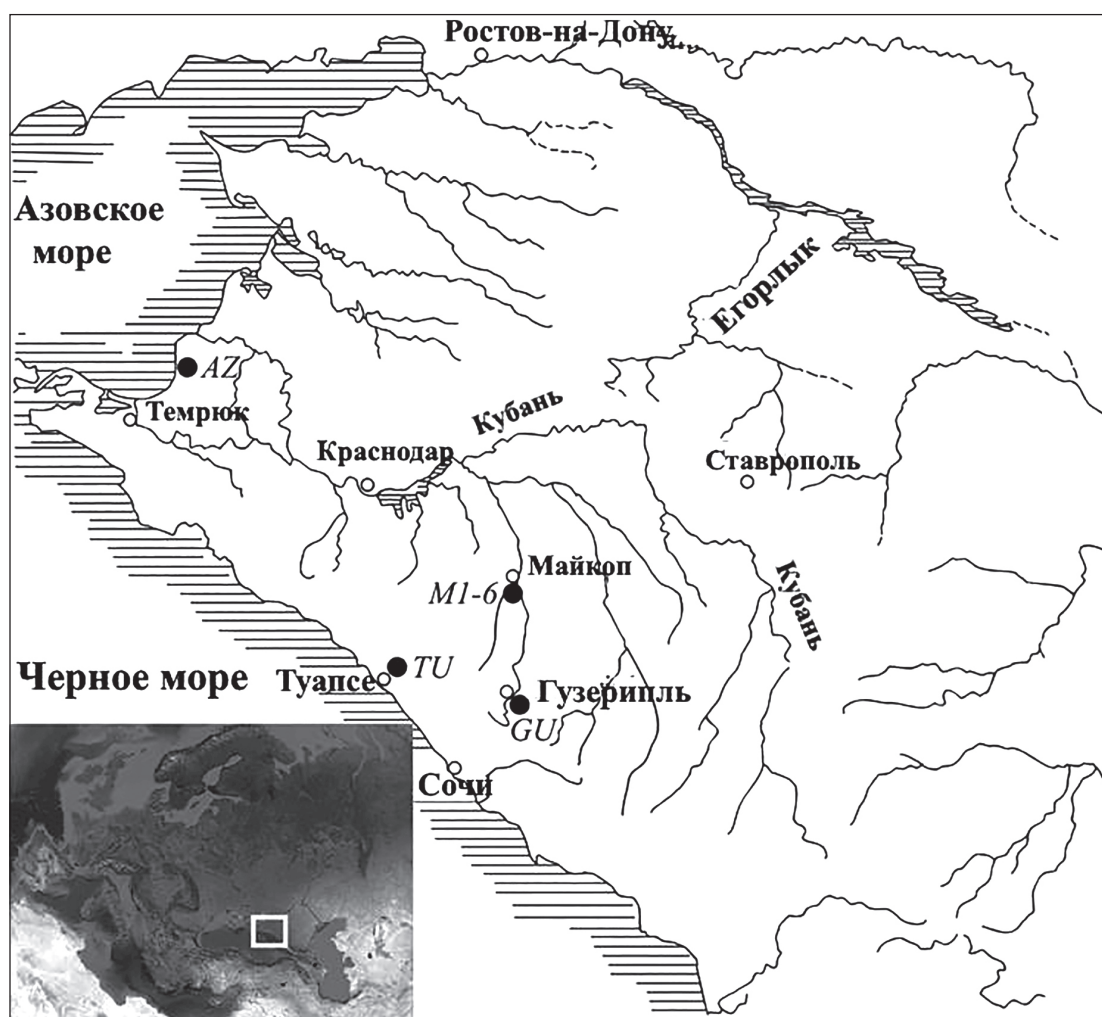


Рис. 1. Географическое расположение изученных участков синантропной растительности (SVS). M1, M2..., AZ – их условные обозначения.

м над ур. м. Пояс широколиственных лесов с доминированием *Quercus petraea*. Среднегодовая температура воздуха 13.5 °С, средняя температура августа 25.2 °С, января 5.4 °С, годовое количество осадков 1219 мм [Агроклиматический справочник..., 1961].

4. Окрестности населённых пунктов Черноерковская, Прорвенский и Голубая Нива (Славянский район Краснодарского края): Кубано-Приазовская низменность, 0–7 м над ур. м. Преобладающие типы растительности: тростниковые плавни, сообщества солончаков, болотно-солончаковые и остепнённые луга [Шифферс, 1953; Приазовский..., 2014]. Среднегодовая температура воздуха 11 °С, средняя температура июля 23 °С, января –2 °С; годовое количество осадков около 600 мм [Агроклиматический справочник..., 1961].

В окрестностях г. Майкопа в качестве объектов исследования мы выбрали пять участков синантропной растительности (synanthropic vegetation sites – SVS). Их растительный покров сформирован на местообитаниях разных типов: пустырей, заброшенных полей и ого-

родов, опушек вдоль нарушенных участков леса, почвенных обнажений, обочин грунтовых автомобильных дорог, железнодорожных насыпей и т. д. Каждый из участков был разбит на несколько (16–31) относительно однородных пробных площадей по 0.15–0.2 га (sampling plots – SP), в пределах которых регулярным способом было заложено 100–150 учётных площадок по 1 м² (accounting plots – AP). На каждой учётной площадке была оценена роль доминирующих видов в формировании травостоя по пятибалльной шкале: 1 – доминирующий вид не выражен; 2 – проективное покрытие доминирующего вида менее 40%; 3 – 40–60%; 4 – 60–80%; 5 – более 80%. Аналогичным образом мы описали пробные площади в окрестностях горного посёлка Гузерипль (21 SP), а также населённых пунктов Туапсинского (21 SP) и Славянского районов (26 SP) Краснодарского края. Координаты центров SVS представлены в таблице 1.

Изученные участки синантропной растительности характеризуются сходным набором местообитаний, однако их соотношение

Таблица 1. Характеристика изученных участков синантропной растительности (SVS)

SVS	Усл. обозн.	Координаты	Высота над ур. м (м)	n_1	n_2
Окрестности г. Майкопа, Республика Адыгея					
Западный	M1	44°36'31" с. ш., 40°03'10" в. д.	202	26	2970
Южный	M2	44°35'27" с. ш., 40°06'28" в. д.	229	21	2317
Юго-восточный 1	M3	44°34'16" с. ш., 40°08'37" в. д.	241	20	2479
Юго-восточный 2	M4	44°33'55" с. ш., 40°08'31" в. д.	249	31	3683
Восточный	M5	44°35'42" с. ш., 40°08'48" в. д.	257	20	2220
Берега рек Белая и Курджипис	M6	44°34'01" – 44°36'08" с. ш. 40°02'36" – 40°05'21" в. д.	182–209	16	1950
Майкопский район, Республика Адыгея					
Пос. Гузерипль	GU	44°00'03" с. ш., 40°08'09" в. д.	670	21	2930
Туапсинский район, Краснодарский край					
Аул Агуй-Шапсуг	TU	44°10'39" с. ш., 39°03'53" в. д.	87	12	1564
Село Кирпичное		44°09'51" с. ш., 39°12'12" в. д.	66	9	1241
Славянский район, Краснодарский край					
Ст. Черноерковская	Az	45°35'17" с. ш., 37°44'08" в. д.	0.5	6	870
Хут. Прорвенский		45°31'55" с. ш., 37°42'01" в. д.	0.5	12	1610
Пос. Голубая Нива		45°40'04" с. ш., 37°51'38" в. д.	0.5	8	1007

Примечание: SVS – в этой и в других таблицах это участки синантропной растительности (M1, M2 и др. – их условные обозначения); n_1 – число пробных площадей (SP), n_2 – число учётных площадок (AP).

неодинаково. Так, в окрестностях г. Майкопа доля SP, заложенных на пустырях (старых залежах, а также нарушенных в разной степени и по разным причинам участках растительного покрова), составляет 72%, вдоль дорог – 26%, на заброшенных огородах – 2%; в окрестностях пос. Гузерибль доля SP, заложенных на таких местообитаниях, составила 29, 52 и 19%, соответственно; в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района Краснодарского края – 62, 14 и 23%; Славянского района (Кубано-Приазовская низменность) – 50, 42 и 8%. То есть на всех участках наиболее высокую долю составляют SP, заложенные на пустырях. При этом в окрестностях пос. Гузерибль и населённых пунктов Туапсинского района наиболее высока доля SP, заложенных на участках заброшенных огородов; в окрестностях населённых пунктов Славянского района – вдоль дорог. Вдоль берегов р. Белая и её левого притока – р. Курджипс – преобладают сильно нарушенные участки леса и обезлесенные участки, частично используемые для рекреации.

Общее число заложенных учётных площадок (AP) составило 24 847 (от 1950 до 3683 на отдельных SVS). На их основе были рассчитаны и сопоставлены значения нескольких показателей: 1) доля учётных площадок (AP) без выраженного доминанта от общего числа таких площадок, заложенных в пределах SVS; 2) доля AP с покрытием доминантов менее 40%, 40–60%, 60–80%, более 80%; 3) доля AP с доминированием определённого вида (в том числе с покрытием менее 40%, 40–60%, 60–80%, более 80%); 4) число доминирующих видов (в том числе отдельно аборигенных и чужеродных), имеющих разное покрытие.

С целью оценки влияния чужеродных доминантов на степень однородности синантропной растительности мы рассчитали видовое сходство комплексов аборигенных и чужеродных доминантов между всеми изученными SVS. Для этого использовали коэффициент Сьеренсена ($K_s = 2C/(A+B)$), где A и B – число видов в сравниваемых комплексах видов; C – общее число видов в них). Для визуализации паттернов сходства комплексов доминантных видов мы использовали метод

главных компонент (PCA-ординация). Ординацию проводили на основании данных по присутствию-отсутствию видов на SVS. Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета PAST 3.16 [Hammer, 2012].

Достоверность разности между выборочными долями оценивали с использованием критерия Стьюдента (t); тесноту связи между значениями анализируемых параметров – с использованием коэффициента корреляции рангов Спирмена; сравнение выборок с попарно связанными вариантами, используя непараметрический критерий Вилкоксона (W), с попарно не связанными вариантами – непараметрический критерий Уайта (T). Названия видов сосудистых растений даны преимущественно по А.С. Зернову [2006]. Отнесение доминирующих видов к определённым флороценоэлементам было выполнено по А.А. Иванову [2019].

Результаты

Как видно из таблицы 2, доля учётных площадок (AP) без выраженного доминанта в среднем составила 38% от общего их числа на всех девяти SVS (на разных SVS она варьирует от 29 до 56%); доля площадок с покрытием доминантов до 60% – 38% (35–43%), с покрытием 60–80% – 13% (5–17%), более 80% – 11% (2–19%). Наиболее высокой долей учётных площадок (AP) с покрытием доминантов более 80% характеризуются участки в окрестностях населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности (19%), наименьшей (менее 10%) – в окрестностях г. Майкопа.

Общее число видов, выявленных в качестве доминантов хотя бы на одной из учётных площадок на всех девяти SVS, составило 257. На отдельных участках их число варьировало от 44 до 100, в среднем – 62 вида. В таблице 3 показано их распределение по флороценоэлементам. Из нее видно, что на всех участках большая часть доминантов относится к рудеральным видам (облигатным или факультативным). Их доля варьирует от 39% до 51%, в среднем – 45%. Вторую позицию на большинстве участков занимают луговые виды. В окрестностях горного посёлка Гузе-

Таблица 2. Доля учётных площадок (%), характеризующихся разным проективным покрытием доминирующих видов

SVS	M1	M2	M3	M4	M5	M6	GU	TU	AZ	mean
no dom.	55.5	45.6	32.5	38.1	46.1	32.0	31.9	30.2	28.6	37.8
20–40%	27.2	23.5	15.2	19.5	8.8	25.3	16.2	15.9	20.7	19.2
40–60%	10.2	14.6	21.7	16.3	29.7	17.7	20.5	18.6	18.2	18.6
60–80%	5.3	9.7	16.9	12.7	11.5	14.5	16.4	16.9	13.5	13.0
80–100%	1.8	6.7	13.7	13.4	3.9	10.6	15.0	18.3	19.0	11.4

Примечание: no dom. – доминант отсутствует; mean – здесь и далее средние для участков значения характеристик.

рипль – лесные. Третью позицию на большинстве участков в окрестностях г. Майкопа, а также в окрестностях населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности, занимают степные виды, на других участках – лесные.

25 доминантов являются чужеродными: *Abutilon theophrasti*, *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. hypochondriacus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca*, *Bidens frondosa*, *Campsis radicans*, *Conyza canadensis*, *Digitaria sanguinalis*, *Euphorbia nutans*, *Galinsoga quadriradiata*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Paspalum dilatatum*, *Phalacrolooma septentrionale*, *Phytolacca americana*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*, *Sorghum halepense*,

Stachys byzantina, *Rudbeckia hirta*, *Xanthium albinum*. Они составляют 9.7% от общего числа доминирующих видов. На отдельных участках их число варьирует от 3 до 15 (6.8–17.1%), в среднем – 7.4 (11.9%) (табл. 4). Наиболее высокая доля чужеродных доминантов выявлена в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района (15.6%), относительно низкая (до 10%) – на пустырях некоторых участков в окрестностях г. Майкопа и в окрестностях населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности (табл. 4).

Число видов, имеющих покрытие более 80% хотя бы на одной из учётных площадок, составило 136. На отдельных участках их число варьировало от 11 до 44, в среднем –

Таблица 3. Распределение по флороценоэлементам комплексов доминирующих видов и видов, достигающих проективного покрытия более 80%

SVS	M1	M2	M3	M4	M5	M6	GU	TU	AZ	mean
Комплексы доминирующих видов										
<i>S</i>	50	70	44	57	32	41	100	96	67	61.9
Рудеральный	51.0	11.3	6.8	7.0	9.4	40.0	38.8	42.1	50.0	45.4
Лесной	2.0	26.8	25.0	24.6	28.1	12.5	26.5	13.7	7.8	10.8
Луговой	26.5	7.0	15.9	15.8	6.3	25.0	16.3	22.1	21.9	24.0
Степной	18.4	4.2	6.8	8.8	9.4	12.5	6.1	8.4	10.9	11.3
Аквальный	2.0	50.7	45.5	43.9	46.9	10.0	12.2	13.7	9.4	8.5
Комплексы видов, достигающих покрытия более 80%										
<i>S</i>	13	29	22	35	11	12	36	44	44	27.3
Рудеральный	46.2	15.4	14.3	8.6	9.1	54.5	44.4	43.2	48.7	45.4
Лесной	7.7	15.4	19.0	28.6	45.5	18.2	25.0	18.2	7.7	13.8
Луговой	30.8	3.8	14.3	17.1	9.1	18.2	8.3	15.9	15.4	21.9
Степной	15.4	7.7	9.5	8.6	–	9.1	8.3	4.5	12.8	10.5
Аквальный	–	57.7	42.9	37.1	36.4	–	13.9	18.2	15.4	8.1

Примечание: *S* – число доминирующих видов; в поле таблицы – доля видов (в процентах) определённого флороценоэлемента от общего числа видов (распределение видов по флороценоэлементам было выполнено по А.А. Иванову [2019]).

Таблица 4. Соотношение между числом аборигенных и чужеродных видов в доминантных комплексах участков синантропной растительности района исследований

SVS	M1	M2	M3	M4	M5	M6	GU	TU	AZ	mean
Доминирующие виды										
S	50	70	44	57	32	41	100	96	67	61.9
S_N	45	60	41	51	28	34	89	81	61	54.4
S_E	5	10	3	6	4	7	11	15	6	7.4
S_E/S , %	10.0	14.3	6.8	10.5	12.5	17.1	11.0	15.6	9.0	11.9
Виды, достигающие проективного покрытия более 80%										
S_S	13	29	22	35	11	12	36	44	44	27.3
S_{SN}	11	25	21	31	11	10	32	40	41	24.7
S_{SE}	3	5	1	5	1	3	6	8	3	3.9
S_{SE}/S_S , %	15.4	13.8	4.5	11.4	0.0	16.7	11.1	9.1	6.8	9.5
Соотношение между числом доминирующих видов и числом видов, достигающих проективного покрытия более 80%										
S_{SN}/S_N , %	24.4	41.67	51.22	60.8	39.29	29.4	35.9	49.38	67.21	44.4
S_{SE}/S_E , %	60	60	33.3	83.3	25	42.9	54.6	46.6	50	50.5

Примечание: S , S_N и S_E – общее число доминирующих видов, число аборигенных и чужеродных доминантов, соответственно; S_S , S_{SN} и S_{SE} – общее число видов, число аборигенных и чужеродных видов, соответственно, достигающих проективного покрытия на учётных участках более 80%.

27 видов (табл. 4). На большинстве участков среди таких видов преобладают рудеральные ценоэлементы. Их доля варьирует от 37% до 58%, в среднем – 46% (табл. 3). Таким образом, доля рудеральных видов среди доминантов и видов, достигающих покрытия более 80%, примерно одинакова. Вторую и третью позиции в этом отношении на большинстве участков занимают луговые и лесные виды.

17 доминантов, достигающих покрытия более 80%, являются чужеродными: *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca*, *Bidens frondosa*, *Campsis radicans*, *Digitaria sanguinalis*, *Conyza canadensis*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Phalacrolooma septentrionale*, *Rudbeckia hirta*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*, *Sorghum halepense*, *Stachys byzantina*, *Xanthium albinum*. Они составляют 12.5% от общего числа видов, достигающих высокого покрытия. На отдельных участках их число варьирует от 1 до 8 (4.5–25%), в среднем – 3.9 (15%). Наиболее высокая доля чужеродных видов, способных достигать покрытия выше 80%, от общего числа таких видов, выявлена на обезлесенных участках береговой зоны рек Белая и Курджипс (25%), наиболее низ-

кая – на пустырях, расположенных в окрестностях г. Майкопа (4.5%) (табл. 4).

Доля видов, достигающих покрытия более 80%, составила 50.8% от общего числа доминантов. Только для аборигенных видов эта доля составляет 51.3%, для чужеродных – 68%, то есть выше, но разница статистически незначима (критерий Стьюдента, $t = 1.59$). На отдельных участках этот показатель для всех видов варьировал от 26% до 65.7% (в среднем 43.3%), для аборигенных – от 24.4% до 67.2% (в среднем 44.4%), для чужеродных – от 25% до 83.3% (в среднем 44%) (табл. 4). В целом как чужеродные, так и аборигенные виды с высокой частотой доминирования, чаще достигают покрытия более 80%. При этом теснота связи между числом участков, на которых виды доминировали и на которых достигали высокого покрытия (более 80%), у чужеродных и аборигенных растений оказалась примерно одинаковой (коэффициент корреляции Спирмена, чужеродные виды: $n = 25$, $r = 0.838$, $P < 0.01$; аборигенные: $n = 229$, $r = 0.861$, $P < 0.01$).

Среднее видовое сходство комплексов доминантных видов между участками составило 0.36 ± 0.02 ; сходство списков видов, достигаю-

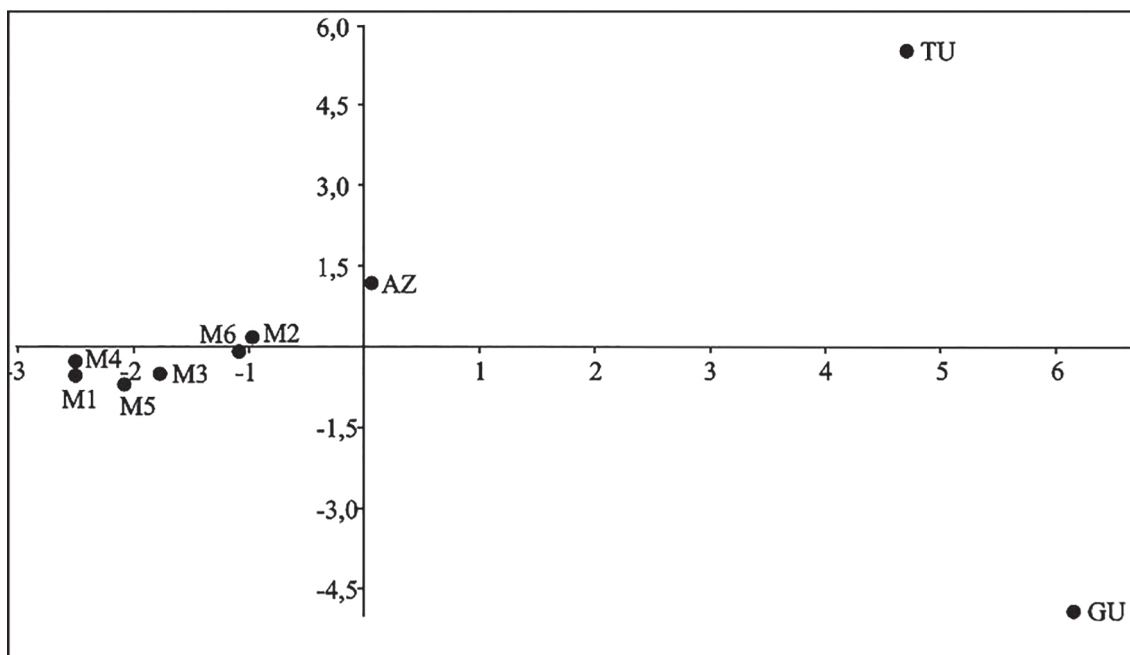


Рис. 2. PCA-ординация комплексов доминирующих видов, выявленных на изученных участках синантропной растительности (M1, M2...AZ – их условные обозначения).

щих покрытия более 80%, составило 0.27 ± 0.02 (табл. 5), то есть несколько ниже (разница статистически значимая, критерий Вилкоксона, $W = 17$, $n = 36$, $P < 0.01$). Как видно из рисунка 2, относительно высокое видовое сходство наблюдается между доминантными комплексами синантропной растительности участков, расположенных в окрестностях г. Майкопа. К ним близок доминантный комплекс окрестностей населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности. Наиболее оригинальным составом доминантов характеризуются участки, расположенные в окрестностях горного

посёлка Гузерипль и населённых пунктов Туапсинского района. При этом среднее сходство списков чужеродных видов между участками в целом (0.46 ± 0.03), так же, как и тех из них, которые достигают более 80% (0.31 ± 0.04), в среднем выше, чем сходство аналогичных комплексов аборигенных видов (0.35 ± 0.02 и 0.26 ± 0.01 , соответственно) (табл. 5). В первом случае разница является статистически значимой (критерий Вилкоксона, $n = 36$, $W = 103$, $P < 0.01$).

К пяти видам с наиболее высокой средней для девяти участков частотой доминирования

Таблица 5. Сходство доминантных комплексов, сформированных аборигенными и чужеродными видами растений

SVS	M1	M2	M3	M4	M5	M6	GU	TU	AZ
M1		0.46	0.51	0.50	0.36	0.38	0.22	0.25	0.34
M2	0.67		0.46	0.52	0.32	0.36	0.28	0.28	0.35
M3	0.75	0.46		0.67	0.38	0.43	0.29	0.33	0.37
M4	0.73	0.50	0.67		0.33	0.42	0.26	0.32	0.30
M5	0.67	0.43	0.57	0.80		0.23	0.22	0.26	0.27
M6	0.67	0.71	0.60	0.62	0.55		0.24	0.30	0.23
GU	0.38	0.48	0.43	0.35	0.27	0.44		0.41	0.28
TU	0.30	0.56	0.22	0.38	0.42	0.45	0.46		0.34
AZ	0.18	0.25	0.22	0.17	0.20	0.31	0.35	0.29	

Примечание: в верхнем правом углу расположены значения коэффициентов видового сходства Сьеренсена (в долях) для комплексов аборигенных доминантов, в нижнем левом – для комплексов чужеродных доминантов. Значения сходства, превышающие 0.40, выделены полужирным шрифтом, 0.50 – дополнительно подчеркнуты.

относятся четыре аборигенных вида (*Elytrigia repens*, *Medicago falcata*, *Rubus caesius* и *Melilotus officinalis*) и один чужеродный (*Ambrosia artemisiifolia*) (табл. 6). Самую высокую в среднем частоту доминирования в синантропных сообществах региона имеет *Elytrigia repens*. *Ambrosia artemisiifolia* находится на второй позиции. В топ 10 попадают два чужеродных доминанта. Кроме амброзии это *Phalacrolooma septentrionale*, который занимает десятую позицию. В топ 20 вошли четыре чужеродных доминанта. *Helianthus tuberosus* находится на 18-й и *Solidago canadensis* на 19-й позициях. Если рассматривать отдельные участки, то на шести из них наиболее высокую частоту доминирования имеет *Elytrigia repens* (в окрестностях г. Майкопа и на участках синантропной растительности Кубано-Приазовской низменности)

(табл. 6). На обезлесенных участках береговой зоны рек Белая и Курджипс лидирующие позиции занимают *Medicago falcata*, *Melilotus officinalis* и *Solidago canadensis*; в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района – *Ambrosia artemisiifolia*, пос. Гузерибль – *Ambrosia artemisiifolia* и *Helianthus tuberosus* (табл. 6). Из таблицы 6 также видно, что *Ambrosia artemisiifolia* имеет высокую частоту доминирования в окрестностях населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности (занимает в этом отношении вторую позицию) и на одном из участков окрестностей г. Майкопа (третья позиция). *Phalacrolooma septentrionale* имеет относительно высокую частоту доминирования на одном из участков окрестностей г. Майкопа и в населённых пунктах Туапсинского района; *Helianthus tuberosus* – в пос. Гузерибль и

Таблица 6. Частота доминирования и частота достижения проективного покрытия более 80% некоторыми чужеродными и аборигенными видами растений на участках синантропной растительности

SVS	M1	M2	M3	M4	M5	M6	GU	TU	AZ	mean
Виды с наиболее высокой частотой доминирования										
<i>Elytrigia repens</i>	15.42	7.21	30.42	16.10	26.40	0.62	0.66	0.43	18.18	12.83
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	4.11³	0.56²²	0.48¹⁸	1.52⁹	1.94⁸	3.44⁶	10.85¹	13.80¹	7.59²	4.92
<i>Medicago falcata</i>	5.05	–	11.01	7.66	–	12.72	0.07	0.43	3.05	4.44
<i>Melilotus officinalis</i>	1.31	5.05	0.20	1.33	0.09	10.92	0.86	1.07	0.40	2.36
<i>Rubus caesius</i>	0.13	3.63	1.05	0.41	3.06	8.56	1.38	2.42	0.09	2.30
<i>Trifolium repens</i>	0.20	0.69	0.08	0.30	3.69	3.74	4.87	2.38	–	1.77
<i>Achillea millefolium</i>	2.63	2.20	2.46	1.68	4.82	–	1.07	0.04	0.46	1.71
<i>Calamagrostis epigeios</i>	–	2.03	0.89	1.19	0.68	0.97	0.48	1.49	5.41	1.46
<i>Cynodon dactylon</i>	0.07	2.72	1.49	0.08	–	1.23	–	2.21	4.55	1.37
<i>Phalacrolooma septentrionale</i>	1.04⁸	0.17³⁶	0.85¹³	4.29⁴	0.09¹⁸	1.59⁸	0.79¹⁸	3.13⁵	–	1.33
Виды, наиболее часто достигающие покрытия более 80%										
<i>Elytrigia repens</i>	0.21	0.13	3.95	1.87	2.46	–	0.03	0.04	4.01	1.41
<i>Helianthus tuberosus</i>	–	1.68¹	–	–	–	–	4.54¹	3.95¹	–	1.13
<i>Medicago falcata</i>	0.68	–	2.18	2.99	–	1.76	–	0.25	1.32	1.02
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.14⁴	0.04¹⁸	0.04¹⁸	0.38¹⁰	–	0.53⁶	1.23⁴	2.42³	2.27²	0.78
<i>Solidago canadensis</i>	0.24²	0.13⁹	–	0.30¹³	–	3.73¹	–	–	–	0.49
<i>Rubus caesius</i>	0.03	0.30	0.28	0.24	0.17	1.92	0.38	0.82	–	0.46
<i>Cynodon dactylon</i>	–	0.09	0.97	0.05	–	–	–	0.39	2.06	0.40
<i>Sambucus ebulus</i>	–	0.04	0.28	–	–	–	1.40	1.81	–	0.39
<i>Melilotus officinalis</i>	0.10	0.13	–	0.68	–	1.07	0.14	0.25	0.17	0.28
<i>Trifolium repens</i>	–	0.04	0.04	–	0.25	0.80	0.58	0.46	–	0.24

Примечание: частота доминирования и частота достижения покрытия более 80% даны в процентах; чужеродные виды выделены полужирным шрифтом; дополнительно для этих видов показан их ранг среди других доминантов в пределах определённых участков синантропной растительности (SVS).

в населённых пунктах Туапсинского района. *Parthenocissus quinquefolia* занимает седьмую позицию на одном из участков в окрестностях г. Майкопа, *Impatiens parviflora* – такую же позицию в пос. Гузерипль.

Среди двадцати видов, наиболее часто достигающих покрытия более 80%, присутствуют три чужеродных вида – *Helianthus tuberosus* (вторя позиция), *Solidago canadensis* (четвертая) и *Ambrosia artemisiifolia* (пятая). Первую и третью позицию занимают *Elytrigia repens* и *Medicago falcata*. При этом на одном из участков окрестностей г. Майкопа, в синантропных сообществах горного пос. Гузерипль и населённых пунктов Туапсинского района наиболее часто высокой степени доминирования достигает *Helianthus tuberosus*, на обезлесенных участках береговой зоны рек Белая и Курджипс – *Solidago canadensis*. *Ambrosia artemisiifolia* занимает в этом отношении вторую позицию в окрестностях населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности и третью в Туапсинском районе. Среди других аборигенных видов, способных на некоторых участках достигать очень высокого покрытия, можно отметить *Rubus caesius*, *Melilotus officinalis* и *Sambucus ebulus*. Среди чужеродных видов местами высокой степени доминирования достигает *Parthenocissus quinquefolia*. При этом необходимо отметить, что *Helianthus tuberosus* высокой частоты и степени доминирования достигает преимущественно на заброшенных огородах и полях, *Solidago canadensis* – там же, а также на обезлесенных участках, *Ambrosia artemisiifolia* – вдоль дорог. Например, если рассматривать все синантропные сообщества, обследованные нами в пос. Гузерипль и его окрестностях, то по частоте доминирования *Ambrosia artemisiifolia* занимает первую позицию, по частоте достижения проективного покрытия более 80% – четвертую. Если исключить из анализа придорожные сообщества, то позиции данного вида по этим показателям снижаются до третьей и восьмой, соответственно. В обследованных нами синантропных сообществах окрестностей населённых пунктов Кубано-Приазовской низменности *Ambrosia artemisiifolia* занимает по обоим показателям вторую пози-

цию; без придорожных сообществ – седьмую и семнадцатую, соответственно.

В среднем для всех участков чужеродные виды растений доминируют на 12% учётных площадок (табл. 7). В том числе на участках, расположенных в окрестностях г. Майкопа – на 2–8%, на нарушенных участках лесов, расположенных вдоль рек Белая и Курджипс, на 18%, в окрестностях пос. Гузерипль – на 9.6%, в окрестностях посёлков Туапсинского района и Кубано-Приазовской низменности – на 27 и 28%, соответственно. Относительно низкой частотой доминирования чужеродных видов характеризуются SVS с высокой долей сообществ пустырей, относительно высокой – огородов и обочин дорог. Покрытия более 80% чужеродные виды в целом достигают на 2.9% учётных площадок. В том числе на участках, расположенных в окрестностях г. Майкопа, на 0.04–2.5% площадок, на нарушенных участках лесов, расположенных вдоль рек Белая и Курджипс, на 4.3%, в окрестностях пос. Гузерипль – на 7.7%, г. Туапсе и посёлков Кубано-Приазовской низменности – на 7.3 и 2.3%. При этом между числом чужеродных видов, выступающих в качестве доминантов на участках (SVS), и долей учётных площадок, на которых они доминируют, а также достигают покрытия более 80%, наблюдается тесная (статистически значимая) связь (коэффициент корреляции Спирмена, $n = 9, r = 0.844, P < 0.01$ и $n = 9, r = 0.912, P < 0.01$, соответственно).

Кроме того, из таблицы 7 видно, что на трёх SVS, расположенных в окрестностях г. Майкопа, аборигенные виды характеризуются более высокой в среднем частотой доминирования по сравнению с чужеродными видами (в 1.1–3.7 раза). На остальных шести SVS – наоборот (в 1.3–6 раз). Наибольшее в этом отношении преимущество чужеродных доминантов над местными наблюдается в окрестностях пос. Гузерипль и населённых пунктов Туапсинского района. Аналогично, аборигенные доминанты в среднем чаще достигают покрытия более 80% на трёх SVS, расположенных в окрестностях г. Майкопа. На остальных шести SVS – наоборот. Таким образом, чужеродные виды по сравнению с местными характеризуются в среднем более

Таблица 7. Суммарная и средняя частота доминирования и частота достижения покрытия более 80% для чужеродных и аборигенных видов на участках синантропной растительности

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	GU	TU	AZ	mean
Суммарная и средняя частота доминирования видов на участках										
DF_N , %	37.85	52.65	65.05	55.39	46.34	49.49	43.14	43.12	58.45	50.16
$averDF_N$, %	0.84	0.88	1.59	1.09	1.66	1.46	0.49	0.53	0.96	1.06
DF_E , %	6.46	6.60	1.77	7.58	2.48	18.51	28.30	26.72	9.61	12.00
$averDF_E$, %	1.40	0.70	0.67	1.33	0.50	2.71	2.64	1.80	1.67	1.49
Суммарная и средняя частота достижения видами покрытия более 80%										
DF_{SN} , %	1.31	4.01	13.63	11.73	3.83	6.24	7.61	13.34	16.60	8.70
$averDF_{SN}$, %	0.12	0.16	0.65	0.38	0.35	0.62	0.24	0.33	0.41	0.36
DF_{SE} , %	0.44	2.59	0.04	1.44	0.04	4.32	7.37	3.17	2.32	2.42
$averDF_{SE}$, %	0.15	0.43	0.04	0.29	0.04	1.44	1.23	0.45	0.77	0.54

Примечание: DF_N и DF_E – суммарная частота доминирования для аборигенных и чужеродных видов на участках синантропной растительности (в процентах); $averDF_N$ и $averDF_E$ – средняя частота доминирования для видов этих групп (в процентах); DF_{SN} и DF_{SE} – суммарная частота достижения покрытия более 80% (в процентах) для аборигенных и чужеродных видов; $averDF_{SN}$ и $averDF_{SE}$ – средняя частота достижения видами покрытия более 80% для этих групп (в процентах).

высокой частотой доминирования и достижения покрытия более 80% на большинстве SVS.

Обсуждение

Итак, полученные нами данные позволяют сформировать некоторое представление о роли доминирующих видов, как чужеродных, так и аборигенных, в формировании синантропной растительности юга России. Из них следует, что в среднем лишь около половины площади синантропных сообществ на изученных участках характеризуется присутствием явно выраженных доминантов, а с их покрытием более 80% – около 10%. В качестве доминантов в изученных синантропных сообществах района исследований выступает значительное число видов (254). Большинство из них относятся к рудеральному ценоэлементу, однако многие являются луговыми и лесными видами. Около половины доминантов способны достигать высокого покрытия (80% и более) хотя бы на некоторых участках. Причём виды с высокой частотой доминирования достигают его чаще. Комплексы доминантных видов синантропной растительности, в том числе достигающие покрытия более 80%, в разных районах изученной территории значительно отличаются друг от друга.

Из наших данных также следует, что роль чужеродных доминантов в формировании синантропной растительности района исследований можно оценить как существенную, но не преобладающую. Так, только около 10% доминантов, выявленных на изученных участках сообществ, являются чужеродными видами. На разных участках (SVS) их доля неодинакова, но также относительно невысока (от 7 до 17%). Эти виды по сравнению с местными характеризуются в среднем (то есть в расчёте на один вид) несколько более высокой частотой доминирования и достижения покрытия более 80% на большинстве SVS. Однако в среднем для всех SVS они в совокупности доминируют только на 12% учётных площадок (на отдельных SVS до 28%), а покрытия более 80% достигают лишь на 2.9% (на отдельных SVS до 8%). Это означает, что в настоящее время существенное воздействие чужеродных доминантов на видовое богатство сообществ потенциально возможно только на относительно небольших по площади участках синантропной растительности этого региона. При этом между числом чужеродных видов, выступающих в качестве доминантов, и долей учётных площадок, на которых они доминируют, а также достигают очень высокого покрытия, наблюдается тесная связь. Сходный результат (по-

ложительная связь между числом и покрытием чужеродных видов растений) был получен Штольгреном с соавторами [Stohlgren et al., 1999] на примере 37 типов естественной растительности центральной части США. Поэтому можно ожидать, что рост числа чужеродных видов растений в региональных флорах неизбежно приведёт в будущем к увеличению площади сообществ с их доминированием, что подтверждает ранее сделанное предположение [Rejmánek et al., 2013]. Кроме того, видовое сходство между комплексами чужеродных доминантов в среднем выше, чем сходство аналогичных комплексов аборигенных видов. Это означает, что усиление позиций чужеродных видов действительно ведёт к усилению однородности синантропной растительности юга России.

Несмотря на то, что на большинстве изученных участков синантропной растительности наиболее высокую частоту доминирования имеют аборигенные виды, роль некоторых чужеродных видов, таких как *Ambrosia artemisiifolia*, *Helianthus tuberosus*, *Solidago canadensis*, в меньшей степени *Phalacrolooma septentrionale*, в формировании сообществ этого типа также весьма значительна, а на отдельных участках или типах местообитаний они лидируют в этом отношении. Обратим также внимание, что амброзия полыннолистная является абсолютным доминантом в сегетальных сообществах обширных сельскохозяйственных угодий региона, однако растительность местообитаний этого типа не рассматривалась нами в качестве объекта исследования.

Более половины (14 видов, 56%) из 25 чужеродных доминантов, выявленных нами на участках синантропных сообществ, включая все виды с высокой частотой доминирования, входят в «Чёрную сотню» инвазионных растений России [Виноградова и др., 2015], 17 видов (68%) относятся к числу наиболее распространённых чужеродных растений Европы [Lambdon et al., 2008]. При этом некоторые виды, занимающие высокие позиции в этих списках, на изученных нами участках синантропной растительности редко выступали в качестве доминантов. Они доминировали либо только на одном из участков, либо

на нескольких, но лишь на небольшом числе учётных площадок. Например, *Galinsoga quadriradiata*, *Amaranthus blitoides*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Xanthium albinum*, *Conyza canadensis* и др.

Относительно невысокая частота доминирования некоторых чужеродных видов может быть связана, в том числе, с небольшим периодом времени их присутствия в регионе [Виноградова и др., 2010; Хорун, 2011; Rejmánek et al., 2013]. Если данное предположение является верным, то можно ожидать, что давно натурализовавшиеся виды должны характеризоваться более высокой частотой доминирования, чем появившиеся в регионе относительно недавно. К сожалению, из-за недостаточности данных о времени появления первых спонтанно натурализующихся популяций большинства анализируемых видов в районе исследований можно судить лишь предположительно. На основании сведений, полученных из флористических сводок разных лет издания и ряда публикаций, упоминающиеся в данной статье чужеродные виды можно условно разделить на четыре группы в соответствии с периодом их вероятного появления и расселения в Предкавказье и на Западном Кавказе. Так, пять из них (первая группа) к концу XIX в. уже были широко распространены на Кавказе (*Abutilon theophrastii*, *Conyza canadensis*, *Phytolacca americana*, *Digitaria sanguinalis*, *Sorghum halepense*) [Липский, 1899]. Начало натурализации *Amaranthus albus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca*, *Phalacrolooma septentrionale* (= *Erigeron annuus*), *Xanthium albinum*, *Paspalum dilatatum* и *Rudbeckia hirta* (вторая группа) было зафиксировано в регионе в первой половине XX в. [Сорные растения..., 1934–1935; Гроссгейм, 1949; Победимова, 1952; и др.]. Предположительно ко второй половине XX в. можно отнести появление или дичание ещё шести видов (третья группа): *Amaranthus blitoides*, *Bidens frondosa*, *Galinsoga quadriradiata*, *Euphorbia nutans*, *Helianthus tuberosus* и *Solidago canadensis* [Косенко, 1970; Понерт, 1971; Кушхов, 1977; Галушко, 1980; Зернов, 2000; Глазкова, 2005]. И, наконец, в четвертую группу вошли семь чужеродных видов, впервые отмеченных в регионе вне культуры

в конце XX или в начале XXI в.: *Amaranthus hypochondriacus*, *Impatiens glandulifera*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Campsis radicans*, *Impatiens parviflora*, *Solidago gigantea*, *Stachys byzantina* [Зернов, 2006; Otte, 2007; Акатова и др., 2021], при этом два из них (*Campsis radicans* и *Stachys byzantina*) пока, вероятно, являются колонофитами.

Средняя частота доминирования видов первой группы равна $0.005 \pm 0.002\%$, второй – $0.088 \pm 0.06\%$, третьей – $0.057 \pm 0.03\%$, четвёртой – $0.013 \pm 0.005\%$. Таким образом, более высокую частоту доминирования в настоящее время имеют виды, натурализовавшиеся в районе исследования в первой и во второй половинах XX в., более низкую – в более ранних и последний периоды времени. По-видимому, такой результат нельзя рассматривать в качестве однозначной поддержки нашего предположения. При этом обратим внимание, что наиболее высокой частотой доминирования характеризуются чужеродные виды с существенно разной продолжительностью их присутствия (или степенью натурализации) в регионе. Например, *Ambrosia artemisiifolia* и *Phalacrolooma septentrionale*, имеющие относительно высокую частоту доминирования практически на всех изученных участках, произрастают в Предкавказье уже почти столет. С другой стороны, несмотря на длительный период культивирования в регионе таких видов как *Solidago canadensis* и *Helianthus tuberosus*, сведения об их дичании и распространении вне искусственных посадок отсутствуют во флористических сводках прошлого века [Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970; Галушко, 1980; и др.] и появляются только в работах А.С. Зернова [2000, 2006]. Однако на некоторых участках они уже занимают лидирующие позиции в синантропной растительности. Данный результат согласуется с предположением, что для достижения значительного участия в составе местных сообществ разным видам требуется разный промежуток времени [Хорун, 2011]. Хотелось бы также отметить, что из 36 чужеродных видов растений, указанных А.А. Гроссгеймом [1949] для Западного Кавказа и западной части Предкавказья, десять в настоящее время оказались способными достигать высокого покрытия на участ-

ках синантропных сообществ этого региона, но лишь два из них – *Ambrosia artemisiifolia* и *Phalacrolooma septentrionale* – по частоте доминирования соответствуют уровню наиболее конкурентоспособных синантропных видов местной флоры.

Заключение

Определение масштаба инвазионного процесса и приоритетных видов-мишеней, способных воздействовать на другие виды, является одной из наиболее важных задач инвазионной экологии, в том числе в России [Неронов, Луцкекина, 2001; Дгебуадзе, 2014; Vinogradova, Kuklina, 2020; Vinogradova et al., 2021]. Работы ведутся по многим направлениям. Среди них: 1) оценка числа чужеродных видов и доли чужеродной фракции во флорах регионов-реципиентов [Игнатов и др., 1990; Березуцкий, 1999; Зернов, 2001; Морозова, 2003; Kikodze et al., 2010; Зыкова, 2015; Бойков и др., 2016; Рубцова, Антонова, 2020; Галкина и др., 2021 и др.]; 2) изучение особенностей распространения отдельных чужеродных видов растений, а также групп таких видов; оценка их возможного воздействия на аборигенные виды растений, структуру и функционирование экосистем [Silliman, Bertness, 2004; Reinhart et al., 2005; Папченков, 2008; Акатов и др., 2016; Шаповалов, Сапрыкин, 2016; Двирна, 2017; Vitková et al., 2017; Чадаева и др., 2018; Веселкин, Дубровин, 2019; Mayorov et al., 2021 и др.]; 3) изучение, в том числе классификация, растительных сообществ с доминированием или значительным участием чужеродных видов растений [Абрамова, 2011, 2015; Арепьева, 2012 и др.; Панасенко и др., 2012, 2014; Абрамова, Голованов, 2016]. Выше мы показали возможности ещё одного подхода к решению этой задачи – путём оценки частоты и степени доминирования чужеродных и аборигенных видов растений на крупных участках синантропной растительности. Исследование было выполнено в существенно различающихся по климату и растительности районах Республики Адыгея и Краснодарского края. Результаты показали, что из 254 доминантов, выявленных на девяти участках синантропных сообществ этого региона, 25 (около

10%) являются чужеродными. В среднем для участков они доминируют на 12% учётных площадок, а покрытия более 80% достигают лишь на 2.9%. При этом роль некоторых из них (*Ambrosia artemisiifolia*, *Phalacrolooma septentrionale*, *Helianthus tuberosus* и *Solidago canadensis*) в формировании сообществ этого типа весьма значительна, а на отдельных участках или типах местообитаний они лидируют в этом отношении. Наши результаты также свидетельствуют, что видовое сходство между комплексами чужеродных доминантов разных участков в среднем выше, чем сходство аналогичных комплексов аборигенных видов. Это означает, что усиление позиций чужеродных видов делает синантропную растительность юга России более однородной.

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

Абрамова Л.М. Классификация сообществ с инвазивными видами на Южном Урале. I. Сообщества с участием видов рода *Ambrosia* L. // Растительность России. 2011. № 19. С. 3–28.

Абрамова Л.М. Классификация сообществ с инвазивными видами на Южном Урале. II. Сообщества с участием видов из родов *Cyclachaena* Fresen. и *Xanthium* L. // Растительность России. 2015. № 27. С. 24–39.

Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Классификация сообществ с инвазивными видами на Южном Урале. III. Сообщества с *Bidens frondosa*, *Hordeum jubatum* и *Urtica cannabina* // Растительность России. 2016. № 28. С. 13–27.

Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар: Краснодарское книжное изд-во, 1961. 467 с.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. *Robinia pseudo-acacia* L. на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 2–23 [Akotov V.V., Akatova T.V., Shadzhe A.E. *Robinia pseudoacacia* L. in the Western Caucasus // Russian journal of biological invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 105–118].

Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М. Новые адвентивные виды растений в Республике Адыгея // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126, вып. 6. С. 42–44.

Арепьева Л.А. Фитоценозы неофитов на урбанизированных территориях Курской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1–4. С. 958–962.

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8–19.

Бойков Е.Г., Суткин А.В., Рупышев Ю.А. Состав и структура адвентивного элемента флоры республики Бурятия и Забайкальского края // Вестник КрасГАУ. 2016. № 3. С. 19–28.

Бузаров А.Ш., Варшанина Т.П., Кабаян Н.В., Краснопольский А.В., Краснопольская Н.В., Куашева Д.А., Мельникова Т.Н., Спесивцев П.А., Хачегогу А.Е., Шебзухова Э.А. География Республики Адыгея. Майкоп: Адыг. республ. кн. изд-во, 1995. 168 с.

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].

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 512с.

Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкилович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Владимиров Д.Р., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терёхина Т.А., Трemasова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Чёрная сотня» инвазионных растений России / Совет ботанических садов стран СНГ при международной ассоциации Академий наук. Отделение международного совета ботанических садов по охране растений. Информационный бюллетень. М., 2015. Вып. 4 (27). С. 86–89.

Галкина М.А., Зеленкова В.Н., Курской А.Ю., Тохтарь В.К., Pergl J., Виноградова Ю.К. Флора Уссурий-

- ского участка Транссибирской железнодорожной магистрали и её сопряженность с характеристиками естественных биомов // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2021. Т. 63. № 3. С. 70–91.
- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1980. Т. 3. 328 с.
- Глазкова Е.А. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры северо-запада России и история его расселения в Восточной Европе // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1525–1540.
- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.
- Двирна Т.С. *Asclepias syriaca* L. на территории Роменско-Полтавского геоботанического округа (Украина) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 36–46.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Зернов А.С. Растения Северо-Западного Закавказья. М.: Изд. МПГУ, 2000. 130 с.
- Зернов А.С. К адвентивной флоре Северо-Западного Закавказья // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 80–83.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3(19). С. 72–87.
- Иванов А.А. Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь: Изд-во СКФУ, 2019. 341 с.
- Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.
- Косенко И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 613 с.
- Кушхов А.Х. О новых сорных растениях Северного Кавказа // В сб.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 233.
- Липский В.И. Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период её исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. // Тр. Тифл. бот. сада. Вып. 4. 1899. 585 с.
- Морозова О.В. Участие адвентивных видов в разнообразии и структуре флор Восточной Европы // Известия РАН. Серия географическая. 2003. № 3. С. 63–71.
- Неронов В.М., Луцкеина А.А. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 1. С. 121–128.
- Панасенко Н.Н., Ивенкова И.М., Елисеенко Е.П. Сообщества неофитов в Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 2. С. 105–114.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Куликова Е.Я. Сообщества растений-трансформеров: ассоциация *Urtica dioica*-*Heraclietum sosnowskii* // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2014. Т. 4. № 2. С. 48–53.
- Папченков В.Г. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile (Poaceae) // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 36–41.
- Победимова Е.Г. Род Ваточник – *Asclepias* L. // Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 669–671.
- Понерт Й. Критические заметки о флоре Колхиды // В сб.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1971. Т. 8. С. 292–293.
- Приазовский государственный природный заказник федерального значения – новая жизнь под охраной Сочинского национального парка: инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования, историко-культурное наследие (монография) // Труды Сочинского национального парка / ред. Б.С. Туниев. Вып. 6. Ростов-на-Дону: Комильфо Принт, 2014. 144 с.
- Рубцова Т.А., Антонова Л.А. Адвентивный компонент флоры Еврейской автономной области: современный список видов, дополнения // Региональные проблемы. 2020. Т. 23. № 2. С. 12–22.
- Сорные растения СССР: Руководство к определению сорных растений СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1935. Т. 1–4.
- Хорун Л.В. О возможностях определения степени отсроченности инвазионной опасности заносных видов растений // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 89–104.
- Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140.
- Шаповалов М.И., Сапрыкин М.А. Чужеродный вид *Pistia stratiotes* L. (Araceae) в водоёмах урбанизированной территории Юга России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 139–146.
- Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 399 с.
- Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. Alien versus native species as drivers of recent extinctions // Front. 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: invasive success and the evolution of increased competitive ability. Biological Sciences Faculty Publications. 2004. Vol. 2. No. 8. P. 436–443. https://scholarworks.umt.edu/biosci_pubs/223
- Hammer Ø. Paleontological statistics, version 2.17. Reference Manual. Natural History Museum, University of Oslo. 2012. 229 p.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 3393–3403.
- Hejda M., Štajerová K., Pyšek P. Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? // Journal of Biogeography. 2017. Vol. 44. P. 18–27.

- 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.
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Müller-Schärer H. The alien flora of Georgia. Second Edition. 2010. 37 p.
- Lambdon Ph.W., Pyšek P., Basnou C. et al. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Liu Y., Oduor A.M.O., Zhang Z., Manea A., Tooth I.M., Leishman M.R., Xu X., Kleunen M.V. Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? // *Global Change Biology*. 2017. doi: 10.1111/gcb.13579.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M., Bazzaz F.A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control // *Ecol Appl*. 2000. Vol. 10. P. 689–710.
- Maron J.L., Vilà M. Do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses // *Oikos*. 2001. Vol. 95. P. 363–373.
- Mayorov S., Serebryanyi M., Vinogradova Y. Expansion of invasive *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) in Moscow region // *BioInvasions Records*. 2021. Vol. 10. No. 4. P. 816–825.
- 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.
- Otte V. Vegetation and flora of vascular plants in the vicinity of Mt Bol'shoj Thaç (NW Caucasus) and the effects of human interference. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, 2007. 79. 1. P. 85–95.
- Pimental D.L., Zuniga L.R., Morrison D. Environmental and economic costs associated with nonindigenous species in the United States // *BioScience*. 2000. Vol. 50. P. 53–65.
- 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.
- 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 Biol*. 2004. Vol. 18. P. 1424–1434.
- Stohlgren T.J., Binkley D., Chong G.W., Kalkhan M.A., Schell L.D., Bull K.A., Otsuki Y., Newman G., Bashkin M., and Son Y. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity // *Ecological Monographs*. 1999. Vol. 69. P. 25–46.
- Vinogradova Y.K., Kuklina A.G. Genesis of the scientific discipline “Invasive Biology” in Russia // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 579. 2020. 012164. doi:10.1088/1755-1315/579/1/012164.
- Vinogradova Y.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S. Plant Invasion Research in Russia: Basic Projects and Scientific Fields // *Plants*. 2021. Vol. 10. 1477. <https://doi.org/10.3390/plants10071477>
- 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.

FREQUENCY AND DEGREE OF DOMINATION OF ALIEN AND NATIVE SPECIES IN SYNANTHROPIC PLANT COMMUNITIES OF THE SOUTH OF RUSSIA

©2022 Akatov V.V.^{a,*}, Akatova T.V.^b, Eskinina T.G.^b, Sazonets N.M.^a, Chefranov S.G.^a

^aMaikop State Technological University, Maikop, 385000, Russia;

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

* e-mail: akatovmgti@mail.ru

Despite the steady interest of biologists in the problem of invasions, the role of alien dominants in the formation of the vegetation cover of recipient regions has not yet been quantified. We compared the frequency and degree of dominance of alien and native plant species in nine sites of synanthropic vegetation in the vicinity of several settlements in the Republic of Adygea and the Krasnodar Territory (the Western Caucasus: the basins of the Belaya, Tuapse, and Agoy rivers; the Kuban-Azov Lowland). Within them, 1950 to 3683 (24847 in total) accounting plots of 1 m² were established, on which the projective cover of the dominant species was estimated. The results showed that in the studied sites of synanthropic communities about 10% of the dominants identified were alien species. Compared to native dominants, they are characterized, on average (per species), by a slightly higher frequency of dominance and achievement of a coverage of more than 80% in most sites. At the same time, on average, for all sites, alien plant species dominate in 12% of the accounting plots (in different sites from 2 to 28%), and they reach coverages of more than 80% only on 2.9% of plots (0.04–7.7%). The species similarity between complexes of alien dominants in different sites is, on average, higher than the similarity of complexes of aboriginal dominants. This means that the strengthening of the positions of alien species leads to an increase in the homogeneity of synanthropic vegetation in southern Russia.

Key words: synanthropic communities, alien dominants, native dominants, frequency of dominance, projective coverage, species similarity.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РОТАНА (*PERCCOTTUS GLENII*) ПРИ КОЛОНИЗАЦИИ ВОДОЁМОВ

© 2022 Баранов В.Ю.*, Васильев А.Г.**

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144, Россия;
e-mail: *vadimb4@yandex.ru; **vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 01.10.2021. После доработки 04.07.2022. Принята к публикации 04.08.2022

Методами геометрической морфометрии сравнили изменчивость формы тела инвазионного вида рыб – ротана *Perccottus glenii* из природных и антропогенных водоёмов Среднего Урала с разной полнотой видового состава. Сравнивали выборки ротана из соседних смежных водоёмов – оз. Шитовское и двух заполненных водой бывших торфяных карьеров. В озере взяты выборки разных сезонов и лет сбора, что позволило соотнести влияние межгодовых условий и сезона на морфогенез ротана. Сообщество рыб озера представлено 10 видами, то есть имеет многовидовой состав: 6 аборигенных видов (плотва, речной окунь, ёрш, линь, золотой карась, щука) и 4 вида-вселенца (лещ, верховка, ротан, сазан). Доля ротана в контрольных уловах на озере составляет не более 3–5%. В водоёмах торфяных карьеров образованы маловидовые сообщества из 2 видов (ротан и золотой карась). Дискриминантный анализ формы тела рыб из озера и торфяных карьеров позволил корректно диагностировать происхождение 93–98% особей. Сравнивая выборки младшей (2+–3+ года) и старшей (4+–7+ лет) возрастных групп рыб, разделённых по полу и биотопу, между биотопическими группировками выявили разное направление изменения формы тела ротана в онтогенезе. Размах возрастных изменений оказался в 5 раз меньше межгрупповых биотопических различий рыб экологически контрастных водоёмов. Сезонная и межгодовая внутривидовая изменчивость формы тела у ротана в озере выражена существенно меньше, чем межгрупповые различия между выборками из озера и карьеров. Половые различия составили всего 6% межгрупповой дисперсии. В многовидовом сообществе озера половые различия с возрастом уменьшаются, а в водоёмах карьеров увеличиваются. Внутривидовое морфологическое разнообразие достоверно выше в выборках из торфяных карьеров. Полученные данные носят ключевой характер, поскольку характеризуют высокую степень фенотипической пластичности ротана и быструю адаптивную перестройку его морфогенеза к условиям естественных и антропогенных водоёмов Среднего Урала.

Ключевые слова: *Perccottus glenii*, ротан, чужеродный вид, инвазия, изменчивость, морфологическое разнообразие, геометрическая морфометрия, Средний Урал.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-18-37

Введение

Проникновение и расселение чужеродных видов рыб за пределы своего ареала широко распространены и являются фактором, приводящим к изменению состава и структуры автохтонных сообществ рыб, нарушая сбалансированность исторически сложившихся биоценологических отношений [Sakai et al., 2001; Facon et al., 2008; Panarari-Antunes et al., 2012]. Инвазия новых видов может приводить к изменению функционирования сообществ и нарушению функций экосистем [Жерихин, 2003; Павлов, Букварёва, 2007; Straye, 2012]. Поскольку чужеродные виды попадают в

иные экологические условия, они перестраивают морфогенез в соответствии с новыми требованиями среды, в том числе новым для них биотическим окружением. Поэтому при успешной инвазии начинается формирование новых устойчивых популяций вида-интродуцента, что сопровождается становлением его популяционной структуры и дальнейшей дифференциацией вновь возникающих популяций [Zelikova et al., 2013; Vasil'ev et al., 2017a]. На этом этапе внедрения осуществляются селективные процессы адаптивной перестройки индивидуального развития, скорость которых во многом должна определять-

ся исходной фенотипической пластичностью и генетическим разнообразием популяций вида-вселенца [Reshetnikov, 2013]. В этой связи особо актуальным становится эволюционно-экологическое изучение отдалённых последствий инвазии чужеродных видов, включая оценку скоростей и направлений их морфогенетических перестроек.

Преднамеренная и случайная интродукция ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Perciformes) в водоёмы Северной Евразии и последующее интенсивное самостоятельное расселение за пределами естественного ареала (Приморье, Северный Китай, северо-восток полуострова Корея) позволили этому дальневосточному виду рыб за относительно короткий исторический период (100 лет) в несколько раз увеличить ареал [Еловенко, 1981; Атлас..., 2002; Решетников, 2009]. Можно полагать, что инвазия ротана в водоёмы Свердловской обл. (Средний Урал) происходила с территории соседних южных и юго-западных регионов (Пермский край, Республика Башкортостан, Челябинская обл., Курганская обл.). Распространение ротана в водоёмах этих регионов Южного Урала, Предуралья и Зауралья отмечалось в начале и середине 1980-х гг., примерно в этот же период он появился на юге Среднего Урала [Зиновьев и др., 1989; Шайгородский, Решетников, 1994; Бакланов, 2001; Михайлов, 2002; Дьяченко, 2013]. Экспансия ротана по территории Свердловской обл. происходит с юга на северо-восток. С середины 1990-х гг. появление вселенца зафиксировано во всех основных крупных речных бассейнах области – реках Сытва и Чусовая (Волжско-Камский бассейн), реках Пышма, Исеть, Тура, Тавда (Обь-Иртышский бассейн) [Лугаськов, 2008; Решетников, Чибилёв, 2009; Reshetnikov, Ficetola, 2011]. Северная часть области в настоящее время не освоена ротаном. Расселившийся на территории Среднего Урала ротан внедрился в многовидовые и маловидовые ихтиологические комплексы и занял свои характерные местообитания с развитой растительностью в стоячих или слабопроточных, часто заболоченных водоёмах. Как правило, это озёра, пойменные старицы, небольшие заросшие пруды, городские пруды, заполненные водой карьеры.

Ротан обладает высокой экологической пластичностью и выживаемостью, способен подавлять или вытеснять аборигенные виды [Биологические инвазии..., 2004]. Тем самым это приводит к значительному экологическому преобразованию местных водных сообществ водоёмов, часто к упрощению структуры ценоза и снижению его устойчивости к внешним воздействиям [Алимов и др., 2000]. С другой стороны, в приобретённом ареале для вида-вселенца могут оказаться нетипичными новые ценотические взаимоотношения в сообществе и условия обитания, длительное пребывание в них может приводить к экологическим и морфологическим изменениям [Шварц, 1967, 1980; Никольский, 1974; Мина, 1986; Lucek et al., 2012]. В связи с этим интересно было изучить закономерности морфологической изменчивости ротана в условиях экологически контрастных смежных водоёмов единой речной системы в сообществах с разным видовым богатством. Ротан как чужеродный вид рыб, который широко расселился за последние 30–40 лет в малых и крупных водоёмах Среднего Урала, может служить модельным объектом при оценке степени фенотипической пластичности инвайдера в новых экологических условиях далеко за пределами своего исходного ареала.

Для решения подобных задач могут быть применены методы геометрической морфометрии [Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011], которые позволяют отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, и допускают морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий [Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018].

Цель исследования – изучение изменчивости размеров и формы тела инвазионных микропопуляций ротана в экологически контрастных смежных водоёмах Среднего Урала на основе сравнения выборок вида из мало- и многовидовых ихтиоценозов с использованием методов геометрической морфометрии.

Материалы и методы

В работе использовали выборки ротана из оз. Шитовское с многовидовым сообществом рыб и двух небольших территориально близких к озеру затопленных торфяных карьеров

с маловидовыми ихтиоценозами. Выборки рыб взяты на территории Свердловской обл. (Средний Урал) из географически смежных водоёмов – оз. Шитовское (57°07'41" с. ш., 60°28'23" в. д.) и заполнившихся водой торфяных карьеров. В озере взяты выборки, различающиеся по сезону и году сбора, что позволило оценить возможное влияние межгодовых условий и фенологии на морфогенез ротана. Места отбора проб в торфяных карьерах условно обозначили как карьер № 1 (57°08'03" с. ш., 60°32'41" в. д.) и карьер № 2 (57°05'46" с. ш., 60°30'07" в. д.). Выборки отобраны из оз. Шитовское в начале лета 15 июня (25 экз.) и конце осени 16 ноября 2009 г. (22 экз.), а также летом 28 июня 2010 г. (25 экз.). Две выборки взяты 22 и 23 июня 2011 г. из карьеров № 1 (55 экз.) и № 2 (19 экз.) (рис. 1). Всего изучено 146 особей (75 экз. самцов и 71 экз. самок).

Озеро Шитовское относится к системе озёр и болот верхнего течения р. Исеть (бассейн р. Тобол). Площадь водоёма – 7.8 км², средняя глубина – 1.3 м, степень зарастания – 35%. Береговая линия изрезана, дно покрыто сапропелем, местами песчаным грунтом с

примесью органических остатков, многочисленны остатки древесины. Озеро является пресным эвтрофным водоёмом [Лугаськова, 2003], высококормным по зообентосу и выше средней кормности по зоопланктону. Периодически наблюдаются зимние и летние заморы рыбы. Карьеры представляют собой систему выемок (канав) и каналов, заполнившихся водой после прекращения добычи торфа (конец 1960-х – начало 1970-х гг.) и впадающих водотоком в озеро. Глубины достигают 0.2–2.0 м. В настоящее время озеро и заполненные водой торфяные карьеры не подвержены существенному антропогенному воздействию.

Рыбное население в оз. Шитовское по данным контрольных сетных и неводных уловов представлено 10 видами. Встречены 6 аборигенных видов (плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), золотой карась *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758) и 4 вида-вселенца (лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel,

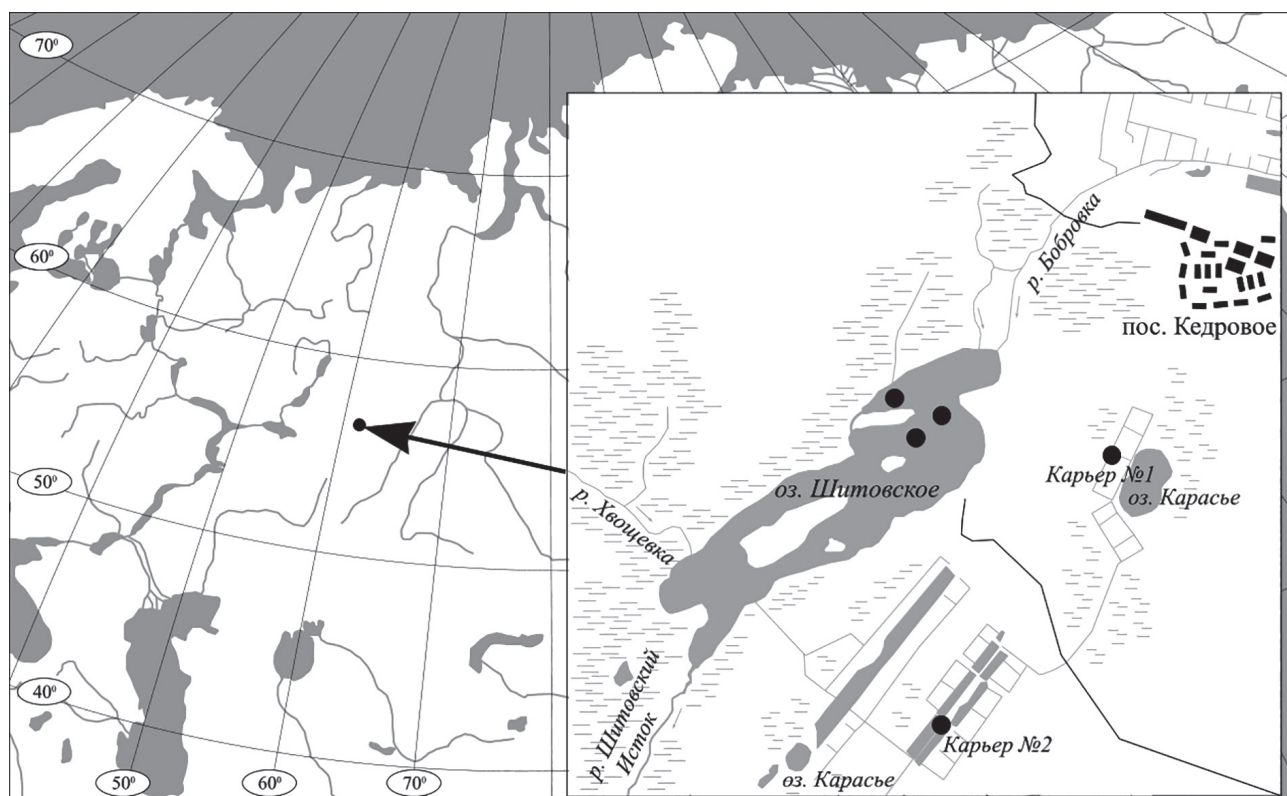


Рис. 1. Карта-схема расположения оз. Шитовское и торфяных карьеров (№ 1 и № 2) с указанием мест проведения отловов ротана.

1843), ротан, сазан (каarp) *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758). Ранее в уловах отмечались налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758) и язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758). В последние годы (начиная с 2010 г.) в озеро стал заходить вселенец судак *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) из расположенного ниже водоёма-охладителя оз. Исетское. Доля ротана в контрольных уловах на озере составляет не более 3–5%. В карьерах встречаются 1–2 вида, значительно преобладает ротан, единично отмечается золотой карась. В весеннее половодье из озера по каналу возможен временный заход в водоёмы торфяных карьеров других видов рыб.

Инвазия ротана в оз. Шитовское и затопленные карьеры происходила, по-видимому, в близкие сроки. Первая поимка ротана зарегистрирована в 1995 г. в северной части озера близ устья р. Бобровка [Елин, 1999]. В первой половине 2000-х г. (к 2004 г.) ротан полностью оккупировал северо-восточные торфяные разрезы (пос. Кедровое). Вероятно, к этому времени вселенцами также были колонизированы восточные карьеры, в которых производили взятие проб. При этом до второй половины 2000-х г. ротан практически не регистрировался в контрольных уловах в оз. Шитовское. Численность вселенца в озере начала расти после зимнего замора рыбы в 2007–2008 гг. При этом в течение последующих нескольких лет в озере отмечалась низкая численность щуки. К концу 2000-х г. ротан регулярно встречался в контрольных уловах в озере, особенно вблизи биотопов с развитой водной растительностью, но относительная численность вселенца не превышала 5% в улове.

Отлов ротана проводили набором ставных жаберных сетей с ячейей 20 мм, 25 мм, 30 мм и 35 мм, длиной по 30–50 м, а также ловушками с ячейей 6–10 мм. Биологический анализ и определение возраста рыб выполнены по общепринятой методике [Правдин, 1966]. Возраст рыб устанавливали по чешуе. Длину рыб измеряли от начала рыла до конца чешуйного покрова. Выборки рыб представлены особями от 2+ до 7+ лет. Рыбы были подразделены на две условные возрастные группы: рыбы 2+–3+ года и особи 4+–7+ лет для учёта и анализа возрастных изменений размеров и формы тела. Выборки самцов и самок рас-

сматривали как отдельно, так и в единой совокупности для каждой из сравниваемых популяционных группировок.

Изменчивость оцифрованных изображений боковой проекции тела ротана анализировали методами геометрической морфометрии [Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. Фотографирование рыб провели с учётом масштабирующей линейки цифровой однообъективной зеркальной камерой Canon EOS 450D с разрешением 1280×960 пикс. на дюйм, установленной на штативе. Оцифровку изображений провели с помощью пакета программ TPS (tpsUtil, tpsDig2), разработанных Ф.Дж. Рольфом [Rohlf, 2013a, 2013b]. С помощью программы экранного дигитайзера (tpsDig2) на фотографиях рыб для дальнейшей характеристики изменчивости их формы (shape) расставили 22 метки-ландмарки (landmarks) в гомологичных точках боковой проекции тела и внешних структур (рис. 2а). Для оценки реальных размеров дополнительно на центральных делениях линейки разместили две масштабирующие ландмарки (23–24), удалённые друг от друга на 1 см. Косвенную оценку изменчивости общих размеров тела ротана провели по величине центроидного размера (CS – centroid size), представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из ландмарок [Rohlf, Slice, 1990]. Исходно поставленные две метки в области анального отверстия и начала брюшного плавника (основание его первого луча), которые не указаны на схеме (см. рис. 2а), были исключены из-за существенной вариации их локализации при разной степени наполнения кишечника. Ротан имеет цилиндрическую форму тела, поэтому предварительно также оценили устойчивость характеристик размеров и конфигурации по 2D боковой проекции левой и правой сторон. Коэффициенты корреляции Пирсона в модельной выборке для значений центроидных размеров левой и правой сторон составили $r = 0.997$ ($p \ll 0.0001$), а для величин первой относительной деформации (RW1 – relative warps) $r = 0.916$ ($p < 0.0001$). Ошибка измерения, оценённая на основе отношения внутригрупповой компоненты к

сумме внутри- и межгрупповой компонент изменчивости при однофакторном дисперсионном анализе с учётом повторных измерений [Yezerinac et al., 1992; Claude, 2008] составила для центроидных размеров 3.15%, а для формы тела ротана, характеризуемой значениями первой относительной деформации, – 5.89%. Таким образом, несмотря на цилиндрическую форму ротана, полученные оценки показали высокую точность измерений и надёжность сравнения конфигурации рыб. Для 2D моделирования изменчивости формы тела рыб применили их каркасные контурные модели – аутлайны (outline) (рис. 2b).

При геометрической морфометрии процедуру суперимпозиции выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа

[Rohlf, Slice, 1990], основанного на использовании метода наименьших квадратов (GPA – Generalized orthogonal least-squares Procrustes analysis). При оценке межгрупповых различий применили методы оценки главных компонент (PC), дискриминантного (DA) и канонического (CVA) анализов прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела рыб. Для оценки иерархии межгрупповых отношений использовали кластерный анализ на основе алгоритмов UPGMA и Уорда с вычислением бутстреп-поддержек узлов ветвления клад (выбор алгоритма кластерирования производили по величине коэффициента кофенетической корреляции – *Coph. R*, отражающего меру связи финальной матрицы с исходной матрицей).

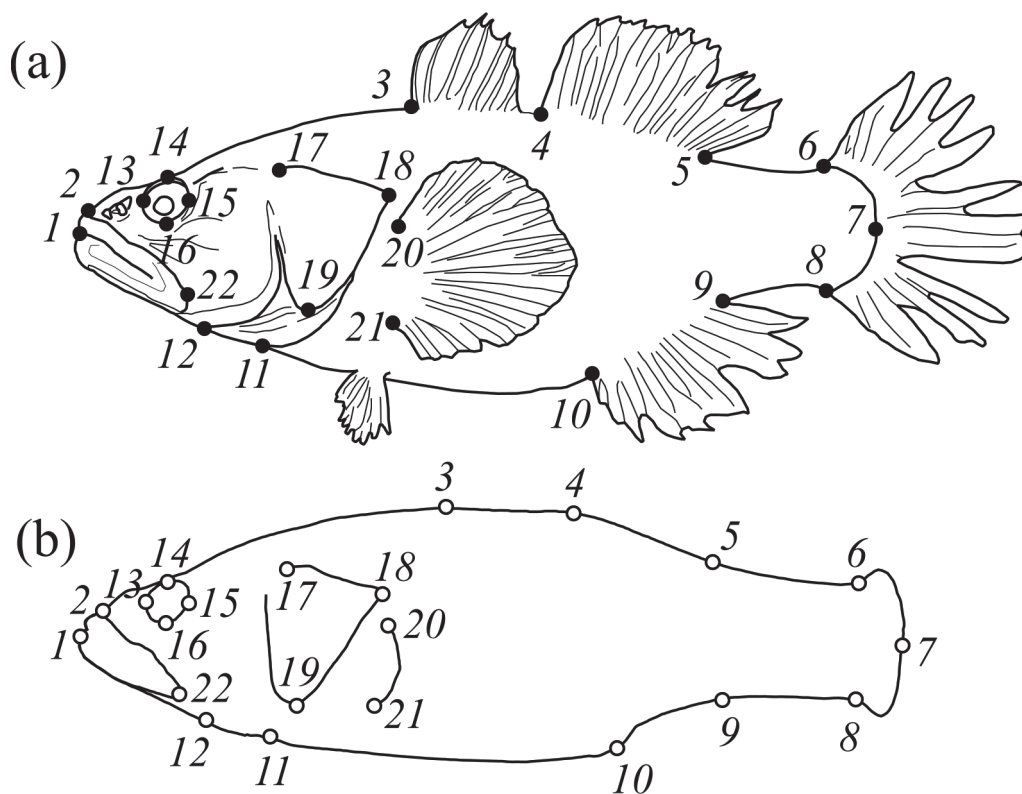


Рис. 2. Схема расстановки меток-ландмарок (1–22) на боковой проекции тела ротана (а), 2D каркасная модель конфигурации ландмарок для визуализации проявлений изменчивости формы (б).

Ландмарки: 1 – начало рыла; 2 – передний верхний край верхней челюсти; 3 – начало первого спинного плавника (основание первого луча); 4 – начало второго спинного плавника (основание первого луча); 5 – конец второго спинного плавника (основание последнего луча); 6 – начало верхнего внешнего луча хвостового плавника; 7 – середина аборального края хвостового стебля; 8 – начало нижнего внешнего луча хвостового плавника; 9 – конец анального плавника (основание последнего луча); 10 – начало анального плавника (основание первого луча); 11 – вентральная граница головы и туловища; 12 – задний нижний край нижней челюсти; 13 – передний край глаза; 14 – верхний край глаза; 15 – задний край глаза; 16 – нижний край глаза; 17 – верхний передний край крышечной кости (operculum); 18 – верхний аборальный край operculum; 19 – нижний край operculum; 20 – начало грудного плавника (основание первого луча); 21 – конец грудного плавника (основание последнего луча); 22 – задний верхний край верхней челюсти.

Внутригрупповое морфологическое разнообразие (morphological disparity) оценили по значениям ординат двух главных компонент методом анализа паттерна ближайших соседних точек (nearest neighbor point pattern analysis) в пределах полигона изменчивости – convex hull [Дэвис, 1990; Hammer, 2009]. В соответствии с этим методом вычисляли показатель R – отношение значения наблюдаемой средней дистанции между ближайшими соседними ординатами ($MNND$ – mean nearest neighbor distance) к величине теоретически ожидаемой средней дистанции ($ExpNND$ – expected nearest neighbor distance), полученной для полигона изменчивости на основе распределения Пуассона. Для снятия краевого эффекта рассеивания ординат в пределах ограниченного полигона изменчивости применяли метод Доннелли [Donnelly, 1978]. Метод анализа паттерна ближайших соседних точек реализован К. Хаммером в программе PAST 4.06 [Hammer et al., 2001; Hammer, 2009].

Показатель R характеризует модель рассеивания ординат: при условии $R < 1$ проявляется агрегирование ординат, при $R = 1$ – случайное пуассоновское рассеивание, а если $R > 1$, то выражен эффект сверхрассеивания (overdispersion). Увеличение значения $MNND$ при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия [Hammer, 2009], а в случае использования методов геометрической морфометрии, как увеличение веера траекторий морфогенеза [Vasil'ev et al., 2015; Васильев и др., 2018]. Уровни внутри- (PDW – partial disparity within groups) и межгруппового (PDB – partial disparity between groups) частного морфологического разнообразия (PD – partial disparity) [Zelditch et al., 2004] оценили с помощью программы DisparityBox7 пакета IMP.

Наряду с методом однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA) в случае выявления неоднородности дисперсий с помощью теста Левена, основанного на средних (Levene's test for homogeneity of variance based on means), применяли его непараметрический аналог – тест Краскела – Уоллиса (Kruskal-Wallis test). Для оценки размера эффекта Коэна (Cohen effect size) при

множественных межгрупповых сравнениях применяли критерий – ω^2 . При оценке возможного влияния аллометрических эффектов использовали линейные регрессионные модели и корреляционный анализ согласно общепринятым рекомендациям [Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. В случаях оценки корреляции матриц применяли тест Мантеля (Mantel test). Основные расчёты и статистический анализ выполнены с использованием программ TPS [Rohlf, 2013a, 2013b], PAST 4.05 [Hammer et al., 2001], IMP [Zelditch et al., 2004] и MorphoJ 1.07a [Klingenberg, 2011].

Результаты и их обсуждение

Методом главных компонент ГК (PC) провели ординацию прокрустовых координат, построенную по объединённой выборке ротана. На основании значений коэффициента Джоллиффа (Jolliffe), характеризующего кумулятивный вклад в изменчивость формы объектов, установлены 13 первых главных компонент, которые рассмотрены в дальнейшем как значимые и интерпретируемые. Всего при этом описано 90.16% общей дисперсии формы тела. Расчёт коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между значениями главных компонент и биологическими характеристиками особей в выборках (возраст, размер тела, пол) выявил значимую связь для отдельных переменных. Получена также оценка корреляции ГК с видовым богатством ихтиоценозов, которое было формально задано в виде рангов 1 и 2. Ранг 1 – для ротана из торфяных карьеров, в которых кроме ротана единично встречаются крупные особи золотых карасей. Ранг 2 – для ротана из оз. Шитовское, в котором обитают 10 видов рыб.

Наибольшие значения коэффициентов корреляции Спирмена, характеризующие связь главных компонент с размерами тела ($r_s = -0.64$) и возрастом рыб ($r_s = -0.56$) выявлены для второй главной компоненты PC2, вдоль которой с возрастом наблюдается закономерное изменение формы тела. На размерно-возрастную изменчивость формы приходится 14.77% общей дисперсии. С полом выявлена слабая, но значимая связь ($p < 0.05$) для трёх главных компонент – PC5 ($r_s = 0.14$),

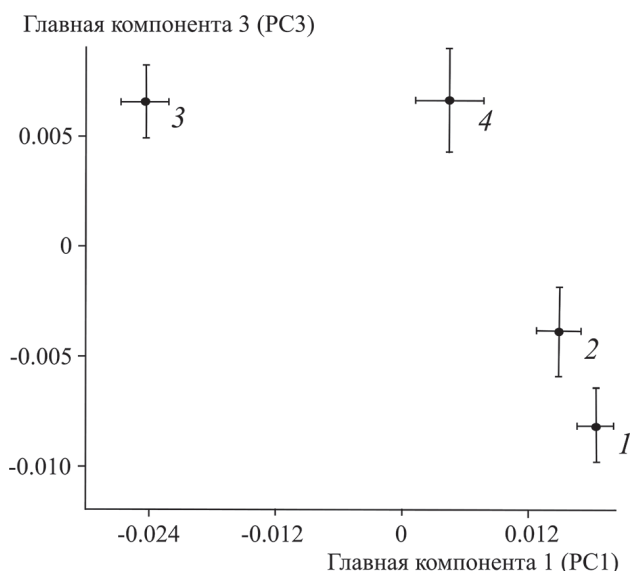


Рис. 3. Ординация центроидов выборок ротана оз. Шитовское (1 – 2009 г., 2 – 2010 г.) и торфяных карьеров (3 – карьер № 1; 4 – карьер № 2) с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$ – standard error) в плоскости, образованной главными компонентами PC1 и PC3, характеризующими форму тела ротана и коррелирующими с фактором видового богатства сообществ.

PC8 ($r_s = 0.17$) и PC11 ($r_s = -0.12$). С фактором «видового богатства» сообществ смежных водоёмов установлены значимые корреляционные связи для изменчивости вдоль первой главной компоненты PC1 ($r_s = 0.61$), объяс-

няющей 26.94% общей дисперсии, и третьей компоненты PC3 ($r_s = -0.32$), описывающей 10.62% дисперсии (рис. 3). Из рисунка видно, что центроиды выборок смежных лет из оз. Шитовское близки, а центроиды выборок ротана из карьеров № 1 и № 2 не только удалены от них, но и друг от друга. Определено существенное влияние этого фактора на изменчивость вдоль PC1 ($N = 132.19$; $df = 3$; $p < 0.001$) и PC3 ($N = 40.39$; $df = 3$; $p < 0.001$). Различия между выборками ротана из оз. Шитовское разных лет в 2009 и 2010 гг. были статистически незначимы.

Для оценки наиболее устойчивых межгрупповых различий был проведён канонический анализ 8 выборок самцов и самок ротана, принадлежащих двум возрастным группам, из двух смежных водоёмов – озера и карьера № 1 – по прокрустовым координатам. Результаты ординации центроидов сравниваемых выборок с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$) представлены на рис. 4. В итоге расчётов выявлены статистически значимые межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных (табл. 1, рис. 4). Для построения усреднённых онтогенетических траекторий, характеризующих трансформацию тела ро-

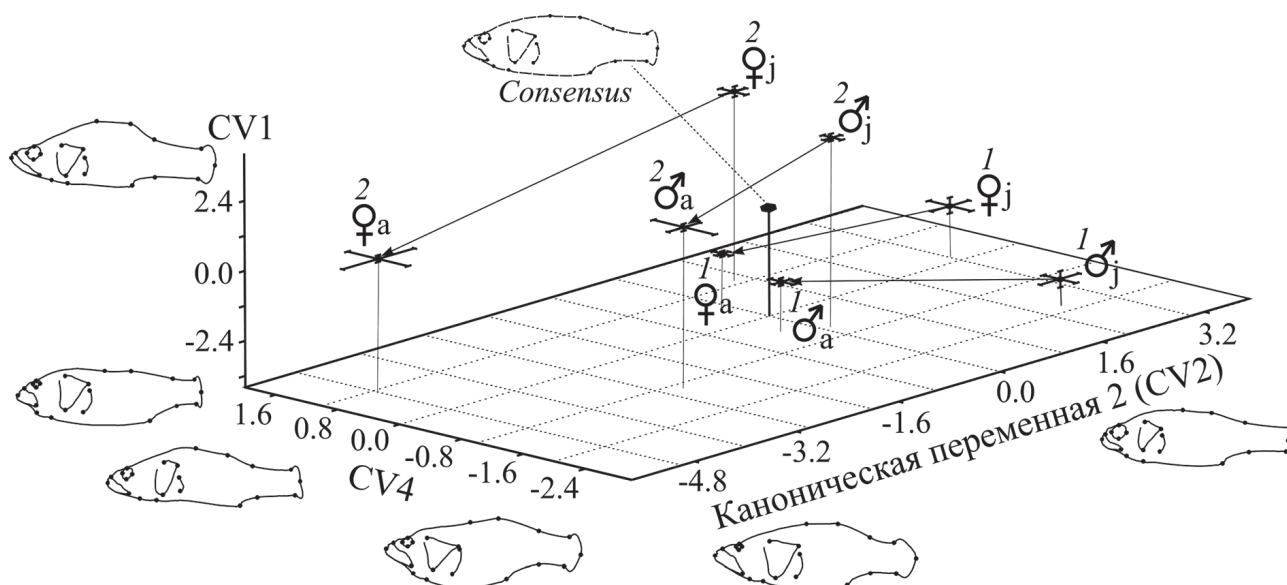


Рис. 4. Результаты ординации центроидов выборок самцов и самок двух возрастных групп ротана (нижние индексы: j – рыбы 2+–3+ лет и a – рыбы 4+–7+ лет) из смежных водоёмов Среднего Урала (верхние индексы) оз. Шитовское (1) и карьера № 1 (2) вдоль трёх канонических переменных (CV1, CV2 и CV4). Стрелки – направления возрастных изменений формы тела ротана. Указаны центроиды выборок и стандартные ошибки ($\pm SE$). Приведены схематичные контурные конфигурации ландшафтов, визуализирующие изменения формы тела ротана, соответствующие минимальным и максимальным значениям вдоль канонических переменных. Показаны консенсусная контурная конфигурация (consensus) и её ордината.

Таблица 1. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, отражающих изменчивость формы тела двух возрастных групп самцов и самок в выборках ротана оз. Шитовское и карьера № 1 и значения центроидов этих выборок со стандартными ошибками ($\pm SE$)

Сравниваемые выборки и статистические показатели	Каноническая переменная (CV)			
	CV1	CV2	CV3	CV4
	Центроиды выборок			
Озеро, самцы 2+–3+ лет	-3.164 ± 0.168	2.346 ± 0.306	2.655 ± 0.316	-1.845 ± 0.212
Озеро, самки 2+–3+ лет	-2.268 ± 0.124	3.000 ± 0.296	1.297 ± 0.182	0.155 ± 0.276
Озеро, самцы 4+–7+ лет	-2.278 ± 0.132	-0.368 ± 0.140	0.147 ± 0.118	-0.431 ± 0.155
Озеро, самки 4+–7+ лет	-2.015 ± 0.116	-0.173 ± 0.105	-0.664 ± 0.132	0.475 ± 0.110
Карьер, самцы 2+–3+ лет	3.042 ± 0.142	0.093 ± 0.136	-0.439 ± 0.132	-0.725 ± 0.124
Карьер, самки 2+–3+ лет	2.980 ± 0.166	0.776 ± 0.195	0.500 ± 0.168	1.111 ± 0.169
Карьер, самцы 4+–7+ лет	1.960 ± 0.251	-2.704 ± 0.132	0.337 ± 0.284	-1.105 ± 0.397
Карьер, самки 4+–7+ лет	1.049 ± 0.553	-5.036 ± 0.060	2.936 ± 0.288	0.919 ± 0.391
Собственные числа	6.5568	1.4314	0.6767	0.5617
Λ -критерий Уилкса	0.0099	0.0748	0.1819	0.3049
Критерий χ^2	1056.93	593.79	390.33	271.98
Число степеней свободы	280	234	190	148
Доля дисперсии, %	65.07	14.21	6.72	5.57
Уровень значимости, p	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001

тана между группами самцов и самок, на рисунке центроиды соответствующих выборок, принадлежащих разным возрастным группам, соединили стрелками, направленными от рыб 2+ и 3+ лет (j) к старшим (a) по возрасту.

Вдоль оси CV1 более 65% межгрупповой дисперсии характеризует биотопическую изменчивость и связано с межгрупповыми различиями формы тела ротана из озера и карьера, причём максимальные различия обнаружены между группами самцов. Различия между младшими возрастными группами из смежных водоёмов оказались больше, чем между группами старшего возраста, сближение которых в значительной степени обусловлено возрастными изменениями формы тела самцов и самок из карьеров.

Несмотря на широкий возрастной диапазон, включающий рыб от 2+ до 7+ лет, было установлено, что проявившиеся вдоль CV2 общие тенденции изменчивости формы тела ротана с возрастом в популяционных группах в 4.6 раза меньше, чем уровень межгрупповых биотопических различий рыб из озера и карьера. С возрастом у ротана увеличивается относительный размер головы, относительная длина рыла (челюстей), относительная

высота тела, уменьшаются относительные размеры глаза и относительная длина хвостового стебля. Отдельные направления размерно-возрастной трансформации элементов формы тела ротана хорошо согласуются с закономерностями возрастных изменений формы, выявленной ранее у ротана [Спановская и др., 1964; Бакланов, 2001; Мандрица, 2010] и других видов рыб [Алеев, 1963; Васильев и др., 2007; Баранов, 2013].

На общие различия самцов и самок ротана по форме тела приходится около 6% межгрупповой дисперсии вдоль CV4, что в 2.6 раза меньше дисперсии формы, связанной с возрастом рыб. Форма тела самцов характеризуется крупным туловищем, постепенно расширяющимся каудально, небольшим выступом во фронтальной части головы, крупными треугольными жаберными крышками, большими грудными плавниками и челюстями, крупным хвостовым стеблем. Самки обладают узким телом, сужающимся каудально, пологой фронтально-дорзальной областью головы, узкими почти прямоугольными жаберными крышками, относительно небольшими грудными плавниками. В онтогенезе ротана из озера и карьера выявлены особые направления биотопической изменчивости

формы тела вдоль CV3, которые объясняют около 7% межгрупповой дисперсии и обуславливают реверсию морфогенетических изменений возрастных групп ротана из смежных водоёмов. Особи младших возрастов из карьеров по форме тела сходны с рыбами старшего возраста из озера и, наоборот, более старшевозрастные рыбы из карьеров становятся похожими на младшевозрастных рыб из озера. Данный эффект взаимодействия «генотип × среда» пока имеет неясную природу и требует дальнейшего анализа и объяснения. Тем не менее, некоторая реверсия морфогенеза в разной среде также может рассматриваться как особое проявление биотопической изменчивости и вероятный адаптивный онтогенетический механизм фенотипической пластичности вида-вселенца.

Кластерный анализ матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D^2) выявил низкую степень морфологического сходства между возрастными группами разного пола у ротана из озера и карьера, группирующихся в отдельные внутривидовые кластеры (рис. 5).

Выделились два больших кластера выборок, относящихся к разным биотопам: оз. Ши-

товское и торфяной карьер. Каждый из этих кластеров подразделился на выборки младшевозрастных и старшевозрастных особей, которые, в свою очередь, разбились по полу. Поэтому иерархическая структура кластера в порядке убывания ранга агрегирования представлена в последовательности: наибольший уровень различий – биотоп (микрораспространение), средний уровень – возрастная группа и наименьший – пол особей.

Установлено, что в многовидовом сообществе рыб озера, в условиях конкуренции и под прессом хищников различия формы тела между самцами и самками ротана в онтогенезе уменьшаются. В микрораспространении ротана торфяного карьера при небольшом видовом разнообразии сообщества и низком уровне межвидовой конкуренции, практически в отсутствие рыб ихтиофагов других видов, напротив, половые различия формы тела ротана с возрастом увеличиваются (см. рис. 5). При этом уровень возрастных различий в микрораспространениях обоих биотопов приблизительно одинаков.

Для рыб одного и того же возраста (3+) провели сравнение значений центроидного размера (CS), косвенно характеризующего

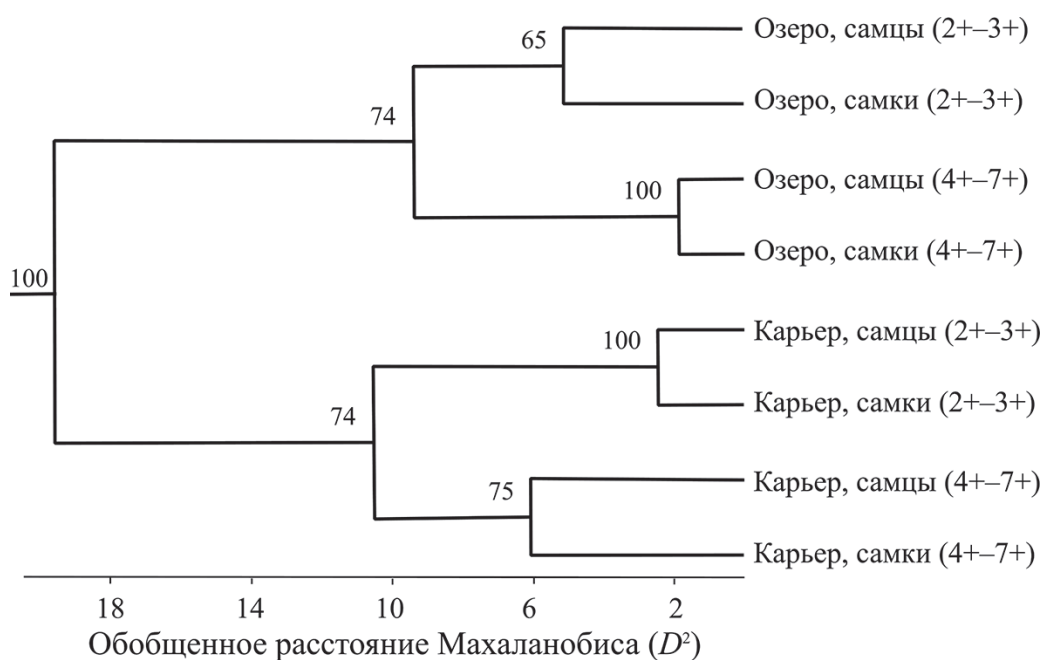


Рис. 5. Результаты кластерного анализа (метод Уорда) матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D^2) между выборками самцов и самок двух возрастных групп ротана из оз. Шитовское и карьера № 1 (указана бутстреп-поддержка в узлах кластеров, %).

Таблица 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа длины тела (мм) одновозрастных (3+) групп ротана в трёх сравниваемых водоёмах

Источник изменчивости	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (df)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)
Межгрупповая	3320.69	2	1660.35	13.57	0.000027
Внутригрупповая	5282.18	43	122.38		
Общая	8582.97	45			

их общие размеры, а также длины тела, измеренной в миллиметрах. При множественном сравнении СС этих выборок с помощью теста Краскела – Уоллиса выявлены статистически значимые различия ($H_c = 12.98$; $p = 0.0015$). Такие же результаты получены при однофакторном дисперсионном анализе длины тела рыб в трёх водоёмах (табл. 2, рис. 6). При этом тест Левена не выявил значимых различий между внутригрупповыми дисперсиями ($p = 0.2811$), что делает правомочным применение однофакторного дисперсионного анализа.

В оз. Шитовское средний размер рыб оказался значимо меньше, чем в обоих карьерах (№ 1 и № 2), различия между которыми были недостоверны. Следует также отметить, что показатель размера эффекта Коэна в данном случае составил $\omega^2 = 0.35$, что по принятым Коэном критериям существенно выше среднего уровня межгрупповых различий. Поэтому можно заключить, что различия в длине тела одновозрастных рыб из озера и карье-

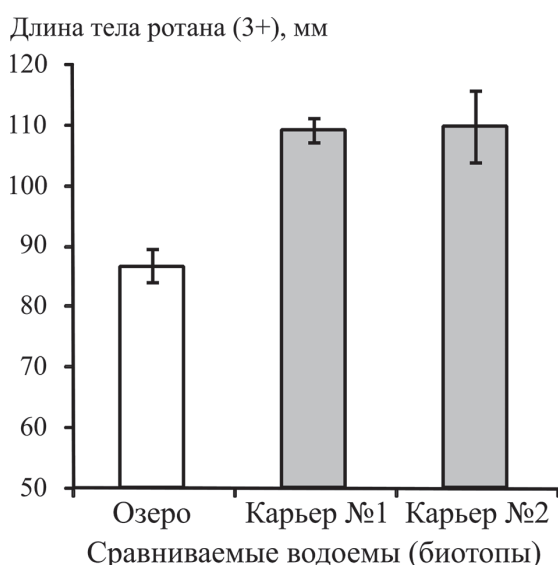


Рис. 6. Сравнение длины тела (мм) с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$) в выборках одновозрастных особей ротана (3+) в трёх водоёмах.

ров велики, а также указывают на некоторое угнетение роста тела ротана в озере, но отсутствие такового в обоих карьерах, где ростовые процессы протекают сходно. Такие же межгрупповые различия по длине тела выявлены и у рыб в возрасте 4+ (здесь мы не приводим эти результаты), что указывает на общий характер этого явления.

Разная скорость роста различных частей тела потенциально может приводить к аллометрическим эффектам, которые могут влиять на проявление различий в форме тела. Поэтому мы оценили потенциальные аллометрические эффекты, используя в соответствии с рекомендациями М. Зелдич с соавт. [Zelditch et al., 2004], оценку линейной регрессии между величинами центроидного размера и значениями первой главной компоненты. Регрессионный анализ выполнили отдельно для каждой выборки. В результате расчётов установлено, что в сравниваемых выборках ротана доля объяснённой регрессионной зависимости колебалась от 0.47 до 4.86%, причём во всех случаях она была статистически незначима (величина p колебалась от 0.2916 до 0.7478). Таким образом, можно заключить, что при интерпретации выявляемых межгрупповых различий в форме тела рыб в данном случае аллометрические эффекты как возможную причину следует исключить.

Поскольку половые и возрастные различия, отражённые в форме тела ротана, были в целом существенно меньше, чем межгрупповые биотопические, мы провели обобщённый канонический анализ формы тела в пяти сравниваемых выборках без учёта пола и возраста рыб. Расчёт проведён по прокрустовым координатам. Результаты канонического анализа представлены на рис. 7. Вдоль первых двух канонических осей проявились биотопические и хронографические (межгодовые и сезонные) различия формы тела ротана (см.

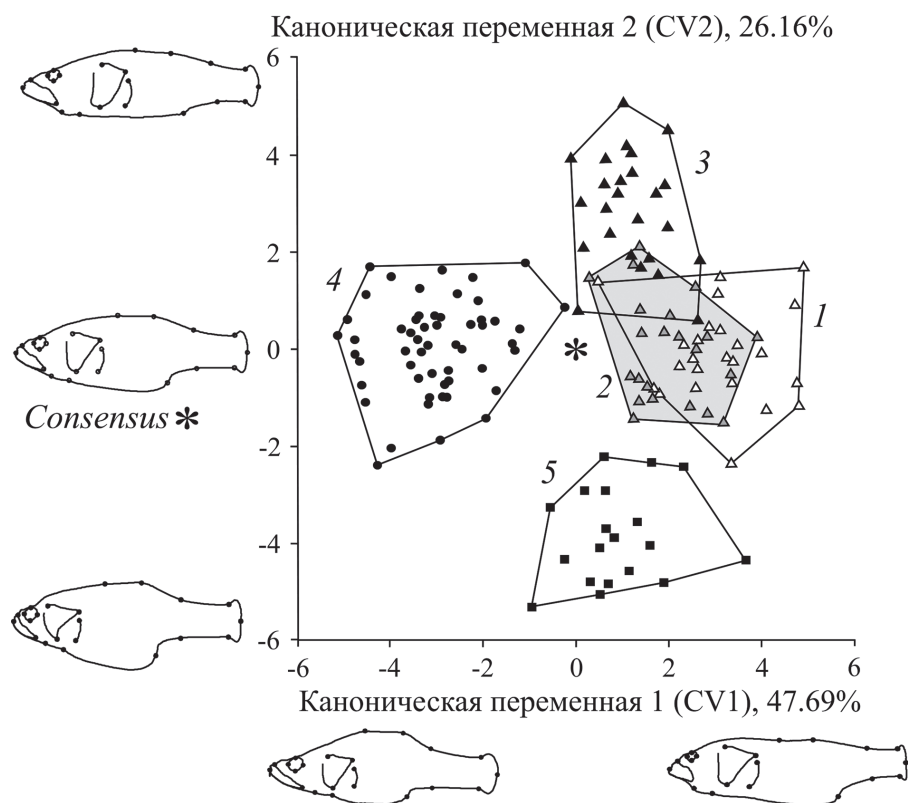


Рис. 7. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела в объединённых по полу и возрасту выборках ротана на Среднем Урале: оз. Шитовское 1 – 2009 г. (июнь), 2 – 2009 г. (ноябрь), 3 – 2010 г. (июнь); торфяные карьеры (разрезы) 4 – № 1, 2011 г. (июнь), 5 – № 2, 2011 г. (июнь).

рис. 7), на которые приходится 73.85% общей межгрупповой дисперсии.

Вычисленные в итоге проведённого канонического анализа матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D^2) и Прокрустовых расстояний (D_p) между выборками пропорциональны друг другу и во всех парах сравнений статистически значимы ($p < 0.0001$). Сопоставление матриц расстояний на основе теста Мантеля выявило высокий уровень их корреляции ($R_M = 0.922$; $p = 0.0056$).

Иерархические отношения выборок хорошо иллюстрируют результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых расстояний (рис. 8). Из рисунка следует, что биотопические различия по форме тела выражены в большей степени, чем межгодовые и сезонные. Можно также заключить, что сезонные изменения в оз. Шитовское сопоставимы по уровню с межгодовыми.

Наибольшие различия проявились между выборками двух экологически контрастных

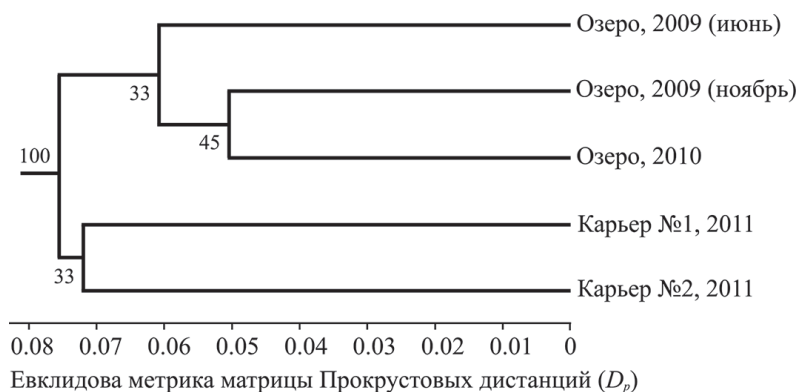


Рис. 8. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых расстояний (D_p) между выборками ротана разных лет и сезонов из экологически контрастных водоёмов (оз. Шитовское и торфяных карьеров) Среднего Урала.

водоёмов – озера и торфяного карьера. Поэтому, завершая сравнение формы тела ротана, мы провели дискриминантный анализ прокрустовых координат между особями, населяющими два этих биотопа. Результаты дискриминантного анализа представлены на рис. 9. Форма тела ротана из озера и карьера значительно различается ($D^2 = 28.73$; $T^2 = 1791.76$; $p < 0.0001$), что позволяет с высокой точностью (97.95%) диагностировать особей каждой группы. Результаты проверочного кросс-валидационного теста (Cross-validation test) выявили практически такую же картину дискриминации (93.15%). Таким образом, в итоге дискриминации около 98% особей безошибочно классифицируются как принадлежащие своим собственным биотопам независимо от возраста и пола рыб. Использование метода построения контурных конфигураций позволяет характеризовать обнаруженные межгрупповые различия по форме тела ротана.

Ротаны из карьеров отличаются конической головой, крупными глазами, длинными узкими челюстями, коротким высоким туловищем, относительно более длинным хвостовым стеблем и вертикальной ориентацией грудного плавника. Горбатая (выпуклая) форма тела ротана позволяет выполнять быстрые маневры под небольшим углом и легче захватывать пищу [Webb, 1984] в местообитаниях со сложной структурированной средой,

сформированной густыми зарослями водных растений в затопленных карьерах. По более крупным глазам, размерам рта и форме головы можно предположить хищный, рыбацкий характер таких рыб. Рыбы из озера имеют массивную высокую голову с широкими короткими челюстями, а также смещённые в дорзальном направлении жаберные крышки и небольшие глаза, низкое, относительно продолговатое и почти прямоугольное туловище, короткий хвостовой стебель и несколько наклонённый назад крупный грудной плавник. Низкий профиль тела ротана снижает сопротивление воды, позволяя эффективно двигаться и поддерживать скорость при небольших затратах энергии. Расположение грудных плавников предполагает, что рыбы способны к быстрому и резкому перемещению [Webb, 1984]. Для сохранения устойчивости тела при движении и поворотах рыбы имеют относительно крупные размеры непарных плавников. Массивная голова и субтерминальный рот рыб из озера может ассоциироваться с преимущественно бентосной стратегией кормления [Wainwright, Richard, 1995].

В настоящее время нельзя утверждать, что различия между двумя биотопическими микропопуляциями ротана обусловлены исключительно антропогенным происхождением карьеров.

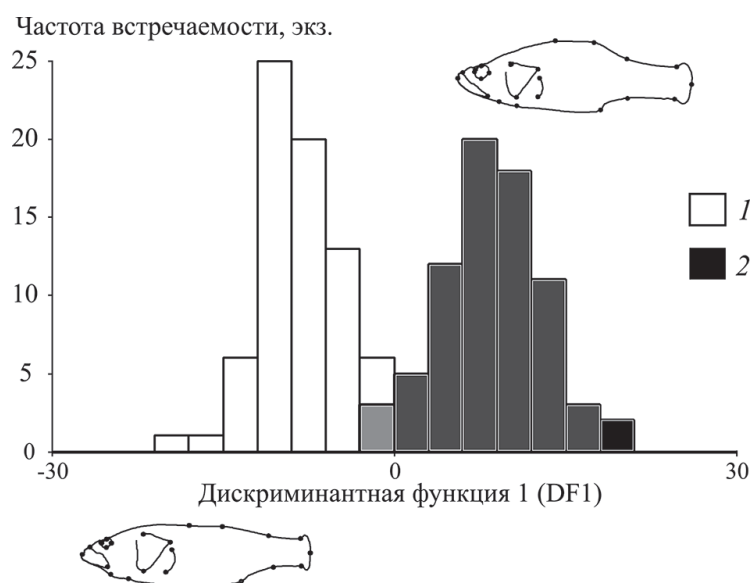


Рис. 9. Результаты дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих форму тела инвазионных микропопуляций ротана в двух типах биотопов: 1 – озере и 2 – торфяном карьере на Среднем Урале. Контурные модели формы тела рыб соответствуют минимальному и максимальному значениям дискриминантной функции.

Неполнота состава сообщества рыб в торфяном карьере, в котором обитает микропупуляция ротана, также может усиливать разнообразие морфогенетических траекторий.

Оценка внутри- и межгруппового морфологического разнообразия. Уровни внутри- и межгруппового разнообразия сравнили с помощью программы DisparityBox7 пакета IMP по двум выборкам разных лет из озера и двум выборкам одного года из торфяных карьеров, используя метод оценки частного морфологического разнообразия PD [Zelditch et al., 2004]. Результаты сравнения представлены на рис. 10.

Из рисунка следует, что уровни межгруппового частного морфологического разнообразия (PDB) в микропупуляциях ротана, населяющих биотопы озера и торфяного карьера, совпадают, а соответствующий уровень внутригруппового частного морфологического разнообразия (PDW) достоверно выше в микропупуляции торфяного карьера ($t = 2.8$; $df = 144$; $p < 0.01$).

Напомним, что $PD = PDB + PDW$ [Zelditch et al., 2004] и по этой причине $PD2$ выборки из карьера значимо больше $PD1$ – выборки из озера. Таким образом, биотопические группировки ротана не только различаются по форме тела, но и по уровню её внутригрупп-

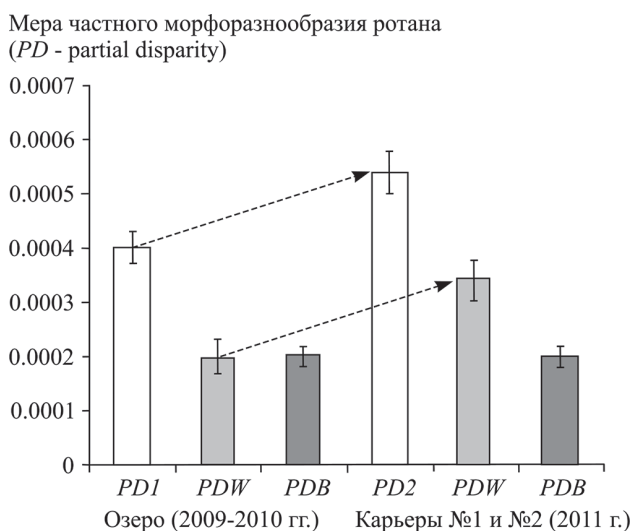


Рис. 10. Соотношение иерархической структуры частного морфологического разнообразия ($PD \pm SE$) формы тела ротана из многовидового сообщества рыб оз. Шитовское ($PD1$) и малопродуктивного сообщества торфяного карьера ($PD2$) с учётом их внутригрупповой (PDW) и межгрупповой (PDB) компонент.

пового морфологического разнообразия, которое значимо выше в микропупуляциях из водоёмов торфяных карьеров, имеющих антропогенное происхождение и малопродуктивный состав сообщества рыб.

Использовали также другой метод оценки внутригруппового морфологического разнообразия – оценку паттерна дистанций между ближайшими соседними ординатами. Для этого в каждой группе ротана были построены полигоны изменчивости сравниваемых выборок в плоскости первой и третьей главных компонент $PC1$ и $PC3$ (см. рис. 3), на которые приходится 37.56% дисперсии формы тела и которые значимо связаны с рангом видового богатства сообществ.

Предварительно с помощью процедуры случайного разрежения состава проб (рарефакции – rarefaction) были сформированы одинаковые по числу наблюдений объёмы выборок. В результате сравнения величин средних дистанций между ближайшими соседними ординатами ($MNND$) для выборок ротана между ними на основе теста Краскала – Уоллиса были выявлены значимые межгрупповые различия ($H = 17.23$; $p < 0.001$). Относительно высокие уровни морфологического разнообразия ($MNND$) проявились в выборках ротана из карьеров, особенно из карьера № 1 (табл. 3).

В двух выборках разных лет из оз. Шитовское величины $MNND$ оказались близкими, но имели низкие значения. Следует обратить внимание на то, что в выборках ротана из всех смежных водоёмов наблюдается значимый эффект неслучайной агрегации ординат, поскольку отношение $R < 1$. Последнее указывает на то, что в каждом водоёме избирательно реализуется крайне узкий спектр траекторий развития, характерный для большинства особей этого водоёма. Другими словами, в конкретных условиях данного водоёма реализуются определённые пути морфогенеза, формирующие у большинства особей типичный фенотип (в каждом водоёме свой особенный), причём случайная компонента внутригрупповой изменчивости формы тела рыб при этом остаётся минимальной. Подобный эффект несколько неожидан, поскольку предполагалось, что у ротана, понав-

Таблица 3. Оценка модели рассеивания ординат в полигонах изменчивости формы тела ротана вдоль PC1 и PC3 для четырёх выборок на основе метода средних дистанций между ближайшими соседними ординатами (*MNND*)

Выборка, год	Средняя дистанция <i>MNND</i>	Ожидаемая дистанция <i>ExpNND</i>	<i>R</i>	<i>Z</i>	Уровень значимости (<i>p</i>)
Оз. Шитовское, 2009	0.0019	0.0031	0.61	-4.08	< 0.001
Оз. Шитовское, 2010	0.0019	0.0036	0.54	-4.85	< 0.001
Карьер № 1, 2011	0.0034	0.0050	0.68	-3.44	< 0.001
Карьер № 2, 2011	0.0029	0.0046	0.63	-3.97	< 0.001

шего в новые условия обитания за пределами естественного видового ареала, и тем более в водоёмы антропогенного происхождения (торфяные карьеры, заполненные водой), должна усилиться именно случайная компонента изменчивости, то есть должно наблюдаться сверхрассеивание ординат, но этого не обнаружено. Напротив, виден противоположный эффект неслучайной реализации и «тиражирования» в водоёме определённого фенотипа (узкого набора фенотипов). Поэтому наблюдающееся возрастание значения *MNND* у рыб из карьеров теоретически могло бы быть ещё большим, если сопоставить с соответствующими величинами *ExpNND* при случайной реализации морфогенеза (см. табл. 3). Можно было бы допустить, что это результат известного генетического эффекта «бутылочного горлышка» за счёт ограниченного числа особей-основателей, но фенотипы (форма тела) ротана из двух пространственно удалённых, но экологически сходных торфяных карьеров, более близки между собой, чем между ближайшими микропопуляциями озера и карьера № 1 (см. рис. 1 и 5). Можно также было предположить действие направленного жёсткого отбора, но такая его эффективность при возможности ежегодного взаимного генетического перемешивания населения рыб разных водоёмов даже при учёте малой пространственной подвижности ротана представляется нереальной (известно, что 3% обмена на поколение теоретически должны обеспечить генетическую нивелировку смежных популяций – [см. Шеппард, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973]). В настоящее время мы можем, скорее, объяснить этот парадокс лишь тем, что, вероятно, аборигенные популяции вида в своей исходной природной среде обитания приобрели большой набор потенциальных адаптивных модифика-

ций к широкому спектру биотопов, которые могут быть легко реализованы как один из возможных путей морфогенеза в определённых биотопических условиях. Иными словами, напрашивается вывод о существовании преадаптации ротана к обитанию и развитию в широком спектре водоёмов Среднего Урала, включая затопленные торфяные карьеры.

При попадании особи в определённые условия, например, стресс-индуцирующие эпигенетическую систему [Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016], включаются пороговые эпигенетические механизмы (метилование ДНК, транспозиция мобильных элементов генома и др.), переключающие морфогенез определённым способом в соответствии с необходимой адаптивной модификацией. В дальнейшем изменённый эпигенетический профиль ДНК, «настроенный» на тиражирование определённой группы фенотипов, как показали многие недавние исследования эпигенетиков, способен трансгенерационно устойчиво наследоваться благодаря феномену мягкого наследования [Dickins, Rahman, 2012; Bonduriansky, 2012; Duncan et al., 2014]. Дальнейший молекулярно-генетический анализ микросателлитных локусов ДНК пространственно изолированных смежных микропопуляций ротана на Среднем Урале может способствовать прояснению этого вопроса.

Таким образом, полученные результаты косвенно указывают на то, что веер морфогенетических траекторий у рыб в торфяных карьерах, имеющих антропогенное происхождение, действительно шире, чем в озере, и согласуются с приведёнными выше оценками внутрigrуппового морфологического разнообразия. Природа данного явления пока неясна. Можно предполагать, что высокая локальная плотность микропопуляции и

почти полное отсутствие других видов рыб запускают пороговый «триггерный» механизм изменения морфогенеза, основанный на особом стресс-индуцированном воздействии на эпигенетическую систему. Такие быстрые переключения морфогенеза известны, например, как «эффект группы» у саранчи и ряда других видов в ответ на высокую плотность и наличие в среде определённых биоинформационных химических сигналов [Шварц и др., 1976]. Определённое изменение эпигенетической системы, например перестройка мобильных элементов генома, как это происходит при воздействии тяжёлого теплового шока (ТТШ) на развитие структуры жилок крыла дрозофил [Васильева и др., 1995], обеспечивает характерное переключение морфогенеза, способное трансгенерационно наследоваться [Bonduriansky, 2012; Burggren, 2016; Boskovic, Rando, 2018]. Поэтому, возможно, что подобный плотностнозависимый стресс, возникающий у ротана в маловидовом ихтиоценозе, может быстро переключать развитие в направлении определённой модификации и сохранять её в дальнейших поколениях, если экологическая ситуация не изменится.

Заключение

Наиболее успешно и, вероятно, в первую очередь вид-вселенец осваивал неглубокие водоёмы, малозаселённые другими видами рыб, в том числе антропогенные по происхождению затопленные карьеры. Относительная численность вида оказалась выше в торфяных карьерах, где он полностью доминирует и формирует мало- и одновидовые ихтиоценозы. Многовидовое озёрное сообщество рыб препятствует росту численности ротана, однако, его микропопуляция в оз. Шитовское из года в год устойчиво поддерживается.

В результате проведённого морфометрического исследования было показано, что в разные годы в одном и том же водоёме с высокой полнотой видового состава (оз. Шитовское) ротан относительно мало изменчив и устойчиво сохраняет форму тела. Интересно, что сезонные изменения формы выражены в целом меньше или сопоставимы с межгодо-

вой хронографической компонентой изменчивости. Половые и возрастные различия сравнительно невелики и существенно меньше, чем биотопические, выявленные между представителями двух изученных биотопов: озера и торфяного карьера. Полигоны изменчивости трёх сравниваемых микропопуляций ротана из озера и карьеров № 1 и № 2 чётко разобщены, то есть формируют фенотипически дифференцированные группировки, каждая из которых имеет свой собственный облик. Это обеспечивает при каноническом и дискриминантном методах анализа высокую надёжность диагностики и устойчивую корректность отнесения особей любого пола и возраста к своей собственной микропопуляции. Такой высокий уровень морфологических различий и их надёжности (98%) весьма редко встречается в практике внутривидовых сравнений популяций рыб, тем более населяющих смежные водоёмы.

На первый взгляд создаётся впечатление, что вид в результате жёсткого естественного отбора всего за полтора десятилетия обитания в новой среде резко изменил форму тела, поскольку эта дифференциация морфогенеза локальных микропопуляций ротана явно имеет адаптивную природу. Ранее мы уже предположили, что такой механизм дифференциации маловероятен из-за отсутствия жёсткой пространственной изоляции и возможности генетического обмена между смежными микропопуляциями. С другой стороны, нами при оценке внутригруппового морфологического разнообразия во всех водоёмах обнаружен эффект неслучайной агрегации ординат особей в пределах полигонов изменчивости. Это означает, что все особи в каждой микропопуляции формируют очень узкий и специфичный набор фенотипов, то есть проявляют определённую изменчивость (по Ч. Дарвину). Традиционная трактовка в русле синтетической теории эволюции (СТЭ) о жёстком отборе генотипов и последующей тесной связи генотип – фенотип в этом случае тоже маловероятна. Для таких кардинальных перестроек в каждой популяции, основанных на творческом синтезировании отбором новых адаптивных генотипов и соответственно фенотипов просто не хватило бы ни времени

(числа поколений), ни локальной численности для эффективного направленного отбора. Значительно более правдоподобна иная версия этих адаптивных изменений, которую мы обсуждали выше, связанная с преадаптацией вида к широкому спектру биотопических условий в исходной части ареала и наличием у каждой его особи потенциального спектра доступных для реализации адаптивных модификаций, обусловленных эпигенетическими перестройками. Творческая роль отбора присутствует и в данной модели [West-Eberhard, 2003], но субстрат и механизм изменений в этом случае другие.

Особенности формы тела ротана в водоёмах торфяных карьеров могут быть связаны с вероятным каннибализмом вида, обитающего в маловидовом сообществе при отсутствии других ихтиофагов. Такая модификация развития, допускающая перестройку морфогенеза, обеспечивающую возможность вынужденного каннибализма, также могла быть исторически сформирована в исходной естественной части ареала вида и стала востребована в обеднённых видами сообществах рыб и на Среднем Урале.

Все использованные подходы к анализу внутригруппового морфологического разнообразия в микропопуляциях ротана косвенно указывают на то, что в торфяных карьерах с маловидовым составом сообществ морфологическое разнообразие достоверно выше, чем в оз. Шитовское с многовидовым составом ихтиоценоза. Расширение веера морфогенетических траекторий в микропопуляции ротана, приводящее к увеличению внутригруппового морфологического разнообразия, как уже подчёркивалось, обычно косвенно указывает на дестабилизацию развития в пессимальных условиях. Поэтому можно было бы предполагать, что в торфяных карьерах условия обитания и развития более пессимальны, чем в озере. Возможно, это отчасти именно так, но, вероятно также ещё одна интерпретация данного эффекта. Поскольку мы установили, что рост особей у двух разновозрастных групп ротана (3+ и 4+) в озере угнетён по сравнению с их представителями в торфяных карьерах, можно допустить другое объяснение. Замедленный рост ротана в озере может

быть связан с конкурентным влиянием локального многовидового сообщества рыб и присутствием в нем ихтиофагов, что может порогово запускать определённый путь морфогенеза, ведущий к характерному озёрному фенотипу. Однако это не влияет здесь на разнообразие формы тела, и развитие протекает в целом стабильно. В карьерах ситуация иная. Возможно, что большая скорость роста может, напротив, указывать на более благоприятные для вида условия в торфяных карьерах, а возрастание в них морфологического разнообразия может быть обусловлено следствием проявления принципа компенсации Ю.И. Чернова [Чернов, 2005] как на уровне сообщества, так и на популяционном уровне. Обычно принцип Ю.И. Чернова проявляется как компенсаторное возрастание разнообразия и численности представителей одной из таксономических групп, входящей в состав обеднённого таксонами сообщества. Данный принцип может проявляться и на популяционном уровне [Vasil'ev et al., 2017a, 2017b; Васильев и др., 2018; Baranov, 2020]. Иногда половой диморфизм в строении кормодобывающих структур компенсаторно усиливается на фазах депрессии или низкой численности для снижения трофической конкуренции, но уменьшается или не проявляется на пике численности при благоприятных условиях и избытке кормов.

В случае ротана морфологическое разнообразие также может компенсаторно возрастать в маловидовом или одновидовом сообществах торфяных карьеров в соответствии с принципом Ю.И. Чернова. Следует также обратить внимание на то, что половые различия в многовидовом сообществе рыб оз. Шитовское у ротана с возрастом уменьшались, а в торфяном карьере, напротив, увеличивались. Это также может быть интерпретировано как проявление принципа компенсации Ю.И. Чернова для снижения вероятной трофической конкуренции между полами.

Таким образом, полученные результаты указывают на высокую фенотипическую пластичность и морфогенетическую преадаптацию ротана, позволяющую ему быстро трансформировать развитие и адаптироваться к различным гидробиологическим, меж-

годовым и синэкологическим изменениям осваиваемых новых водоёмов, включая антропогенные.

Благодарности

Авторы благодарят ведущего специалиста лаборатории водных биоресурсов Уральского филиала ФГБНУ «ВНИРО» А.В. Лугаськова за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

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

Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 248 с.

Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Сб. научных трудов: Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 12–23.

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 632 с.

Бакланов М.А. Головешка-ротан *Percottus glenii* Дуб. в водоёмах г. Перми // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биология. 2001. № 5. С. 29–41.

Баранов В.Ю. Изменчивость формы тела в онтогенезе серебряного и золотого карасей в популяциях Южного Урала // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 2. С. 141–151.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2004. 436 с.

Васильев А.Г., Баранов В.Ю., Чибиряк М.В., Смагин А.И. Изучение изменчивости размеров и формы тела речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в контрольных и импактных водоёмах бассейна р. Теча методами геометрической морфометрии // Вопросы радиационной безопасности: науч.-практ. журн. / ПО «Маяк». 2007. № 1. С. 63–77.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 471 с.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юдакин А.Я. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в селекционно-генетических экспериментах на *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31. № 7. С. 920–931.

Дьяченко И.П. Рыбы и рыбные ресурсы Башкортостана: Учебное пособие. Уфа: РИЦ БашГУ, 2013. 152 с.

Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.

Елин Д.Г. Межгодовая изменчивость видовой и популяционной структуры рыб эвтрофного водоёма // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конференции молодых учёных Уральского региона (Екатеринбург, 2–3 апреля 1999 г.) / Под ред. И.Л. Гольдберг, И.Н. Михайловой, И.Б. Головачева. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 1999. С. 52–53.

Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotrididae, интродуцированных в водоёмы Европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 10. С. 1517–1522.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.

Зиновьев Е.А., Устюгова Т.В., Пушкин Ю.А. Вековые изменения в составе ихтиофауны р. Кама, новые виды // Опыт кадастровой характеристики, результаты учётов, материалы к кадастру по непромысловым птицам, пресмыкающимся, земноводным и рыбам: Тезисы докладов Всесоюзного совещания по проблеме кадастра и учёта животного мира. Ч. 3. Уфа: Башкирское книжное изд-во, 1989. С. 342–344.

Лугаськов А.В. Распространение, биология и морфология ротана в водоёмах Урала // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы международной конференции (Новосибирск, 26–28 марта 2008 г.) / Под ред. И.В. Морузи, Е.В. Пищенко, П.В. Белоусова. Новосибирск: Изд-во Агрос, 2008. С. 149–154.

Лугаськова Н.В. Видовая специфика цитогенетической стабильности рыб в условиях эвтрофного водоёма // Экология. 2003. № 3. С. 235–240.

Мандрица С.А. К размерно-возрастной изменчивости головешки-ротана (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) // Вестник пермского университета. Биология. 2010. Вып. 1 (1). С. 4–11.

Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Михайлов Т.В. К вопросу об экологии ротана (*Percottus glenii*) в Курганской области // Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах: Материалы II Всероссийской конференции (Новосибирск, 21–23 марта 2002 г.). Вып. 2 / Под ред. А.Ю. Харитоновой, Л.Н. Сивохиной. Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2002. С. 123–126.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 368 с.

- Павлов Д.С., Букварёва Е.Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 1. С. 22–35.
- Решетников А.Н., Чибилёв Е.А. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне р. Иртыш и анализ возможных последствий для природы и человека // Сибирский экологический журнал. 2009. № 3. С. 405–411.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb., Fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4(33). С. 632–643.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, вып. 10. С. 1221–1238.
- Шайгородский Э.А., Решетников М.А. Обзор фауны рыб Челябинской области (1874–1994 гг.) // Материалы по флоре и фауне Челябинской области. Миасс, 1994. С. 48–53.
- Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1456–1469.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Изд-во Наука, 1976. 152 с.
- Шеппард Ф.М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.
- Baranov V.Y. Body shape variability of the minnow *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) in large and small watercourses of the Sylva River Basin (Middle Urals) // Biology Bulletin. Russian Academy of Sciences. 2020. Vol. 47. Iss. 10. P. 1285–1292. DOI: 10.1134/S1062359020100039
- Bonduriansky R. Rethinking heredity, again // Trends in Ecology and Evolution. 2012. Vol. 27. No. 6. P. 330–336.
- Boskovic A., Rando O.J. Transgenerational epigenetic inheritance // Annual Rev. Genet. 2018. Vol. 52. P. 21–41. DOI: 10.1146/annurev-genet-120417-031404
- Burggren W. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // Biology. 2016. Vol. 5. No. 24. P. 2–22. DOI: 10.3390/biology5020024
- Claude J. Morphometrics with R. NY: Springer Science+Business Media, LLC, 2008. 316 p. DOI: 10.1007/978-0-387-77790-0
- Dickins T.E., Rahman Q. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // Proc. of the Royal Soc. B. 2012. Vol. 279. P. 2913–2921. DOI: 10.1098/rspb.2012.0273
- Donnelly K.P. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // Simulation studies to archeology / Ed. by Hodder I. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1978. P. 91–95.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // J. Exp. Zool. Part B. Molec. and Develop. Evol. 2014. Vol. 322. P. 208–220. DOI: 10.1002/jez.b.22571
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J., et al. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions // Trends in Ecology and Evolution. 2008. Vol. 21. No. 3. P. 130–135. DOI: 10.1016/j.tree.2005.10.012
- Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers & Geosciences. 2009. Vol. 35. P. 659–666. DOI: 10.1016/j.cageo.2008.03.012
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1). 2001. 9p. (Program). // Available online: (http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html). Accessed on 01.04.2020.
- Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. 2009. Vol. 84. P. 131–176. DOI: 10.1086/598822
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. Vol. 11. P. 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Lucek K., Sivasundar A., Seehausen O. Evidence of adaptive evolutionary divergence during biological invasion // PLOS ONE. 2012. Vol. 7. Iss. 11. e49377. P. 1–6. DOI: 10.1371/journal.pone.0049377
- Panarari-Antunes R.S., Prioli A.J., Prioli S.M.A.P., Gomes V.N., et al. Genetic divergence among invasive and native populations of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) in Neotropical regions // J. of Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 2434–2447. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2012.03290.x
- Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8. Iss. 2. P. 193–206. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.2.07>
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasions. 2011. Vol. 13. P. 2967–2980. DOI: 10.1007/s10530-011-9982-1
- Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a. (Program). // Available online: (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Accessed on 05.11.2016.
- Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013b. (Program). // Available online: (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Accessed on 12.02.2017.
- Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zoolo-

- gy. 1990. Vol. 39. No. 1. P. 40–59. DOI: 10.2307/2992207
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., et al. The population biology of invasive species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 305–332. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037
- Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Ital. Journal of Mammal.* 2013. Vol. 24. No.1. P. 67–73. DOI: 10.4404/hystrix-24.1-6332
- Stray D.L. Eight questions about invasions and ecosystem functioning // *Ecology Letters.* 2012. Vol. 15. P. 1199–1210. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V. Aftereffects of muskrat introduction in Western Siberia: Morphological and functional aspects // *Russian Journal of Biological Invasions.* 2017a. Vol. 8 (1). P. 1–9. DOI: 10.1134/S2075111717010143
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // *Russian Journal of Ecology.* 2017b. Vol. 48. No. 2. P. 161–169. DOI: 10.1134/S1067413617020096
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Rus. J. of Ecology.* 2015. Vol. 46. No. 6. P. 552–558. DOI: 10.1134/S1067413615060223
- Wainwright P.C., Richard B.A. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes // *Environ. Biol. Fish.* 1995. Vol. 44. P. 97–113. DOI: 10.1007/BF00005909
- Webb P.W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // *Amer. Zool.* 1984. Vol. 24. Iss. 1. P. 107–120. DOI: 10.1093/icb/24.1.107
- West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford Univ. Press, 2003. 816 p.
- Yezerinac S.M., Loogheed S.C., Handford P. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience // *Systematic Biology.* 1992. Vol. 41. No. 4. P. 471–482. DOI: 10.2307/2992588
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 437 p.
- Zelikova T.J., Hufbauer R.A., Reed S.C., Wertin T., et al. Eco-evolutionary responses of *Bromus tectorum* to climate change: implications for biological invasions // *Ecology and Evolution.* 2013. Vol. 3. No. 5. P. 1374–1387. DOI: 10.1002/ece3.542

PHENOTYPIC PLASTICITY OF THE AMUR SLEEPER (*PERCCOTTUS GLENII*) INVASIVE POPULATIONS DURING THE COLONISATION OF WATER BODIES

© 2022 Baranov V.Yu.*, Vasil'ev A.G.**

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS
Yekaterinburg, 620144, Russian Federation;
e-mail: *vadimb4@yandex.ru; **vag@ipae.uran.ru

The variability of the body shape in invasive fish species – Amur sleeper (*Percottus glenii*) - from natural and anthropogenic water bodies of the Middle Urals with different completeness of the species composition was studied by the use of geometric morphometrics methods. We compared samples of the Amur sleeper from neighboring adjacent water bodies – Lake Shitovskoye and two peat quarries filled with water. Samples of different seasons and years of collection were taken in the lake, which allowed us to correlate the influence of climate and season on the morphogenesis of the Amur sleeper. According to the control catches, the fish community of the lake is represented by 10 species, i.e. it has a poly-species composition: 6 native species (roach, river perch, ruff, tench, crucian carp, and pike) and 4 alien species (bream, belica, Amur sleeper, carp). The share of the Amur sleeper in the control catches in the lake was no more than 3–5%. In the water bodies of peat quarries, oligoid communities of 2 species were formed (Amur sleeper and crucian carp). Discriminant analysis of the body shape of fish from the lake and peat pits allowed us to reveal the origin of 93–98% of individuals. Comparing the samples of the younger (2+–3+ years) and older (4+–7+ years) age groups of fish divided by sex and biotope, different directions of changes in the shape of the Amur sleeper body in ontogenesis were revealed between the biotopic groups. The range of age variability was almost 5 times lesser than the intergroup biotopic differences of fish from ecologically contrasting water bodies. Seasonal and inter-annual intra-population variability of body shape in the Amur sleeper in the lake is significantly lesser pronounced than the intergroup differences between samples from the lake and peat quarries. Sex differences accounted for only 6% of the intergroup variance (3 times lower than the level of age differences), and in the poly-species lake community, sex differences decrease with age, and in the water bodies of quarries, on the contrary, they increase. Within-group morphological disparity (*MNND*) is significantly higher in samples from peat quarries. The data obtained are of a key character, since they characterize a high degree of phenotypic plasticity of the Amur sleeper and a rapid adaptive restructuring of its morphogenesis to different conditions of natural and anthropogenic water bodies of the Middle Urals.

Keywords: *Percottus glenii*, the Amur sleeper, alien species, invasion, variability, morphological variability, geometric morphometrics, the Middle Urals.

***PHYSELLA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) (MOLLUSCA: GASTROPODA: PHYSIDAE) В БАССЕЙНЕ РЕКИ ДОНГНАЙ (ПРОВИНЦИЯ ЛАМДОНГ, ВЬЕТНАМ): ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ**

© 2022 Винарский М.В.^а, Ворошилова И.С.^{б, *}, Гусаков В.А.^б

^а Лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных, Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, 199034, Россия;

^б Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия; e-mail: *issergeeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2022. После доработки 05.08.2022. Принята к публикации 12.08.2022

Чужеродные пресноводные моллюски рода *Physella* (Gastropoda: Physidae) впервые обнаружены в бассейне р. Донгнай (Вьетнам). На основе анализа морфологических признаков и нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) определена их принадлежность виду *Physella acuta* (Draparnaud, 1805). В работе обобщаются сведения о распространении данного вида в водоёмах Вьетнама, приводится морфологическая характеристика изученных особей, а также дано сравнение с другими популяциями вида, обнаруженными в тропических и субтропических регионах. Показано, что, несмотря на более чем двадцатилетнюю историю регистрации *Physella acuta* во Вьетнаме, вид остаётся сравнительно редким в водоёмах страны. Наличие в исследованной выборке особей разных размерных групп позволяет предполагать, что в бассейне р. Донгнай образовалась самовоспроизводящаяся популяция *Physella acuta*.

Ключевые слова: *Physella acuta*, инвазии, Вьетнам, COI, морфология раковины, размерно-весовая характеристика.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-38-51

Введение

Актуальность и значимость проблемы биологических инвазий для современной экологии, а также важность сбора и анализа первичной информации о формировании инвазионных популяций в новых регионах, вероятных векторах их расселения, общеизвестны. К числу групп пресноводных беспозвоночных, наиболее эффективно выступающих в качестве инвайдеров, относятся брюхоногие моллюски (Gastropoda), многие виды которых настолько успешно расселяются, что к настоящему времени сформировали космополитические или субкосмополитические ареалы. Обладая сравнительно низкой естественной вагильностью, пресноводные гастроподы способны использовать для своего расселения большое число векторов различной природы, в том числе зоо- и антропохорию. В последние 100–200 лет

деятельность человека (например, водный транспорт, промышленное разведение объектов аквакультуры, аквариумная торговля, транспортировка экзотических растений) значительно ускорила этот процесс. Широко известным примером субглобальной инвазии пресноводных гастропод стал случай расселения заострённой физеллы, *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), принадлежащей семейству лёгочных моллюсков Physidae Fitzinger, 1833.

Род *Physella* Haldeman, 1842 имеет неарктическое происхождение, и большинство видов этого рода населяют водоёмы Северной и Центральной Америки [Paraense, Pointier, 2003; Taylor 2003]. Долгое время считалось, что единственным аборигенным представителем рода вне Америки является *Physella acuta*, описанная из водоёмов юга Франции. В настоящее время твёрдо установ-

лено, что этот вид является чужеродным для фауны Старого Света и был завезён в Западную Европу предположительно в XVII или XVIII столетии, откуда широко расселился по водоёмам Евразии [Anderson, 2003; Lydeard et al., 2016; Vinarski, 2017; Винарский, 2018]. В пользу этой версии говорит большое число независимых источников данных: молекулярно-генетический анализ, палеонтологическая летопись, а также экспериментально установленное отсутствие репродуктивной изоляции между *Physella acuta* и некоторыми североамериканскими представителями рода [Lydeard et al., 2016].

До середины XIX в. заострённая физелла встречалась преимущественно в южной и юго-восточной части Европы. В настоящее время на севере Европы в естественной среде *Ph. acuta* обитает в водах Германии и Польши, а в водоёмах с искусственно изменённым термическим режимом самая северная из европейских популяций физеллы найдена на территории России, на Кольском полуострове [Нехаев, Палатов, 2016]. В восточном направлении *Ph. acuta* расселилась в Европе до бассейна Волги [Vinarski, 2017]. Известны находки этого вида в Сибири, исключительно в водоёмах с искусственно изменённым термическим режимом [Винарский и др., 2015].

В зарубежной Азии *Ph. acuta* находили в водных объектах Азербайджана, Таджикистана, Казахстана, Туркменистана, Китая, Грузии, Ирана, Ирака, Израиля, Омана, Саудовской Аравии, Пакистана, Индии, Индонезии, Бангладеш, Малайзии, Сингапура, Кореи, Японии [Paraense, Pointier, 2003; Mienis, 2005; Винарский и др., 2015; Ng et al., 2015, Vinarski, 2017]. На территории Вьетнама физеллы впервые обнаружены в пробах, собранных в 2001 г. [Bousset et al., 2014], однако в бассейне р. Донгнай ранее их не регистрировали.

Представители этого вида встречаются как в проточных, так и в стоячих хорошо прогреваемых водных объектах, преимущественно в мелководной зоне на глубинах 0.05–0.5 м. Обитают в зарослях высшей водной растительности, на поверхности грунта, твёрдых субстратах. Быстрый рост численности в новых участках ареала возможен при вселе-

нии небольшого числа особей благодаря гермафродитизму, способности к самооплодотворению, короткому ювенильному периоду и высокой скорости репродукции. Вследствие того, что моллюски обладают небольшими размерами (обычно до 12 мм) и хрупкой раковиной, они могут стать доступной пищей для рыб и других хищных водных животных.

Следует отметить, что представители семейства Physidae, как и многие другие группы пресноводных лёгочных моллюсков, характеризуются значительной пластичностью признаков формы и окраски раковины, что частично имеет экофенотипический характер [Britton, McMahon, 2004; Auld, Relyea, 2008; Gustafson et al., 2014; Ng et al., 2015; Saha et al., 2016; Früh et al., 2017; Collado et al., 2020; Goepfner et al., 2020; Taniel et al., 2020]. Размах изменчивости таков, что особи, представляющие крайние варианты вариационного ряда, с трудом поддаются надёжной идентификации по морфологическим признакам, поскольку их значения перекрываются у близкородственных видов. В прошлом это привело к описанию большого числа номинальных видов, которые частью были сведены в синонимы, а частью до сих пор остаются проблемными для систематики. В частности, инвазивные европейские популяции *Ph. acuta* в литературе определялись как принадлежащие трём-четырёх самостоятельным видам [Сон, 2007]. Поэтому в последние десятилетия были приложены значительные усилия для уточнения таксономии рода *Physella* с помощью молекулярно-генетического подхода [Dillon et al., 2002; Wethington, Guralnick, 2004; Dillon et al., 2007; Wethington, Lydeard, 2007; Pip, Franck, 2008; Wethington et al., 2009; Dillon et al., 2011; Gates et al., 2013; Moore et al., 2015; Ng et al., 2015; Young et al., 2021]. Крайне желательно генетическое изучение всех вновь обнаруженных инвазионных популяций физелл.

Цель нашей работы – идентификация видовой принадлежности и морфологическая характеристика моллюсков рода *Physella*, обнаруженных нами в бассейне р. Донгнай (Вьетнам), по морфологическим признакам и фрагменту митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI).

Материалы и методы

Река Даним (Đa Nhim) является верхним притоком одной из крупнейших внутренних рек Вьетнама – Донгнай (Đông Nai; длина около 590 км, площадь бассейна 38.6 тыс. км²), протекающей по нескольким провинциям центральной и южной частей страны. Даним берёт начало в провинции Ламдонг (Lâm Đồng) в горах Центрального плато (Tây Nguyên) на высоте примерно 1650 м над уровнем моря.

Изученные в ходе исследования моллюски были собраны 19.04.2018 г. на станции, расположенной в 3–4 км ниже истока реки

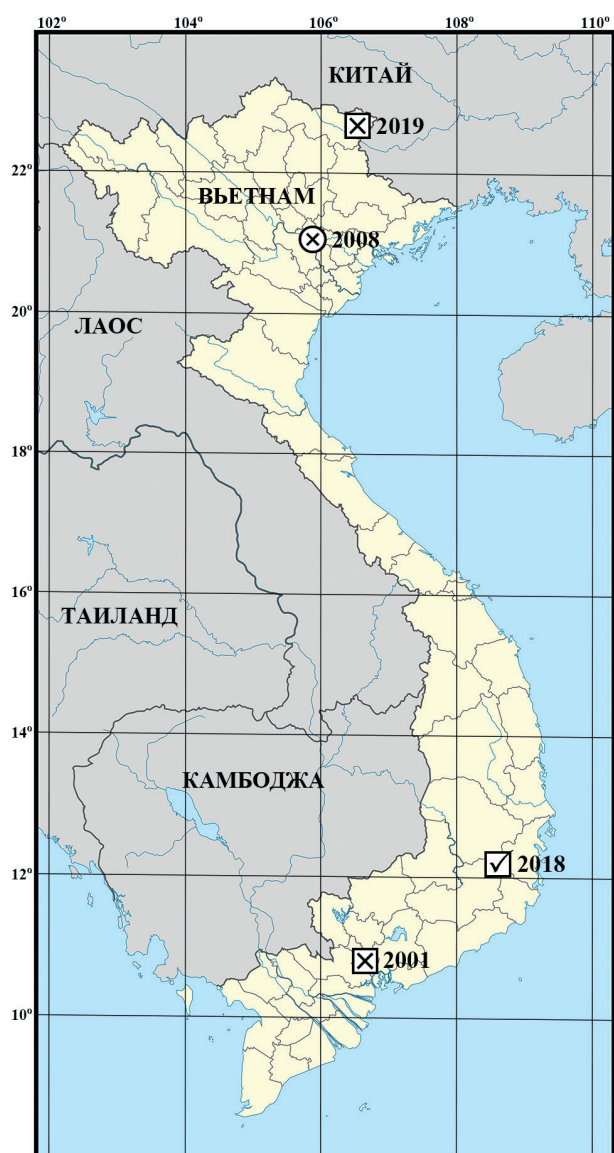


Рис. 1. Точка сбора *Ph. acuta* в провинции Ламдонг в 2018 г. (☑), а также другие известные на текущий момент пункты и даты регистрации *Ph. acuta* (☒) и *Physa* sp. (⊙) во Вьетнаме (подробности см. в разделе «Обсуждение»).

на высоте ~1500 м над уровнем моря (географические координаты: 12°10.633' с. ш., 108°41.895' в. д. Рис. 1). Температура воды в точке сбора составляла 21.3 °С, электропроводность – 23 мкСм/см, рН – 6.71, глубина – 0.1–0.2 м, течение было выражено слабо. Донные отложения были представлены умеренно заиленным крупным песком с галькой, камнями и разнородными растительными остатками.

Особей *Physella* собирали с камней и грунта вручную (пинцетом), в выборку были взяты особи всех размерных групп. В лабораторию моллюски транспортировались в живом виде в термобоксе с водой из места обитания. После сортировки 9 крупных экземпляров были зафиксированы в 96%-м растворе этанола для последующей таксономической идентификации, остальные (47 особей) – были использованы для анализа основных размерно-весовых характеристик популяции. Большая часть использованного в работе материала находится в коллекции авторов, 6 фиксированных экземпляров были переданы на хранение в малакологическую коллекцию Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург).

С помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм измеряли высоту (H_S) и ширину (B_S) раковины, высоту (H_A) и ширину (B_A) устья. Вес живых особей (W) определяли на аналитических электронных весах AX 200 (Shimadzu Corporation, Япония) с точностью до 0.1 мг. Перед взвешиванием все экземпляры обсушивали фильтровальной бумагой до исчезновения мокрых пятен, включая устьевую область.

Для сравнения по той же схеме были промерены раковины *Physella acuta* из трёх выборок, собранных в субтропической и тропической части инвазионного ареала вида: 1) 30.04.2019. Индия, штат Уттаракханд, пойма р. Пуурола в г. Пуурола ($n = 23$); 2) 04.08.2013. Тунис, водохранилище у г. Хаммамет ($n = 64$); 3) 27.06.2016. Таджикистан, г. Гиссар, заболоченный водоём у Гиссарской крепости ($n = 25$). Все эти выборки находятся в коллекции Лаборатории макроэкологии и биогеографии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета.

Для оценки параметров и выбора оптимальных моделей (уравнений), описывающих взаимосвязь размерно-весовых характеристик животных, использовали рекомендации, изложенные в работах Умнова [1976], Балушкиной и Винберга [1979], Ходара [Hodar, 1996]. Все представленные в результатах функции имеют статистически значимые коэффициенты корреляции (детерминации) при уровне значимости 0.05.

Выделение, амплификация и анализ нуклеотидных последовательностей ДНК. Тотальную ДНК выделяли коммерческим набором Diatom™ DNA Prep 200 («Изоген») согласно инструкции производителя. Из известных генетических маркеров нами выбрана нуклеотидная последовательность фрагмента гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы COI, поскольку именно этот маркер наиболее широко используется в работах, посвящённых систематике и инвазионной экологии *Ph. acuta*.

Фрагмент митохондриального гена COI амплифицирован у трёх особей с использованием следующих пар праймеров: LCO1490 5/-GGTCAACAATCATAAAGATATGG-3/ [Folmer et al., 1994] и COI-H 5/-TCAGGGTGA CCAAAAAATCA-3/ [Machordom et al., 2003].

Общий объём смеси ПЦР 25 µL содержал 2.5 µL 10 х буфера для ПЦР (СибЭнзим) с 20 mM MgCl₂, 1 µL каждого из олигонуклеотидных праймеров (10 pM), 2.5 µL смеси каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов (0.2 µM каждого), 1–1.5 µL тотальной ДНК, 0.7 U Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим) и бидистиллированную воду. Амплификацию проводили в программируемом термостате «Терцик» (ДНК-Технология). Программа амплификации включала следующие стадии: денатурация – 95 °C (4 мин), 32 цикла по 94 °C (1 мин), 58 °C (45 с), 72 °C (1 мин), и заключительный этап – 72 °C (7 мин). После электрофореза в 1.5%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием (0.5 мкг/мл), продукт ПЦР визуализировали в ультрафиолете. Двустороннее секвенирование проводили с использованием амплификационных праймеров. Секвенировали в ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems) на базе Института биологии внутренних вод РАН согласно инструкции про-

изводителя. Нуклеотидные последовательности просматривали с использованием пакета программ MEGA6 [Tamura et al., 2013], для сравнения полученных нами последовательностей с последовательностями, имеющимися в базе данных GenBank NCBI [GenBank..., 2020], использовали встроенную в неё программу BLAST [Johnson et al., 2008]. Полученный нами вариант нуклеотидной последовательности COI депонирован в GenBank NCBI (OM970095).

Результаты

Анализ генетических локусов

У трёх особей, собранных нами в р. Даним, найден единственный вариант последовательности фрагмента гена COI. При сравнении этого варианта с последовательностями, депонированными в GenBank NCBI [GenBank..., 2020], установлено, что он полностью идентичен таковым у моллюсков вида *Physella acuta*, обитающих в озёрах Греции (KF737938, KF737940 – KF737949, KF737951, длина сравниваемого фрагмента гена составляет 655 пн), а также в водоёмах Ирана (KT280442, 636 пн; KT280440 636 пн), Ирака (KM206698, 621 пн; KM206699, 624 пн), Сингапура (KP182986, 654 пн) и Малайзии (KP182985, 641 пн). Это позволяет идентифицировать моллюсков из р. Даним как *Ph. acuta*.

Поскольку обнаруженные нами варианты нуклеотидных последовательностей этого локуса не отличаются от гаплотипов, анализируемых предыдущими авторами, в нашей публикации не приведены нетворк и кладограмма, так как они полностью соответствуют тем, которые показаны на рис. 2 в статье Эббса с соавторами [Ebbs et al., 2018]. Гаплотипы, отличающиеся на 1–3 мутационных шага от найденного в анализируемой выборке гаплотипа, обнаружены у моллюсков, собранных в водоёмах и водотоках США, Кубы, Австралии и Средней Азии (MF694471, 509 пн; MF694433, 509 пн; MF694439 509 пн; EU038366, 569 пн; MF694451 509 пн; KT280441 636 пн), то есть в пределах как нативного, так и инвазионного ареала *Ph. acuta*.

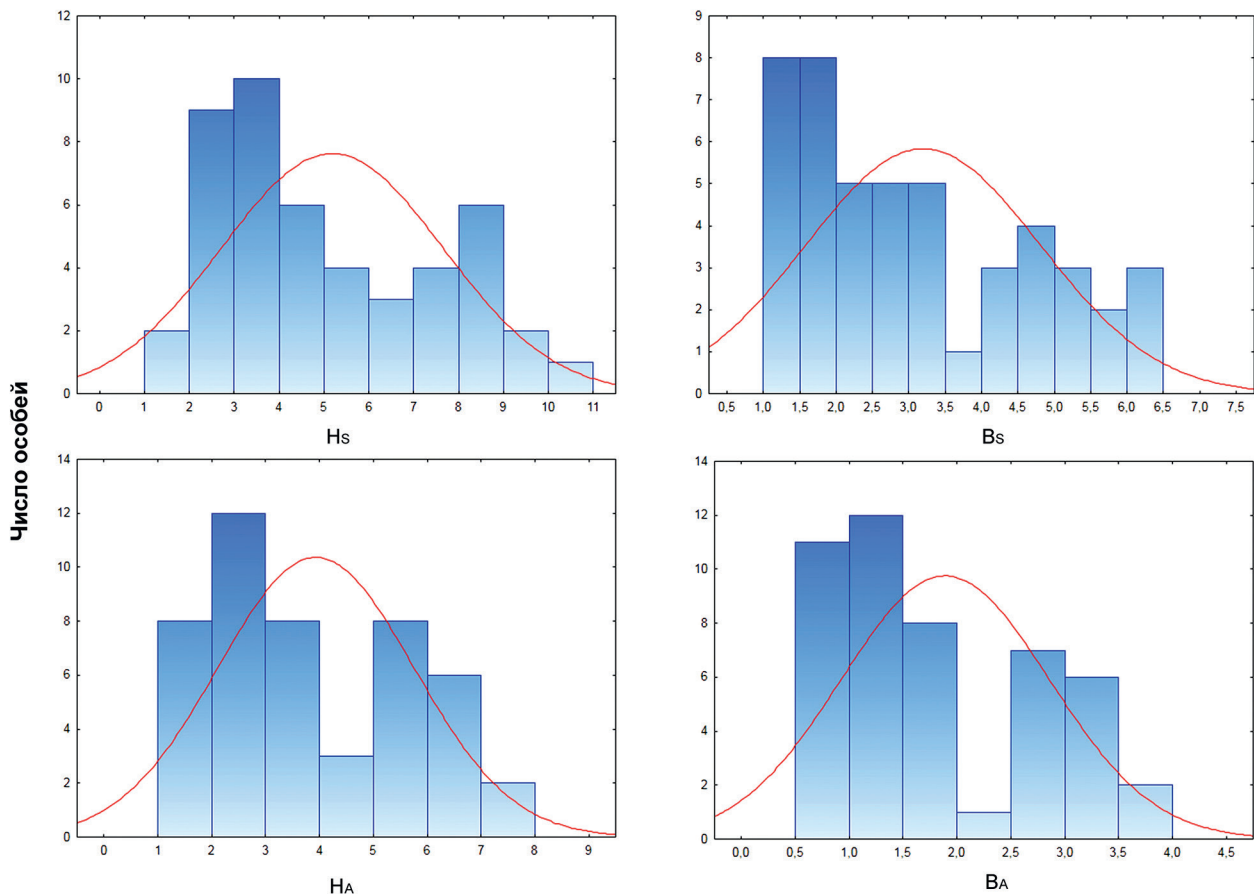


Рис. 2. Размерная характеристика выборки раковин *Physella* из р. Даним. Приведена линия нормального распределения.

Размерно-весовая характеристика выборки

Изученная нами выборка весьма неоднородна по размерно-весовому составу, все количественные показатели варьируют в широких пределах (рис. 2), что, очевидно, указывает на принадлежность особей более чем одному поколению. Наличие явной двувёршинности на всех диаграммах может быть интерпретировано как присутствие особей двух генераций в исследуемой выборке.

В пределах изученных диапазонов значений зависимости между шириной и высотой раковины, а также живым весом и линейными размерами тела *Ph. acuta* из р. Даним (рис. 3), наилучшим образом описываются следующими уравнениями:

$$\begin{aligned} B_s &= 0.6476 H_s - 0.1576, & R^2 &= 0.9813, & \bar{A} &= 5.5 \quad (1); \\ W &= 0.0837 H_s^{3.0743}, & R^2 &= 0.9895, & \bar{A} &= 11.8 \quad (2); \\ W &= 0.4257 B_s^{2.9667}, & R^2 &= 0.9841, & \bar{A} &= 15.9 \quad (3), \end{aligned}$$

где R^2 – коэффициент детерминации; \bar{A} – средняя ошибка аппроксимации (%).

Полученные значения показателей степени в уравнениях (2) и (3), близкие к 3, указывают на практически изометрический характер роста исследованной части популяции *Ph. acuta* из р. Даним, и, стало быть, на отсутствие существенных изменений общих пропорций раковины в данном местообитании по мере её роста.

По конхологическим характеристикам, отражающим общие пропорции раковины, изученная нами выборка соответствует характеристикам инвазионных популяций *Physella acuta* из тропиков и субтропиков (рис. 4). Наибольшие различия между выборками обнаруживаются в параметрах устья (соотношение B_A и H_A , B_A и H_s). По основному индексу раковины (B_s/H_s) все проанализированные выборки оказались довольно близки.

Обсуждение

Современное распространение *Ph. acuta* во Вьетнаме. К настоящему времени из литературы известны только пять упомина-

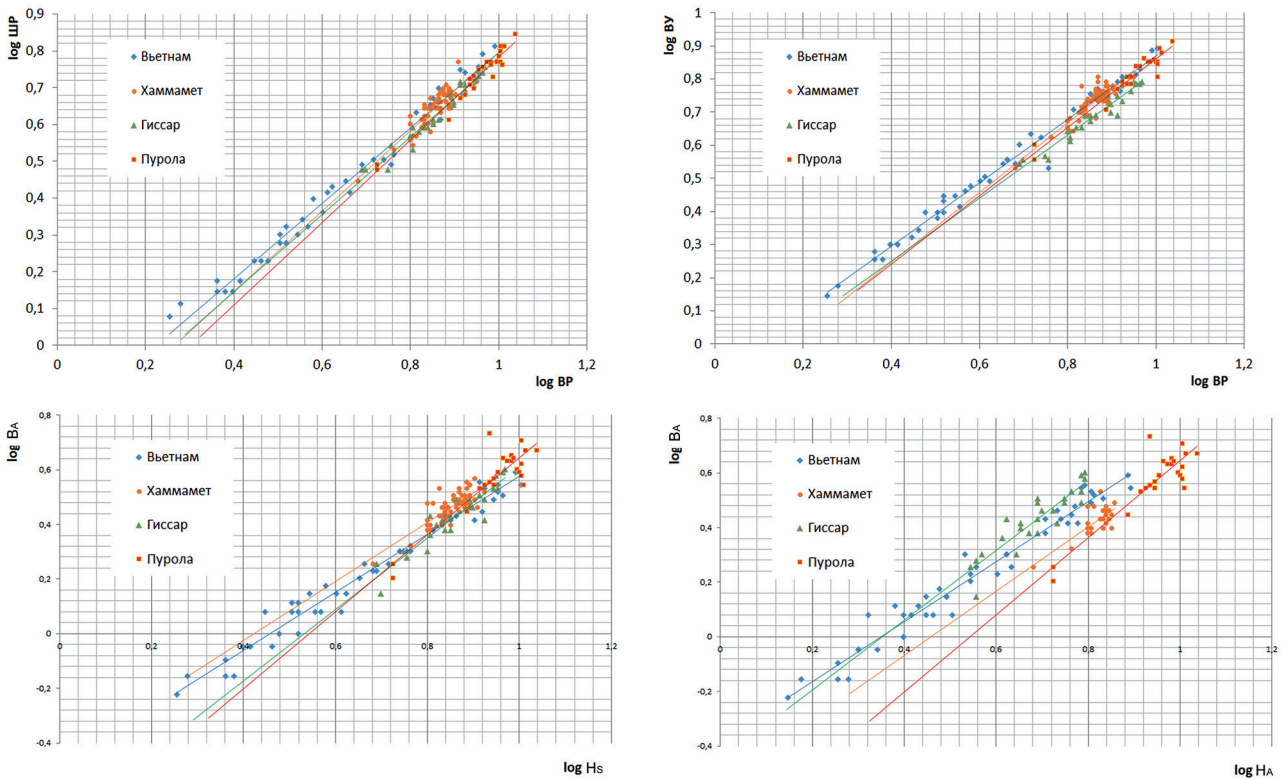


Рис. 3 Сравнительная характеристика раковин *Physella acuta* из Вьетнама и других инвазионных популяций (перечень использованных выборок см. «Материал и методы»).

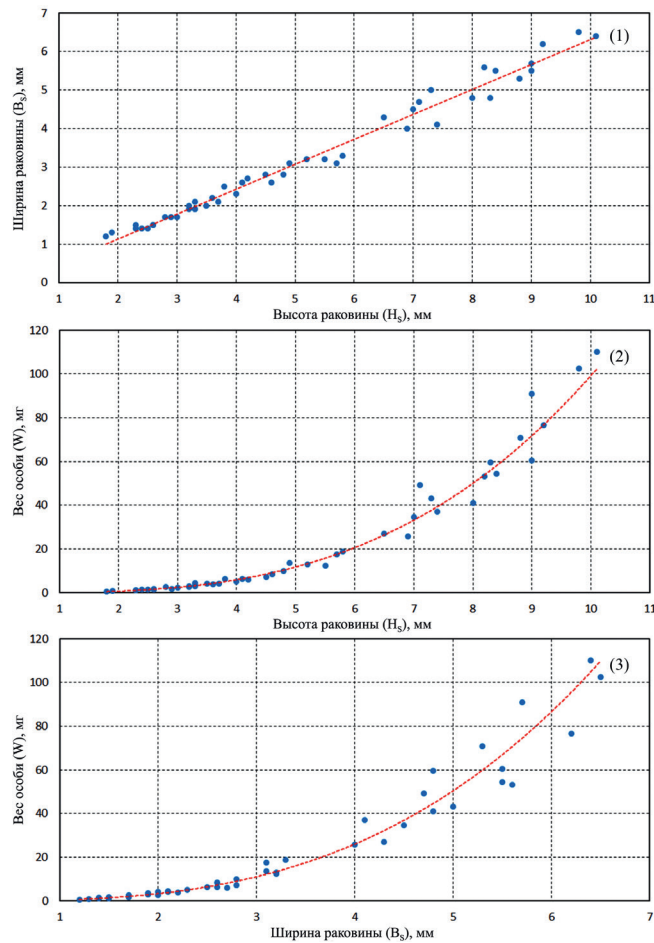


Рис. 4. Размерно-весовая характеристика особей *Ph. acuta* из р. Даним и тренды функций, описываемые уравнениями (1)–(3).

ний об обитании *Ph. acuta* и *Physa* sp. в водоёмах Вьетнама. И только в четырёх случаях, включая обсуждаемую в настоящей статье находку в р. Даним, указаны конкретные место и время обнаружения моллюсков (см. рис. 1). Учитывая, что другие родственные виды в стране не известны, упоминания *Physa* sp. из водоёмов Вьетнама скорее всего также относятся к *Ph. acuta* (отметим, что род *Physella* часто рассматривался как синоним рода *Physa*, и обсуждаемый вид нередко приводится в литературе как *Physa acuta*; см., к примеру, [Albrecht et al., 2009; Lydeard et al., 2016]).

Судя по имеющимся данным, *Ph. acuta* встречается во Вьетнаме уже как минимум два десятилетия: в работе Буссе с соавторами [Bousset et al., 2014] имеются сведения о нахождении моллюска в пруду одного из парков г. Хошимин (Сайгон) в апреле 2001 г. Ле с соавторами [Le et al., 2009] обнаружили *Physa* sp. в пробах, собранных в 2008 г. в небольшом оз. Хоанкьем (Hoàn Kiếm), расположенном в центре столицы страны – г. Ханой. В последние годы, помимо нашей находки в горах провинции Ламдонг, *Ph. acuta* была также зарегистрирована на севере страны в одном из ручьёв провинции Каобанг (Cao Bằng) на участке, расположенном на высоте 452 м над уровнем моря [Do et al., 2019] (см. рис. 1). Кроме указанных источников, сведения об обитании *Physa* sp. в водоёмах Вьетнама имеются в обзорной статье Мадсена и Хуна [Madsen, Hung, 2014], а *Ph. acuta* (как *Haitia acuta*) – в работе До [Do, 2015]. В обоих случаях точные даты и места находок не приводятся. Как следует из данных, приводимых До [Do, 2015], моллюск обнаружен в собственных пробах автора, взятых во многих районах страны, включая некоторые острова. Сведения о количестве случаев регистрации вида автор не приводит.

Принимая во внимание уже сравнительно длительный период обитания *Ph. acuta* на территории Вьетнама, логично предположить, что моллюск к настоящему времени обитает здесь в значительно большем количестве водоёмов, чем это известно из литературных источников. Кроме того, как известно, первые упоминания о находках этого вида в научной литературе могут значитель-

но отставать во времени от момента вселения моллюска в данную местность или регион [Vinarski, 2017].

Тем не менее, очевидно, что широкого распространения в стране *Ph. acuta* пока не получила, что контрастирует с её широкой распространённостью в некоторых других странах Южной Азии, например, в Индии. Об этом свидетельствуют единичные упоминания [Madsen, Hung 2014; Do, 2015] или даже полное отсутствие каких-либо данных об этом моллюске [Dang, Ho, 2017] в недавно опубликованных обзорных работах по малакофауне Вьетнама, а также до сих пор весьма редкие находки этого заметного вида в процессе «рутинных» гидробиологических исследований донных и фитофильных беспозвоночных в разнообразных водоёмах страны [Do et al., 2019; наши исследования].

Характерно, что первые находки физеллы во Вьетнаме сделаны в небольших (возможно, выполняющих декоративную функцию) водоёмах крупных городов [Le et al., 2009; Bousset et al., 2014]. Это хорошо согласуется с известным фактом расселения данного и многих других видов-вселенцев через аквариумы и декоративные водоёмы вместе с завозимыми растениями и/или другими животными [Vinarski, 2017; Ng et al., 2018]. Вероятно, что проникновение вида в более отдалённые [Do et al., 2019], особенно горные районы страны, как, например, в нашем случае, скорее всего также произошло не без помощи человека. Река Донгнай вместе с притоками протекает преимущественно по гористой местности. Здесь имеется значительное количество природных (пороги, водопады, сильная проточность в сезон дождей) и искусственных (плотины электростанций) преград, затрудняющих естественное расселение водных животных вверх по течению.

Точка обнаружения *Ph. acuta* в р. Даним расположена в малонаселённой местности на высоте 1500 м над уровнем моря, практически у самого истока реки. Периодические исследования донной и фитофильной фауны в р. Донгнай и других разнообразных водоёмах её бассейна (пойменные озёра, водохранилища, каналы, различные временные водоёмы и т. д.) проводятся нами с 2012 г., и никаких

следов обитания вида здесь до сих пор обнаружено не было. Местообитание, в котором моллюск был обнаружен в 2018 г., обследовалось нами ранее в 2012 и 2014 гг. Таким образом, вид проник сюда, по-видимому, совсем недавно – во второй половине прошлого десятилетия, или, по крайней мере, был до этого так малочислен, что не встречался в пробах. На наш взгляд, наиболее вероятным источником вселения *Ph. acuta* в р. Даним является Научно-исследовательская станция холодноводных рыб Тайнгуиен (Trạm Nghiêп сủ cá nước lạnh Tây Nguyêп), расположенная в 200–300 м выше по течению от места сбора моллюсков. Это небольшое хозяйство, в котором изучается возможность акклиматизации и разведения ценных пород холодолюбивых рыб (в частности, форелей) в высокогорных условиях Вьетнама, где температура воды в реках даже в самый жаркий сезон обычно не превышает 20–25 °С. Можно предположить, что *Ph. acuta* попала в пруды станции случайно, например, вместе с кормом, растениями или мальками рыб, после чего проникла и в саму реку. Для подтверждения этой гипотезы необходимо обследование водоёмов, расположенных на территории станции.

Учитывая появление *Ph. acuta* в самых верховьях р. Донгнай, можно прогнозировать расселение вида в ближайшие годы вниз по течению (руслу) самой реки, а также в постоянно или периодически (в сезон дождей) связанные с ней другие водоёмы бассейна (пойменные озёра, оросительные каналы, рисовые поля и т. д.).

Необходимо отметить, что из Южной Азии ранее были описаны виды *Physastra sumatrana* (Martens, 1897) и *Stenophysa spathidophallus* Taylor, 2003, форма раковин которых напоминает таковую у заострённой физеллы [Taylor, 2003]. Согласно данным Ng et al. [2015], особи, идентифицированные ими как *Ph. sumatrana* и *S. spathidophallus*, имеют последовательности COI идентичные обнаруженным ранее у *Ph. acuta*. Однако у двух особей, одна из которых взята авторами указанной выше публикации из коммерческой аквариумной культуры, а другая – на территории Малайзии, нуклеотидные последовательности (KP182981, KP182982) отли-

чались от таковых у других особей заострённой физеллы на 20–21% [Ng et al., 2015]. По морфологическим признакам обе особи идентифицированы авторами как *Ph. acuta* [Ng et al., 2015]. Наиболее генетически близкие к ним варианты обнаружены у особей из североамериканской р. Снейк, помещённых в GenBank NCBI как «*Physinae* sp.» (OK510774–OK510777) [GenBank..., 2020], с минимальной дивергенцией между этими североамериканскими и южноазиатскими гаплотипами, равной 7%. Вполне возможно, что моллюски проникли в р. Снейк из водоёма, расположенного выше по течению, где разводят объекты аквакультуры [Young et al., 2021]. Авторы двух указанных выше публикаций [Ng et al., 2015, Young et al., 2021] предполагают, что данные гаплотипы могут встречаться у представителей других видов, для которых ранее не секвенировали этот локус. Таким образом, среди моллюсков с формой раковины близкой к *Ph. acuta* могут быть представители другого чужеродного вида, таксономическая принадлежность которого пока не установлена. Следовательно, при идентификации видовой принадлежности физелл наряду с традиционными морфологическими методами необходим анализ генетических маркеров. В GenBank NCBI [GenBank..., 2020] отсутствуют нуклеотидные последовательности генетических локусов COI для представителей видов *Ph. sumatrana* и *S. spathidophallus*, из наиболее близких к ним видов (представителей тех же родов) есть сведения только о нуклеотидных последовательностях *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828). Различия между нуклеотидными последовательностями особей из Малайзии (KP182981, KP182982) и *S. marmorata* составляют 23% (длина сравниваемого фрагмента гена 568 пн), следовательно, неизвестный таксон вряд ли принадлежит к роду *Stenophysa* Martens, 1898. Поскольку для представителей рода *Physastra* отсутствуют сведения о нуклеотидных последовательностях митохондриальных генов, мы не исключаем того, что неизвестный таксон, о котором упоминалось ранее, окажется представителем этого рода. Поскольку для генетического анализа нами взято всего три особи, то мы не можем полностью исключить того, что при

увеличении объёма выборки носители этих загадочных вариантов нуклеотидных последовательностей будут найдены в исследуемой популяции.

Генетическое разнообразие и происхождение вьетнамских популяций *Ph. acuta*. Длительное время считалось, что биологические инвазии приводят к снижению внутривидового разнообразия в инвазионных частях ареала по генетическим локусам. Однако снижение разнообразия в инвазионной популяции может быть небольшим или вовсе не проявляться благодаря повторным инвазиям [Roman, Darling, 2007; Dlugosch, Parker, 2008]. В целом, как в нативном, так и в инвазионном участках ареала *Ph. acuta* наблюдается высокое генетическое разнообразие по митохондриальным и ядерным маркерам [Bousset et al., 2004, 2014; Albrecht et al., 2009, 2014; van Leeuwen et al., 2013; Raković et al., 2016; Ebbs et al., 2018; Lawton et al., 2018; Collado et al., 2020].

Тем не менее, по сравнению с другими инвазионными популяциями во вьетнамской выборке обнаружено относительно невысокое генетическое разнообразие по микросателлитным локусам (табл. 2 в статье [Bousset et al., 2014]). Следует отметить, что вьетнамские популяции возникли относительно недавно (см. выше). Вполне возможно, что исходная инвазионная популяция физелл во Вьетнаме сформировалась из небольшого числа особей, а повторные инвазии случались редко или вообще не происходили.

Для фрагмента митохондриального гена COI для *Ph. acuta* ранее отмечено 88 уникальных гаплотипов [Ebbs et al., 2018]. Единственный гаплотип COI, присутствующий в популяции из р. Даним, идентичен одному из вариантов, найденному ранее в европейской и азиатской частях инвазионного ареала, но не обнаружен в выборках из нативного ареала вида. Таким образом, проникновение физеллы во Вьетнам скорее всего, происходило из географически наиболее близких азиатских популяций Сингапура или Малайзии, хотя не исключено и проникновение моллюсков из более отдалённых регионов.

По каким причинам этот гаплотип не был обнаружен в нативных (американских)

популяциях? Предполагается, что заострённая физелла попала в Европу в XVII–XVIII вв., а возможно и ещё раньше. Вероятнее всего, моллюски проникли путём непреднамеренного завоза из Нового Света вместе с экзотическими водными растениями для ботанических садов Европы, импорт которых происходил с конца XVI в. [Vinarski, 2017; Винарский, 2018]. Следует отметить, что в нативной части ареала всё же обнаружены гаплотипы, отличающиеся от найденного нами варианта нуклеотидной последовательности всего на 1–3 мутационных шага. Из нативного ареала предыдущими авторами [Ebbs et al., 2018] проанализировано 73 особи из 28 точек сбора материала (1–12 особей в выборке), поэтому можно предположить, что этот гаплотип является редким для моллюсков из водных объектов Северной Америки, и не был найден там в силу случайных причин. Не исключено также, что за то время, которое физелла обитает в Старом Свете, здесь сформировался новый гаплотип.

Теоретически, в акцепторных популяциях чужеродного вида должны присутствовать варианты последовательностей, преобладающие в донорной популяции. Однако, в инвазионных популяциях *Ph. acuta*, сформировавшихся в водных объектах Европы и Африки, преобладают гаплотипы, отсутствующие в нативном ареале [Lawton et al., 2018]. Если формирование популяции происходило в результате вселения небольшого числа особей (эффект основателя) или имело место сильное уменьшение численности популяции с последующим её восстановлением (эффект бутылочного горлышка), то один из гаплотипов в новой популяции мог стать преобладающим и в дальнейшем отличаться по частоте встречаемости от донорной популяции.

Размерно-весовые характеристики особей *Ph. acuta* из р. Даним в целом существенно не отличаются от таковых, известных из других частей инвазионного ареала вида, по крайней мере, в тропической и субтропической зоне. Особи из Вьетнама морфологически близки как к другим изученным нами выборкам, так и популяциям Индо-Малайского региона, известным нам по литературным данным. Однако можно отметить и некоторые морфоло-

гические различия.

Так, в сравнении с особями *Ph. acuta* из нескольких местообитаний в водохранилищах и реках г. Чандигарх (Chandigarh) на севере Индии [Kadyan, Wats, 2018], физеллы из р. Даним имеют более шаровидную форму раковины (среднее значение индекса $H_s/V_s=1.6$), в то время как высота раковины индийских особей превышает ширину в два раза. *Ph. acuta* из р. Чандигарх имеют также несколько большее отношение высоты устья к его ширине (2.5:1) и высоты раковины к высоте устья (1.6:1).

Саха с соавторами [Saha et al., 2016, 2017] исследовали размерно-весовые характеристики и рост в природных и лабораторных условиях другой индийской популяции *Ph. acuta* – из сточных вод г. Бурдван (Burdwan) (западная Индия). Длина раковины моллюсков, изученных авторами, варьировала от 1.0 до 11.5 мм, а сырой вес с раковиной – от ~1 до 104 мг, что практически точно совпадает с нашими промерами из р. Даним [Saha et al., 2016; см. рис. 2]. Однако, в отличие от вьетнамской популяции, которая характеризуется изометрической кривой роста (см. рис. 4, 2), физелла из г. Бурдван демонстрирует ярко выраженную положительную аллометрию. Авторы приводят следующее уравнение зависимости веса тела от длины (высоты) раковины: $W = 0.004 H_s^{4.165}$, $R^2 = 0.989$. Как видно, показатель степени превышает 4. На имеющемся в работе графике данной зависимости хорошо видно, что особенно быстрое нарастание веса (объёма) тела по сравнению с его длиной происходит после достижения особями размера в 6 мм [Saha et al., 2016]. Другой график и уравнение показывают, что происходит это главным образом за счёт увеличения веса мягких тканей тела, а не раковины: $W_{ST} = 0.0003 H_s^{5.95}$, $R^2 = 0.99$, где W_{ST} – вес мягких тканей тела [Saha et al., 2016]. Судя по приведённым здесь же уравнению ($B_s = 0.7574 H_s - 0.5278$, $R^2 = 0.9924$) и графике зависимости ширины раковины от её длины, в данном местообитании раковина растёт в ширину несколько быстрее по сравнению с моллюсками из Вьетнама и, как следствие, имеет чуть более шаровидную форму тела, особенно на стадии старших возрастов [Saha

et al., 2016].

Длина и вес особей *Ph. acuta*, выращенных в лабораторных условиях при температуре $>27^\circ\text{C}$, в первую неделю жизни составляли ~1.5 мм и ~2.0 мг, а своих максимальных размеров моллюски достигали к концу двадцатой недели: ~11.5 мм и ~46 мг, соответственно [Saha et al., 2017]. При сравнении с природными популяциями [Saha et al., 2016; рис. 3] видно, что вес взрослых особей *Ph. acuta* из лабораторной культуры при сходных размерах тела примерно вдвое меньше. По мнению авторов [Saha et al., 2017], более высокие темпы роста в их эксперименте связаны с более высокой температурой содержания моллюсков по сравнению с другими подобными исследованиями [Núñez, 2011]. Двувёршинность полученных нами диаграмм распределения значений признаков (см. рис. 2) указывает, вероятно, на отсутствие непрерывного размножения заострённой физеллы в р. Даним и жизненный цикл, предусматривающий наличие отдельных генераций. Такая картина характерна для жизненных циклов пресноводных пульмонат умеренной зоны [Берёзкина, Старобогатов, 1988], но скудость имеющихся данных не даёт нам возможности высказывать определённые суждения о жизненном цикле популяции из р. Даним.

Заключение

Путём изучения морфологических признаков и генетического маркера COI обнаруженные в р. Даним моллюски идентифицированы как *Ph. acuta*. На основании сведений о фрагментах нуклеотидных последовательностей анализируемых нами генетических маркеров точно определить источник происхождения популяции в настоящее время не представляется возможным. Дальнейшее исследование нативных североамериканских популяций, а также популяций *Ph. acuta* из других регионов поможет более полно реконструировать пути расселения этого вида. Учитывая появление *Ph. acuta* в самых верховьях р. Донгнай, можно спрогнозировать расселение вида вниз по течению реки, а также в связанные с ней другие водоёмы бассейна. Скудость информации пока не позволяет делать какие-либо прогнозы о возможном влиянии

янии *Ph. acuta* на нативные пресноводные экосистемы Вьетнама. Имеющиеся в литературе данные указывают, что этот инвазивный моллюск может оказывать негативное воздействие на популяции аборигенных видов пресноводных гастропод, в частности, за счёт его повышенной конкурентоспособности [Cope, Winterbourn, 2004; Cianfanelli et al., 2007; Zukowski, Walter, 2009; Ng et al., 2018]. Необходимы дальнейшие наблюдения за распространением и численностью *Ph. acuta* на территории Вьетнама.

Благодарности

Авторы глубоко признательны вьетнамским и российским коллегам за помощь в проведении полевой части работы, а также администрации и сотрудникам Тропического центра за общую организацию исследований во Вьетнаме.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках исследовательской программы «Эколан Э-3.2» Российско-Вьетнамского тропического научно-технологического центра и госзадания № 121051100109-1.

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

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр. Л.: Изд-во ЗИН, 1979. С. 58–79.

Берёзкина Г.В., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных лёгочных моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. 1988. Т. 174. С. 1–308.

Винарский М.В. Большое путешествие маленькой улитки // Природа. 2018. № 2. С. 10–19.

Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Казанцев И.Е., Каримов А.В., Лазуткина Е.А. Чужеродные

виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: Обзор // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 2–19.

Нехаев И.О., Палатов Д.М. От моря Чёрного к морю Белому: первая находка инвазивного моллюска *Physella acuta* на крайнем севере Европы // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 61–65.

Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 131 с.

Умнов А.А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журнал общей биологии. 1976. Т. 37, № 1. С. 71–86.

Albrecht C., Föller K., Clewing C., Hauffe T., Wilke T. Invaders versus endemics: alien gastropod species in ancient Lake Ohrid // Hydrobiologia. 2014. Vol. 739. P. 163–174 doi 10.1007/s10750-013-1724-1

Albrecht C., Kroll C., Wilke T. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila) // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 1821–1826. doi 10.1007/s10530-008-9360-9.

Anderson R. *Physella (Costatella) acuta* Draparnaud in Britain and Ireland, its taxonomy, origins and relationship to other introduced Physidae // Journal of Conchology. 2003. Vol. 38. P. 7–21.

Auld J.R., Relyea R.A. Are there interactive effects of mate availability and predation risk on life history and defence in a simultaneous hermaphrodite? // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21. P. 1371–1378. doi 10.1111/j.1420-9101.2008.01562.x.

Bousset L., Pointier J.-P., David P., Jarne P. Neither variation loss, nor change in selfing rate is associated with the worldwide invasion of *Physa acuta* from its native North America // Biological Invasions. 2014. Vol. 16. P. 1769–1783. doi 10.1007/s10530-013-0626-5.

Bousset L., Sourrouille P., Henry P.-Y., Jarne P. Population biology of the invasive freshwater snail *Physa acuta* approached through genetic markers, ecological characterization and demography // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13. P. 2023–2036. doi 10.1111/j.1365-294X.2004.02200.x

Britton D.K., McMahon R.F. Environmentally and genetically induced shell-shape variation in the freshwater pond snail *Physa (Physella) virgata* (Gould, 1855) // American Malacological Bulletin. 2004. Vol. 19. P. 93–100.

Cianfanelli S., Lori E., Bodon M. Alien freshwater molluscs in Italy and their distribution // Gherardi F. (Ed.) Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2007. P. 103–121.

Collado G.A., Vidal M.A., Torres-Díaz C., Cabrera F.J., Araya J.F., Darrigran G. Morphological and molecular identification of the invasive freshwater snail *Physa acuta* (Gastropoda: Physidae) into Llanquihue Lake, Chilean Patagonia // Annals of the Brazilian Academy of Sciences. 2020. Vol. 92, supplement 2, no. e20181101. Doi: 10.1590/0001-3765202020181101.

- Cope N.J., Winterbourn M.J. Competitive interactions between two successful molluscan invaders of freshwaters: an experimental study // *Aquatic Ecology*. 2004. Vol. 38. P. 83–91.
- Đặng Ngọc Thanh, Hồ Thanh Hải. Trai, ốc nước ngọt nội địa Việt Nam (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia). Nxb. KHKT, Hà Nội. [Пресноводные брюхоногие и двустворчатые моллюски Вьетнама]. Science and Technology Publishing House, Hanoi, 2017. 362 pp. [in Vietnamese].
- Dillon R.T., Robinson J.D., Wethington A.R. Empirical estimates of reproductive isolation among the freshwater pulmonates *Physa acuta*, *P. pomilia*, and *P. hendersoni* // *Malacologia*. 2007. Vol. 49. P. 283–292. Doi: 10.4002/0076-2997-49.2.283.
- Dillon R.T., Wethington A.R., Lydeard C. The evolution of reproductive isolation in a simultaneous hermaphrodite, the freshwater snail *Physa* // *BMC Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 11. No. 144. Doi: 10.1186/1471-2148-11-144
- Dillon R.T., Wethington A.R., Rhett J.M., Smith T.P. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra* // *Invertebrate Biology*. 2002. Vol. 121. P. 226–234.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. P. 431–449. Doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03538.x
- Do Van Tu. Freshwater Snails of Vietnam: Diversity and Conservation Status // In: Proceedings of the 6th National Scientific Conference on Ecology and Biological Resources. Agricultural Publishing House, Hanoi. 2015. P. 977–986. [Hội Nghị Khoa Học Toàn Quốc Về Sinh Thái Và Tài Nguyên Sinh Vật Lân Thứ 6] [in Vietnamese].
- Do Van Tu, Le Hung Anh, Nguyen Tong Cuong, Dang Van Dong, Phan Van Mach, Tran Duc Luong, Cao Thi Kim Thu. Mollusca and Malacostraca in Some Limestone Waterbodies in Ha Lang District, Cao Bang Province: Diversity, Distribution and Conservation // *Tap Chi Sinh Hoc*. 2019. Vol. 41 P. 131–142. Doi: 10.15625/0866-7160/v41n2se1&2se2.14166 [in Vietnamese].
- Ebbs E.T., Loker E.S., Brant S.V. Phylogeography and genetics of the globally invasive snail *Physa acuta* Draparnaud 1805, and its potential to serve as an intermediate host to larval digenetic trematodes // *BMC Evolutionary Biology*. 2018. Vol. 18. No. 103. Doi: <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1208-z>.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. Vol. 3. P. 294–299.
- Früh D., Haase P., Stoll S. Temperature drives asymmetric competition between alien and indigenous freshwater snail species, *Physa acuta* and *Physa fontinalis* // *Aquatic Science*. 2017. Vol. 79. P. 187–195. Doi: 10.1007/s00027-016-0489-9.
- Gates K.K., Kerans B.L., Keebaugh J.L., Kalinowski S., Vu N. Taxonomic identity of the endangered Snake River physa, *Physa natricina* (Pulmonata: Physidae) combining traditional and molecular techniques // *Conservation Genetics*. 2013. Vol. 14. P. 159–169. Doi: 10.1007/s10592-012-0439-6.
- GenBank NCBI – National Center for Biotechnology Information. 2020 // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Проверено 01.02.2022.
- Goepfner S.R., Roberts M.E., Beaty L.E., Luttbeg B. Freshwater snail responses to fish predation integrate phenotypic plasticity and local adaptation // *Aquatic Ecology*. 2020. Vol. 54. P. 309–322. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09744-x>.
- Gustafson K.D., Kensinger B.J., Bolek M.G., Luttbeg B. Distinct snail (*Physa*) morphotypes from different habitats converge in shell shape and size under common garden conditions // *Evolutionary Ecology Research*. 2014. Vol. 16. P. 77–89.
- Hodar J.A. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies // *Acta Oecologica*. 1996. Vol. 17. No. 5. P. 421–433.
- Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y. et al. NCBI BLAST: a better web interface // *Nucleic Acids Research*. 2008. Vol. 36: P. 5–9. doi 10.1093/nar/gkn201.
- Kadyan M., Wats M. First Report of Family Physidae (Gastropoda) with *Physa acuta* as its Representative from Freshwaters of Chandigarh (U.T.), India // *Global Journal of Science Frontier Research: C Biological Science*. 2018. Vol. 18. P. 43–49.
- Lawton S.P., Allan F., Hayes P.M., Smit N.J. DNA barcoding of the medically important freshwater snail *Physa acuta* reveals multiple invasion events into Africa // *Acta Tropica*. 2018. Vol. 188. P. 86–92. doi <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2018.08.027>.
- Le Hung Anh, Nguyen Kiem Son, Tran Duc Luong, Do Van Tu, Nguyen Dinh Tao, Duong Ngoc Cuong. Characteristics of Aquatic Invertebrates and Fish in Ho An Kiem Lake Before Application of Sludge Dredge // Proceedings of the 3rd National Scientific Conference On Ecology and Biological Resources, Hanoi, 22 October 2009. [Nhà Xuất Bản Nông Nghiệp, Hà Nội] Agricultural Publishing House, Hanoi, 2009. P. 1148–1153 [in Vietnamese].
- Lydeard C., Campbell D., Golz M. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 Should be Treated as a Native of North America, Not Europe // *Malacologia*. 2016. Vol. 59. P. 347–350. Doi: 10.4002/040.059.0213.
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 78. P. 235–252. Doi: 10.1046/J.1095-8312.2003.00158.X
- Madsen H., Hung N.M. An overview of freshwater snails in Asia with main focus on Vietnam // *Acta Tropica*. 2014. Vol. 140. P. 105–117. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actatropica.2014.08.005>
- Mienis H.K. New World physids don't know borders: exotic Physidae in Indonesia // *Ellipsaria*. 2005. Vol. 7. No. 2. P. 8–9.
- Moore A.C., Burch J.B., Duda T.F. Recognition of a highly restricted freshwater snail lineage (Physidae: *Physella*) in southeastern Oregon: convergent evolution, historical

- context, and conservation considerations // *Conservation Genetics*. 2015. Vol. 16. P. 113–123. doi: 10.1007/s10592-014-0645-5.
- Ng T.H., Limpanont Y., Chusongsang Y., Chusongsang P., Panha S. Correcting misidentifications and first confirmation of the globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Thailand and Laos // *Bioinvasions Records*. 2018. Vol. 7. No. 1. P. 15–19. Doi: <https://doi.org/10.3391/bir.2018.7.1.03>.
- Ng T.H., Tan S.K., Yeo D.C.J. Clarifying the identity of the long-established, globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Singapore // *Bioinvasions Records*. 2015. Vol. 4. No. 3. P. 189–194. Doi: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2015.4.3.06>.
- Núñez V. Fecundity and survival advantages of an exotic gastropod compared to a native species // *American Malacological Bulletin*. 2011. Vol. 29. P. 95–103.
- Paraense W.L., Pointier J.P. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic specimens // *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2003. Vol. 98. No. 4. P. 513–517.
- Pip E., Franck J.P.C. Molecular phylogenetics of central Canadian Physidae (Pulmonata: Basommatophora) // *Canadian Journal of Zoology*. 2008. Vol. 86. P. 10–16. doi 10.1139/Z07-112.
- Raković M.J., Raković M.B., Petrović A., Popović N., Đuknić J., Naunovic Z., Paunović M. Haplotype variation in the *Physa acuta* group (Basommatophora): genetic diversity and distribution in Serbia // *Mediterranean Marine Science*. 2016. Vol. 17. P. 292–301. doi <https://doi.org/10.12681/mms.1453>.
- Roman J., Darling J.A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22. P. 454–464. doi 10.1016/j.tree.2007.07.002.
- Saha C., Parveen S., Chakraborty J., Pramanik S., Aditya G. Life table estimates of the invasive snail *Physa acuta* Draparnaud, 1805, occurring in India // *Ekológia (Bratislava)*. 2017. Vol. 36. No. 1. P. 60–68. Doi: 10.1515/eko-2017-0006.
- Saha C., Pramanik S., Chakraborty J., Parveen S., Aditya G. Abundance and body size of the invasive snail *Physa acuta* occurring in Burdwan, West Bengal, India // *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 2016. Vol. 4. No. 4. P. 490–497.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // *Molecular Biology and Evolution*. 2013. Vol. 30. No. 12. P. 2725–2729. doi :10.1093/molbev/mst197.
- Tariel J., Plénet S., Luquet E. Transgenerational plasticity of inducible defences: Combined effects of grand-parental, parental and current environments // *Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 10. No. 5. P. 2367–2376. Doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.6046>.
- Taylor D.W. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila). Biogeography, classification, morphology // *Revista de Biologia Tropical*. 2003. Vol. 51, supplement 1. P. 1–287.
- van Leeuwen C.H.A., Huig N., van der Velde G., van Alen T.A., Wagemaker C.A.M., Sherman C.D.H., Klaassen M., Figueroa J. How did this snail get here? Several dispersal vectors inferred for an aquatic invasive species // *Freshwater Biology*. 2013. Vol. 58. P. 88–99. Doi: 10.1111/fwb.12041.
- Vinarski M.V. The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. P. 1299–1314. Doi: 10.1007/s10530-016-1339-3.
- Wethington A.R., Guralnick R. Are populations of physids from different hot-springs distinctive lineages? // *American Malacological Bulletin*. 2004. Vol. 19. P. 135–144.
- Wethington A.R., Lydeard C. A molecular phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences // *Journal of Molluscan Studies*. 2007. Vol. 73. P. 241–257. Doi: 10.1093/jmollusjeym021.
- Wethington A.R., Wise J., Dillon R.T. Genetic and morphological characterization of the Physidae of South Carolina (Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora), with description of a new species // *The Nautilus*. 2009. Vol. 123. P. 282–292.
- Young M.K., Smith R., Pilgrim K.L., Schwartz M.K. Molecular species delimitation refines the taxonomy of native and nonnative physine snails in North America // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. No. 21739. Doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01197-3>.
- Zukowski S., Walter K.F. Freshwater snails in competition: Alien *Physa acuta* (Physidae) and native *Glyptophysa gibbosa* (Planorbidae) in the River Murray, South Australia // *Marine and Freshwater Research*. 2009. Vol. 60. P. 999–1005.

***PHYSELLA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) (MOLLUSCA: GASTROPODA: PHYSIDAE) IN THE DONG NAI RIVER BASIN (LÂM ĐỒNG PROVINCE, VIETNAM): GENETIC AND MORPHOLOGICAL IDENTIFICATION**

© 2022 Vinarski M.V.^a, Voroshilova I.S.^{b, *}, Gusakov V.A.^b

^a Laboratory of Macroecology and Biogeography of Invertebrates, St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034, Russia;

^b I.D. Papanin Institute of Inland Water Biology of the Russian Academy of Sciences, Borok Settlement, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia
e-mail: [*issergeeva@yandex.ru](mailto:issergeeva@yandex.ru)

Invasive freshwater molluscs of the genus *Physella* (Gastropoda: Physidae) were discovered in the basin of the Dong Nai River, Vietnam for the first time. Based on the analysis of morphological features and the nucleotide sequence of the fragment of the COI mitochondrial gene, these molluscs were identified as belonging to the species *Physella acuta* (Draparnaud, 1805). The paper summarizes the available information on the distribution of this species in the waterbodies of Vietnam, provides the morphological characteristics of the studied individuals, and compares them with other populations of the species found in tropic and subtropic regions. It is shown that, despite the more than twenty-year history of registration of *Physella acuta* in Vietnam, the species remains relatively rare in the country's waterbodies. The presence in the studied sample of individuals of different size groups suggests that, in the basin of the Dong Nai River, self-reproducing population of *Physella acuta* has been established.

Key words: *Physella acuta*, invasions, Vietnam, COI gene, shell morphology, size-weight characteristic.

БИОМОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС *ADENOCAULON ADHAERESCENS* MAXIM. (ASTERACEAE) – ИНВАЗИОННОГО ВИДА В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ

© 2022 Виноградова Ю.К.^{а, *}, Галкина М.А.^{а, **}, Майоров С.Р.^б, Карташова А.С.^б,
Шелепова О.В.^{а, ***}

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

^б Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234, Россия;
e-mail: *gbsad@mail.ru; **mawa.galkina@gmail.com; ***shov_gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2021. После доработки 13.07.2022. Принята к публикации 12.08.2022

Подведены итоги изучения единственного вида, который «сбежал» из Главного ботанического сада (ГБС РАН) и внедрился в антропогенно нарушенные территории Московского региона – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. Описана история преднамеренной интродукции вида и этапы формирования спонтанной инвазионной популяции. Дана характеристика фитоценотической приуроченности и местообитаний вида. Приведены сведения о численности и возрастной структуре локальных популяций, о семенной продуктивности растений в первичном и вторичном ареале, о возможности вегетативного размножения растений. Описаны онтогенетические состояния растений с характеристикой морфометрических признаков на разных этапах онтогенеза. Выполнен сравнительный анализ морфометрических признаков семян, листьев, соцветий в первичном и вторичном ареалах вида. Проведён молекулярно-генетический анализ образцов *A. adhaerescens* из естественного и вторичного ареалов и близкородственных видов рода *Adenocaulon*, который подтвердил правомерность признания *A. adhaerescens* в качестве самостоятельного вида. Описаны диагностические признаки *A. adhaerescens*. Приведены сведения о результатах борьбы с этим инвазионным видом в ГБС РАН и даны рекомендации по мерам контроля расселения *A. adhaerescens*.

Ключевые слова: *Adenocaulon*, инвазия, Дальний Восток, вторичный ареал, ботанический сад, таксономия, молекулярно-генетический анализ, морфометрические признаки листа.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-52-68

Введение

Общеизвестно, что некоторые инвазии чужеродных растений, которые в настоящее время угрожают Европе, могли бы быть пресечены, если бы в каждой стране был высокий уровень понимания опасности инвазионных видов. Ускорение темпов инвазий растений побудило Конгресс европейских ботанических садов Eurogard V, проходивший в 2009 г., сформулировать новые цели для ботанических садов: признать риск культивирования чужеродных видов растений и информировать другие ботанические сады о каждом случае «бегства» растения из культуры [Jebb, 2009; Eurogard, 2021]. Единственный вид, который более чем за 70 лет «ускользнул» из культуры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН, Москва (далее ГБС)) и внедрился в антропо-

генно нарушенные территории Московского региона – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. [Виноградова, 2013]. Сочетание семенного и вегетативного размножения, вспышка численности вида в последние несколько лет и захват им новых участков вне границ ботанического сада делает *A. adhaerescens* опасным чужеродным видом в г. Москве. Он включён в «Чёрную книгу» флоры Средней России как потенциально инвазионный вид [Виноградова и др., 2010].

Поскольку для минимизации ущерба от нежелательных растений нужно, в первую очередь, исследовать их биоморфологические особенности [Дгебуадзе, 2014], в ГБС РАН параллельно с уничтожением инвазионной популяции вот уже свыше 15 лет проводится комплексное изучение этого вида. Как правило, начальный этап формирования спонтанной инвазионной популяции плохо

изучен, поскольку на чужеродный вид обращают внимание тогда, когда он уже натурализовался во вторичном ареале [Виноградова, 2010]. В данном случае ситуация обратная, и мы имеем материал, позволяющий проследить все этапы дичания вида.

Adenocaulon adhaerescens – короткостебельный травянистый поликарпик с удлинёнными симподиально нарастающими побегами [Безделев, Безделева, 2006]. Побеги высотой 30–80 см, прямые, бороздчатые, вверху густо опушены железистыми волосками, внизу часто почти голые. Корневища короткие (~1–3 см). Ось соцветия, помимо железистого, имеет также беловолочное опушение. Нижняя поверхность листовой пластинки белоопушённая, верхняя – голая.

Мелкие корзинки собраны в сложное соцветие – метёлку. Обёртка корзинок чашевидной или блюдцеобразной формы, диаметром 4–8 мм. Листочков обёртки 4–8, в 1–2 рядах, от овальных до продолговатых, более или менее равные, туповершинные. Цветоложе выпуклое, гладкое. Внешние 3–12 (в среднем 8) цветков пестичные с белым или желтоватым актиноморфным или неясно зигоморфным венчиком (более или менее двугубым); стаминодии крошечные, 4–5 шт.; рыльце пестика относительно короткое. Внутренние функционально мужские цветки в числе 2–16 (в среднем 10–12) актиноморфные, с 5 белыми или желтоватыми лепестками. Пыльцевые зёрна не деформированные, жизнеспособные, имеют среднюю длину полярной оси 33 ± 0.4 мкм и средний экваториальный диаметр 21 ± 0.3 мкм [Ганина, Виноградова, 2019]. Семянки булавовидные, собраны по 7–9 штук в оригинальные «звёзды» (рис. 1). На дистальном конце семянки имеются трихомы эпидермального происхождения, состоящие из одной или многих секреторных клеток головки и нежелезистых клеток ножки [Fahn, 1988]. В естественном ареале выявлено несколько цитотипов *A. adhaerescens*: $2n = 20, 38, 46, 48$ [Bittmann, 1990a].

На территории России *A. adhaerescens* естественно произрастает в Дальневосточном Федеральном округе: в Забайкальском крае, Амурской и Сахалинской областях (о. Кунашир), Хабаровском и Приморском кра-

ях [Meyer, Walker, 1965; Ворошилов, 1966; Баркалов и др., 1992; Кожевников, 1992]. На о. Сахалин, по-видимому, является чужеродным [Fukuda et al., 2002].

Для преднамеренной интродукции семена *A. adhaerescens* были собраны в 1953 г. на ст. Океанская близ Владивостока и высеяны в ГБС на экспозиции растений Дальнего Востока [Двораковская, 1990]. В 1954 г. из этих семян выросло 7 экземпляров, из которых к осени 1955 г. осталось 5, а к 1956 г. – 2. Эти два растения и стали родоначальниками интродукционной, а позднее и инвазионной, популяции. В 1957 г. отмечено самовозобновление *A. adhaerescens*, а число экземпляров выросло до 11. Популяция медленно росла и в последующие годы, однако до 1963 г. число особей не превышало 20. С 1964 г. популяция настолько выросла, что подсчёт растений перестал проводиться, а в картотеке было записано: «Образовалась куртина» [Рыхликова, Виноградова, 2006]. Через 25 лет несколько спонтанно появившихся растений были отмечены за пределами экспозиции [Скворцов и др., 1979]. В 1980-х гг. *A. adhaerescens* обнаружен в большом количестве в ГБС по долине р. Лихоборка [Игнатов и др., 1988; 1990]. В 1997 г. вид впервые зарегистрирован за пределами ГБС у станции метро «Ботанический сад» [MW0538552; Сорокин, Серёгин, 2011]. В 2005 г. *A. adhaerescens* проник в парк Останкино и на ВДНХ, которые граничат с ГБС, а в 2007 г. отмечен на западе Москвы, далеко от территории ГБС, в рекреационном лесу у станции метро «Щукинская» [Виноградова, 2013]. Наконец, в 2013 г. *A. adhaerescens* зарегистрирован в Ботаническом саду Витебска, Беларусь [Джус и др., 2013]. По-видимому, он был непреднамеренно завезён туда из ГБС вместе с другими живыми растениями. *A. adhaerescens* высажен также в Ботаническом саду МГУ на Ленинских горах, но за пределы территории сада пока не вышел [Mayogov et al., 2021].

Исследование, проведённое в 2020 г., продемонстрировало дальнейшее расселение *A. adhaerescens* в Московском регионе: обнаружено 4 новых локальных инвазионных популяции в центре Москвы на ул. Фадеева, в Измайловском парке, Зеленограде и

в окрестностях г. Лобня Московской области [Mayorov et al., 2021].

В естественном ареале, по нашим наблюдениям 2007 и 2019 гг. в Приморском крае, *A.*

adhaerescens предпочитает влажные местообитания: он массово распространяется по долинным лесам, днищам оврагов, берегам рек, обочинам старых лесных дорог. Небольшие



Рис. 1. а – весенний сеянец в фазе семядолей; б – озимый сеянец (снято в тот же день); с – сеянцы в фазе первого листа; д – яровые и озимые всходы; е – корневище с почками возобновления; ф – однолетнее растение в фазе плодоношения (озимое?); г – плоды; h – крупная инвазионная популяция в окрестностях Зеленограда.

популяции отмечены нами по берегам залива Петра Великого на слабозадернённых участках. Произрастает под пологом практически всех доминирующих лесных пород в дубовых и кедрово-широколиственных лесах. Местообитания в основном слабонарушенные [Виноградова, 2013].

В ГБС произрастает в аналогичных условиях: встречается вдоль троп и дорожек по всей территории Сада и образует локальные микропопуляции площадью до 10 м² и плотностью до 50 растений на 1 м² только в густой тени. На экспериментальных площадках, заложенных на солнечном месте, ювенильные особи через полтора месяца после прорастания уже имели жёлтые листья и в середине лета погибли [Виноградова, 2013].

По нашим подсчётам, в 2018 г. на территории ГБС (360 га) произрастало 5890 растений. Обычно можно видеть одиночные генеративные особи с окружающими их ювенильными растениями. Средняя плотность генеративных растений на территории ГБС оценивается как 0.0016 шт/м². В Шукинском лесопарке зарегистрировано 500 растений, что составляет 0.0023 растения на 1 м² [Ганина, Виноградова, 2019]. Так же, как и в естественном ареале, *A. adhaerescens* встречается под пологом всех доминирующих древесных пород Московского ботанико-географического региона – *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Picea abies*. Местообитания его также слабонарушенные; в качестве сопутствующих растений в сообществах регистрируются как аборигенные сорные и полусорные виды: *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea*, *Plantago major*, так и другие чужеродные виды: *Geum macrophyllum*, *Impatiens parviflora*. В некоторых местах вид доминирует в травянистом ярусе, особенно вдоль троп и дорожек, где его проективное покрытие может достигать 100%.

В естественном ареале *A. adhaerescens* настолько сильно страдает от болезней и вредителей, что для гербария с трудом удаётся собрать экземпляр с неповреждёнными листьями. Во вторичном ареале повреждается вредителями слабо и лишь в конце вегетационного периода [Виноградова, 2013].

Вероятно, аналогично близкородственному викарному виду *A. bicolor* [Berch et al., 1988], *A. adhaerescens* способен к образованию микоризы.

Выявлено, что *A. adhaerescens* может стать потенциальным источником антиоксидантов для улучшения противоокислительной системы защиты человека. Наиболее высокой антиоксидантной активностью обладают молодые листочки, собранные в течение 1–2 недель после таяния снега, а также соцветия в стадии начала цветения. Однако и вся надземная часть растений отличается повышенным содержанием веществ с антиоксидантной активностью: спиртовые экстракты ингибируют радикал DPPH на 76–81%, а водные – на 32–67%. Растения из естественного и вторичного ареала не имеют существенных различий по содержанию веществ антиоксидантной активности [Vinogradova et al., 2019; Vinogradova et al., 2020].

Размножается *A. adhaerescens* преимущественно семенным способом. В одной корзинке формируется 5–12 семян (в среднем – 8.0 ± 1.4 ; CV = 18%), каждое растение 3–4-го года жизни образует от 78 до 318 корзиночек (в среднем – 199 ± 73 ; CV = 37%). Таким образом, одно растение в среднем продуцирует около 1.5 тыс. семян [Рыхликова, Виноградова, 2006]. Иногда семян в корзинке может быть и больше – до 16–18. Как показал прямой пересчёт, самые крупные растения могут формировать до 5000 семян ежегодно [Mayorov et al., 2021]. Семена распространяются антропо- и зоохорно, поскольку имеют клейкие желёзки и прилипают к одежде людей, шерсти животных и перьям птиц.

В естественном ареале размеры семян варьируют в зависимости от пункта сбора образцов: на о. Русский семена достоверно мельче (5.4×1.9 мм), чем в остальных изученных популяциях Приморского края (6.7×2.3 мм). Растения из вторичного ареала отличаются от растений естественного ареала не по размерам семян и не по числу семян в корзинке, а по числу формирующихся на генеративном побеге корзиночек: в Москве число корзиночек у растений второго года жизни в среднем 25–30, тогда как в естественном ареале 46–77. Таким образом, семенная про-

дуктивность одного растения в естественном ареале в два-три раза выше, чем во вторичном ареале [Vinogradova, Gorbunov, 2020].

Установлено, что в конце вегетационного сезона семенной банк *A. adhaerescens* локализован в верхнем слое почвы (до 5 см) и составляет 2.5–3.5 тыс. семян/м². На расстоянии 3 м от микропопуляции семян в почве практически не наблюдается, что несколько замедляет скорость разрастания вида [Рыхликова, Виноградова, 2006; Виноградова, 2010].

Микропопуляция незначительно разрастается и за счёт вегетативного размножения растений. Во второй половине вегетационного сезона на коротких корневищах закладываются зимующие почки: множество мелких, длиной до 1 мм, и одна крупная, длиной 1–2 см. Изредка встречаются побеги с 2 и даже с 3 крупными почками [Рыхликова, Виноградова, 2006; Майоров и др., 2013]. В популяции с преобладанием средневозрастных генеративных растений на 1 м² произрастает от 83 до 211 растений (в среднем 133±36). Проективное покрытие составляет 100% (рис. 1 h). Ни один аборигенный вид в таком местообитании не встречается.

Несмотря на столь детальное исследование *A. adhaerescens* как в естественном, так и во вторичном ареале, остаётся ещё много нерешённых проблем. Главная из них – таксономическая: как же называть тот вид, который мы изучаем уже 15 лет? Род *Adenocaulon* Hook. (Mutiseae, Asteraceae), включает 5–6 видов [Katinas et al., 2008] и имеет циркумпафический тип ареала: он распространён в Южной и Северной Америке, а также на востоке Азии [Deng et al., 2018]. Выдвинуто предположение, что межконтинентальная дизъюнкция естественного ареала рода сформировалась в результате рассейвания семян на перьях птиц [Bittmann, 1990b]. Единственный вид рода в России, *A. adhaerescens*, был описан Карлом Ивановичем Максимовичем в 1859 г. на странице 152 в «Primitiae Florae Amurensis» [Maximowicz, 1859; Комаров, 1905; Голубкова, 1959]. Однако, в последней таксономической ревизии рода [Bittmann 1990 a, b] *A. adhaerescens* был синонимизирован с *A. himalaicum* Edgew., поскольку автору не удалось найти уникальных

диагностических признаков, позволяющих отличить *A. adhaerescens* от *A. himalaicum*. Этой точки зрения также придерживаются во «Flora of China» [Chen, Hind, 2011] и считают, что *A. adhaerescens* представляет собой лишь изолированную краевую популяцию *A. himalaicum*. Эти взгляды нашли отражение в широко используемых базах данных The Plant List и World Flora Online.

Но, согласно протологу (первоописанию вида), для листьев *A. himalaicum* характерно снизу снежно-белое опушение, а сверху по жилкам — железистое [Edgeworth, 1846], тогда как дальневосточные растения снизу серовато опушённые [Maximowicz, 1859; Комаров, 1905]. Это же характерно и для московских растений, кроме того, по нашим наблюдениям, листья у них по жилкам голые или с единичными железками. В протологе указано, что у *A. himalaicum* краевые пестичные цветки 4-мерные [Edgeworth, 1846]. У московских растений краевые пестичные цветки большей частью 5-мерные. Поэтому для дальневосточных и московских растений мы применяли название *A. adhaerescens*, понимая, что комплекс *A. himalaicum* – *A. adhaerescens* нуждается в дополнительном изучении [Mayorov et al., 2021]. В связи с этим основная задача настоящей работы – попытка уточнить таксономический статус близких видов рода *Adenocaulon* молекулярно-генетическими методами. Подобная работа проведена китайскими ботаниками [Deng et al., 2018], которые секвенировали ядерный (ITS) и хлоропластные (*matK*, *ndhF*, *rbcL*, *proB*, *trnL-trnF*, *trnH-psbA*, *rpl32-trnL*) участки ДНК у образцов различных видов рода *Adenocaulon*. Однако для *A. himalaicum* в выборку были включены только образцы, собранные на территории Китая и Кореи, тогда как растения из Приморского края и из Японии изучены не были. Понятно, что особи из вторичного ареала Московского региона также в их работе не рассматривались.

Еще 30 лет назад было подмечено, что в естественном ареале формалистовой пластинки *A. himalaicum* (включая *A. adhaerescens*) значительно варьирует и, по-видимому, может служить диагностическим признаком для выделения внутривидовых форм [Bittmann,

1990b]. Поэтому ещё одной нашей задачей было определение амплитуды изменчивости формы листовой пластинки у растений *A. adhaerescens* во вторичном ареале с верификацией гипотезы о том, может ли этот признак служить диагностическим.

Наконец, необходимо охарактеризовать меры борьбы с этим видом, проводимые в ГБС, и рекомендовать их к практическому использованию.

В связи с этим, задача настоящей работы – описать ритм развития и морфометрические признаки вида на разных этапах онтогенеза, уточнить таксономический статус азиатских видов рода *Adenocaulon* молекулярно-генетическими методами, выявить диагностические признаки *A. adhaerescens* и описать меры контроля численности этого инвазионного в Московском регионе вида.

Материалы и методы

1. Сезонный ритм развития и морфометрические признаки вида на разных этапах онтогенеза изучались методом создания искусственной интродукционной популяции [Виноградова, 2010]. Осенью 2007 г. в однородные условия экспериментального участка высеяно 8 образцов: 2 образца семян из локальных микропопуляций ГБС РАН и 6 образцов, собранных в естественном ареале в Приморье: 1) г. Арсеньев, 44.15625° с. ш., 133.2646° в. д.; 2) г. Уссурийск, 43.6435° с. ш., 132.2204° в. д.; 3) г. Владивосток, берег моря у ст. Океанская, 43.2338° с. ш., 131.9895° в. д.; 4) г. Владивосток, парк возле Биолого-почвенного ин-та, 43.1932° с. ш., 131.9211° в. д.; 5) Кравцовские водопады, 43.3638° с. ш., 131.6421° в. д.; 6) Бухта Витязь – база Биолого-почвенного ин-та, 42.6061° с. ш., 131.1794° в. д. Высеяно по 25 семян каждого образца в двух повторностях.

2. Молекулярно-генетический анализ. Выделение ДНК проводилось из высушенных силикагелем листьев *A. adhaerescens* с помощью набора Экстран (производства ЗАО «Синтол»), а из гербарных образцов *A. himalaicum* – СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Мы выделили ДНК из 27 образцов растений рода *Adenocaulon* (табл. 1), в анализ включены также данные по 9 образцам из базы данных GenBank [2022] (табл. 1, 2),

собранные ботаниками из Китая [Deng et al., 2018] и США [Simpson et al., 2009]. В качестве внешней группы выбран образец североамериканского вида *A. bicolor* Hook. (Ab24).

Поскольку в генбанке для *A. bicolor* данные по участку trnH-psbA отсутствуют, мы построили два «хлоропластных» дерева: по rpl32-trnLc внешней группой и по trnH-psbA без внешней группы.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier Thermal Cycler (Biorad, США). Для ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1–2 (ITS1–2) использовались праймеры nnc18s10 (прямой) и c26A (обратный) при температуре отжига 50 °С. Для хлоропластного высоковариабельного некодирующего межгенного спейсера rpl32-trnL применялись праймеры rpl32F (прямой) и trnLUAG (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 62 °С, для trnH-psbA – праймеры trnH (прямой) и psbA (обратный) при температуре отжига 72 °С [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнена в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проведено на автоматическом секвенаторе в ЗАО «Синтол». Обработка нуклеотидных последовательностей проведена в программе BioEdit. Последовательности включены в международную базу данных GenBank [2022], номера для каждого образца представлены в таблице (табл. 3). Далее в программе SplitsTree построены филогенетические деревья методом Neighbor Joining.

3. Изменчивость формы листовой пластинки. В программе Digitizer вычисляли длину средней жилки, периметр и площадь листовой пластинки. Материалом для исследования служили листья срединной формации, собранные с 20 растений (один лист с одного растения) в каждой из двух наиболее крупных инвазионных популяций Московского региона – в Дендрарии ГБС РАН и в Зеленограде. Вычислена также площадь всех листьев одного растения на разных этапах развития (по 5 растений для каждого этапа): 1) ювенильные особи, 2) растения в конце 1-го года жизни и 3) цветущие растения в конце 2-го года жизни.

Таблица 1. Список образцов рода *Adenocaulon*, использованных для молекулярно-генетического анализа

№	Вид	Местообитание	Координаты, с ш, в. д.	Год сбора
Aa 1a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Дендрарий ГБС РАН	55.8432, 37.6024	2019
Aa 1b				
Aa 1c				
Aa 2a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Щукинский парк, ценопопуляция № 1	55.8068 37.4730	2019
Aa 2b				
Aa 3a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Щукинский парк, ценопопуляция № 2	55.7998, 37.4731	2019
Aa 3b				
Aa 4a	<i>A. adhaerescens</i>	Владивосток, Ботанический сад	43.2221, 131.9911	2019
Aa 4b				
Aa 5a	<i>A. adhaerescens</i>	окр. г. Владивостока, о. Русский	42.9702, 131.8866	2019
Aa 5b				
Aa 6b	<i>A. adhaerescens</i>	Уссурйск, окр. ст. Каймановка	43.6435, 132.2204	2019
Ah 7a	<i>A. himalaicum</i>	Япония, о. Хонсю (гербарий МНА)	40° 40'20–30", 140°56'30–40"	2000
Ah 8	<i>A. himalaicum</i>	Япония, префектура Аомори (гербарий МНА)	40° 35'30–40", 140°57'00"	2000
Aa 10a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, ул. Фадеева	55.7757, 37.5963	2020
Aa 10b				
Aa 11b	<i>A. adhaerescens</i>	Московская обл., окр. ст. Депо	56.0327, 37.4921	2020
Aa 12a	<i>A. adhaerescens</i>	Амурская обл., Архаринский р-н, левый берег р. Бурея (Гербарий АФ БСИ ДВО РАН)	49.7787, 129.9621	2020
Aa 12b				
Aa 12c				
Ah 13b	<i>A. himalaicum</i>	Центральный Непал, окр. Аннапурны, 2800 м над ур. моря (гербарий MW)	28.6069, 83.6596	2008
Aa 14b	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Леоновская роща	55.8438, 37.6385	2020
Aa 14c				
Aa 14d				
Aa 14e				
Aa 15b	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Дендрарий ГБС РАН	55.8432, 37.6024	2020
Ah 16	<i>A. himalaicum</i>	Китай (GenBank)		?
Ah 17				
Ah 18				
Ah 19				
Ah 20				
Ah 21	<i>A. himalaicum</i>	Корея (GenBank)		?
An 22	<i>A. nepalense</i>	Бутан (GenBank)		?
An 23				
Ab 24	<i>A. bicolor</i>	США, штат Айдахо (GenBank)		?

Примечание: Информация об образцах с Ah16 по Ab24 приведена по публикациям [Simpson et al., 2009; Deng et al., 2018].

4. Методы контроля расселения вида.

С 2006 по 2009 г. подсчитывали число ювенильных, имматурных и генеративных экземпляров на 8 участках, расположенных вдоль тропы вокруг выгороженной заповедной дубравы в ГБС РАН общей протяжённостью 2.4

км и площадью 4800 м². В 2009 г. полностью уничтожили все растения на этих участках, и последующие два года вновь подсчитывали число выросших там растений, одновременно уничтожая их. В 2012 г. проведена реконструкция тропы с удалением верхнего слоя почвы.

Таблица 2. Номер сиквенсов образцов рода *Adenocaulon*, добавленных в анализ данных из ГенБанка

Образец	Номер в базе данных GenBank		
	ITS1–2	rpl32–trnL	trnH–psbA
Ah 16	MG710419	–	–
Ah 17	MG710420	MG710445	MG710468
Ah 18	MG710421	MG710446	MG710469
Ah 19	MG710422	MG710447	MG710470
Ah 20	MG710423	MG710448	MG710471
Ah 21	MG710478	MG710476	MG710479
An 22	MG710424	MG710449	MG710472
An 23	MG710425	MG710450	MG710473
Ab 24	FJ979672	FJ979724	–

Таблица 3. Номера сиквенсов образцов рода *Adenocaulon*, выделенных авторами

Образец	Номер в базе данных GenBank		
	ITS1–2	rpl32–trnL	trnH–psbA
Aa 1a	MW394618	MW414905	MW414922
Aa 1b	MW394619	MW414906	MW414923
Aa 1c	MW394620	MW414907	MW414924
Aa 2a	MW394621	–	–
Aa 2b	MW394622	–	–
Aa 3a	MW394623	–	–
Aa 3b	MW394624	–	–
Aa 4a	MW394625	MW414908	MW414925
Aa 4b	MW394626	MW414909	MW414926
Aa 5a	MW394627	MW414910	MW414927
Aa 5b	MW394628	MW414911	MW414928
Aa 6b	MW394629	–	–
Ah 7a	MW394640	–	–
Ah 8	MW394641	–	–
Aa 10a	MW394630	MW414912	MW414929
Aa 10b	MW394631	MW414913	MW414930
Aa 11b	MW394632	MW414914	MW414931
Aa 12a	MW394633	MW414915	MW414932
Aa 12b	MW394634	MW414916	MW414933
Aa 12c	MW394635	MW414917	MW414934
Ah 13b	MW394642	MW414921	MW414938
Aa 14b	MW394636	MW414918	MW414935
Aa 14c	–	MW414919	MW414936
Aa 14d	MW394637	–	–
Aa 14e	MW394638	MW414920	MW414937
Aa 15b	MW394639	–	–

Результаты

1. Сезонный ритм развития и морфометрические признаки вида на разных этапах онтогенеза. Установлено, что вегетационный период *A. adhaerescens* продолжается 6 месяцев – с середины апреля до середины

октября. Весеннее отрастание наблюдается в середине апреля, бутонизация и начало цветения – во второй половине июня, массовое цветение – во второй декаде июля, массовое созревание плодов отмечается в начале сентября.

Всходы. Всхожесть семян составила от 44% (Уссурийск) до 92% (Арсеньев). Прорастание семян надземное. Семядоли тёмно-зелёные продолговато-яйцевидные на длинном (в 1.5–2 раза длиннее семядольной пластинки) черешке (рис. 1).

Ювенильные растения. Первый настоящий лист начинает развёртываться через 3 недели после появления семядолей. Он имеет округло-треугольную листовую пластинку и некрылатый черешок. Когда листовая пластинка достигнет длины 3 см и ширины 4 см, а черешок вытянется до 6 см, начинает развёртываться второй лист.

Имматурные растения. Семядоли опадают. Образуется третий настоящий лист, который имеет характерный для вида крылатый черешок. За первый год жизни на растении обычно формируется 5–8 листьев.

Генеративные растения. Только 3–5% растений цветут в первый год жизни, обычно генеративный период развития наступает на второй год жизни. Цветущие растения имеют 2–3 нижних черешковых листа, 3–4 сидячих листа и от 2 до 15 листочков (в среднем 7.1 ± 3.2) в области соцветия. На одной особи первого года жизни насчитывалось от 1 до 44 корзинок (в среднем 12.2 ± 8.6). В середине лета на коротком корневище формируется зимующая почка, которая на следующий год даёт начало новому надземному побегу.

По феноритму московские и дальневосточные образцы заметных различий не имели. Однако к концу вегетационного периода (середина ноября) во всех образцах дальневосточного происхождения имелись особи в фазе семеношения (от 35% в образце со ст. Океанская до 4% в образце из Арсеньева), тогда как среди особей московского происхождения зацвёл только один экземпляр, да и тот не успел завязать плодов.

На второй год жизни отмечено более раннее зацветание (вторая декада июля) двух дальневосточных образцов: из Уссурийска и из Кравцовского водопада. Но, в целом, ритм роста и развития растений, относящихся к разным образцам, существенно не различались, и остальные образцы зацвели всего на 1–2 недели позднее. В конце второго вегетационного периода все экземпляры *A.*

adhaerescens выкопали как с целью экологической безопасности, так и для сравнительного изучения количественных признаков.

Отмечено достоверное различие по высоте и потенциальной семенной продуктивности между тремя группами образцов. К первой группе относится низкорослый и малопродуктивный образец из г. Арсеньев (наиболее северная точка сбора вида в Приморье). В третью группу входят наиболее мощные растения с множеством плодов, выросшие из семян, собранных в самой южной точке сбора – в бухте Витязь (образец 6) и в парке около Биолого-почвенного института, для которого бухта Витязь служит базой проведения научных исследований (образец 4). Вторая (промежуточная) группа включает как владивостокские, так и московские образцы (рис. 2).

Таким образом, в естественном ареале у *A. adhaerescens* наблюдается клинальное увеличение морфометрических параметров с севера на юг. Особи из вторичного ареала после 50 смен поколений достоверно не отличаются от растений, произрастающих в их родоначальной популяции на ст. Океанская, по ритму роста и развития.

Наиболее вероятно, популяции *A. adhaerescens* в Уссурийске и Владивостоке являются не естественными, а антропогенными и уже обладают набором биологических признаков, способствующих успешному произрастанию растений во вторичном ареале [Виноградова, 2013].

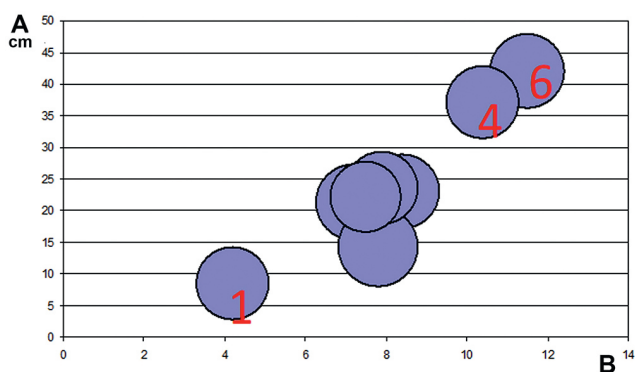


Рис. 2. Варьирование количественных признаков *Adenocaulon adhaerescens* в образцах различного географического происхождения второго года жизни. А – средняя высота растений; В – число корзинок на одном растении.

2. Молекулярно-генетический анализ.

Анализ участка ITS1–2 показал идентичность особей *A. adhaerescens* из разных частей ареала. Никаких различий по строению этого участка нет ни между образцами из вторичного ареала, ни между образцами из первичного и вторичного ареалов. При этом образцы *A. adhaerescens* существенно отличаются от образцов *A. himalaicum* из Непала, Китая и Кореи и имеют всего две нуклеотидные замены, дифференцирующие их от *A. himalaicum* из Японии (табл. 4).

На построенном по участку ITS1–2 филогенетическом дереве видно, что взятый в качестве внешней группы образец североамериканского *A. bicolor* (Ab 24) отделился от азиатских образцов с бутстреп-поддержкой 100%. Азиатские образцы чётко разошлись по

тремя кладам (рис. 3). Первая клада объединила все растения *A. adhaerescens*: как произрастающие на российском Дальнем Востоке, так и растения из инвазионных популяций Москвы и Московской обл.; бутстреп-поддержка составила 81.4%. Во вторую крупную кладу вошли два вида: *A. himalaicum* (из Китая, Кореи и Непала), а также образцы *A. nepalense* (бутстреп 99%). Третью кладу образовали два образца *A. himalaicum* из Японии, которые оказались ближе к особям *A. adhaerescens*, чем остальные особи данного вида. Наши результаты показали, что межвидовые различия между *A. adhaerescens* и *A. himalaicum* по строению ядерного участка ITS1–2 превышают межвидовые различия между *A. himalaicum* и *A. nepalense*. Не исключено, что японские образцы *A. himalaicum* на самом деле относятся к *A. adhaerescens*.

Таблица 4. Нуклеотидные замены в последовательностях участка ITS1–2 у изученных образцов *Adenocaulon adhaerescens* и *A. himalaicum*

Номер образца	Позиция в выравнивании								
	24	26	62	77	123	187	188-189	191	211
Aa 1a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 1b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 1c	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 2a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 2b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 3a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 3b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 4a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 4b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 5a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 5b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 6b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 10a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 10b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 11b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 12a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 12b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 12c	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 14b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 14d	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 14e	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 15b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Ah 7a	G	C	T	C	A	C	–	C	T
Ah 8	G	C	T	C	A	C	–	C	T
Ah 13b	A	T	C	T	A	C	GC	T	C

Примечание: данные из Генбанка в таблицу не включены.

Построены также филогенетические деревья на основании двух участков хлоропластной ДНК: *rpl32-trnL* и *trnH-psbA* (рис. 4). К сожалению, не удалось включить в нашу выборку японские образцы *A. himalaicum*, – для анализа относительно длинных хлоропластных последовательностей не всегда подходит ДНК, выделенная из образцов, собранных более 15–20 лет назад. По результатам анализа данных по высоковариабельному некодирующему межгенному спейсеру *rpl32-trnL*, все образцы разделились по видовой принадлежности, за исключением двух особей *A. himalaicum*: образец Ah21 (из Кореи) был отнесён в кладу с образцами *A. adhaerescens* (рис. 4, а), а образец Ah 13b (из Непала) отделился от прочих. Стоит отметить, что образец *A. himalaicum* из Непала по участку ITS1–2 также отделяется от остальных образцов данного вида, хотя и внутри общей клады (рис. 3). Что касается второго межгенного спейсера, *trnH-psbA*, по нему различия между разными популяциями

A. himalaicum оказались сильнее, чем между *A. himalaicum* и *A. adhaerescens*. Так, большинство особей *A. himalaicum* вошли в одну кладу со всеми образцами *A. adhaerescens*, из которой выделился лишь один образец *A. himalaicum* из Китая Ah 19, однако с низкой бутстреп-поддержкой (менее 50%) (рис. 4, б). Образцы *A. nepalense* образовали отдельную кладу. К сожалению, в анализ данных по этому участку мы не смогли добавить *A. bicolor* в качестве внешней группы, поскольку в ГенБанке отсутствуют данные по участку *trnH-psbA* для этого вида. Таким образом, по хлоропластному участку ДНК *A. himalaicum* обладает более высоким полиморфизмом, чем *A. adhaerescens*, а различия между этими двумя таксонами ниже, чем по ядерному участку ДНК. Наоборот, различие между *A. himalaicum* и *A. nepalense* по хлоропластному участку ДНК выше, чем по ядерному участку.

Таким образом, анализ ядерного участка ДНК (ITS1–2) показал, что различия между

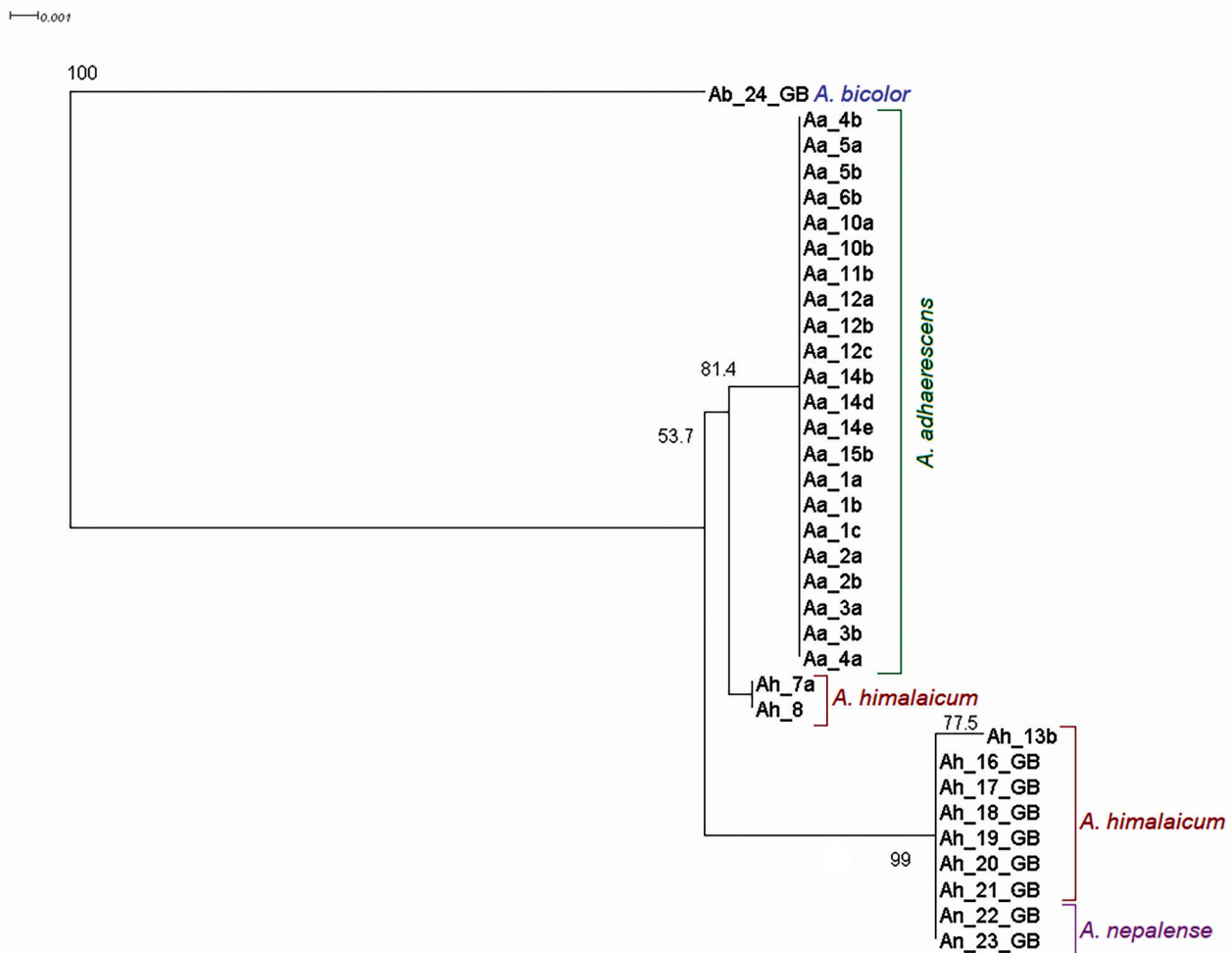
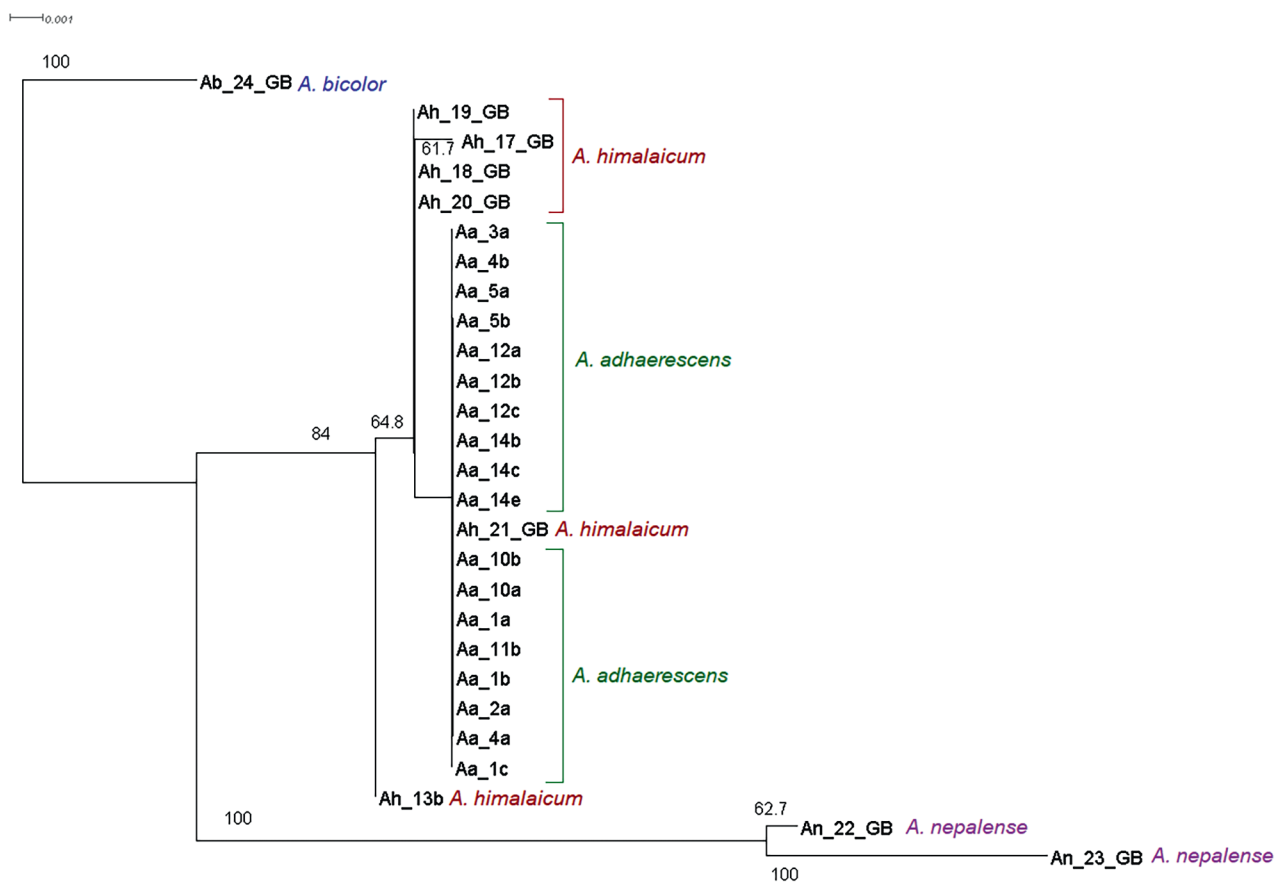
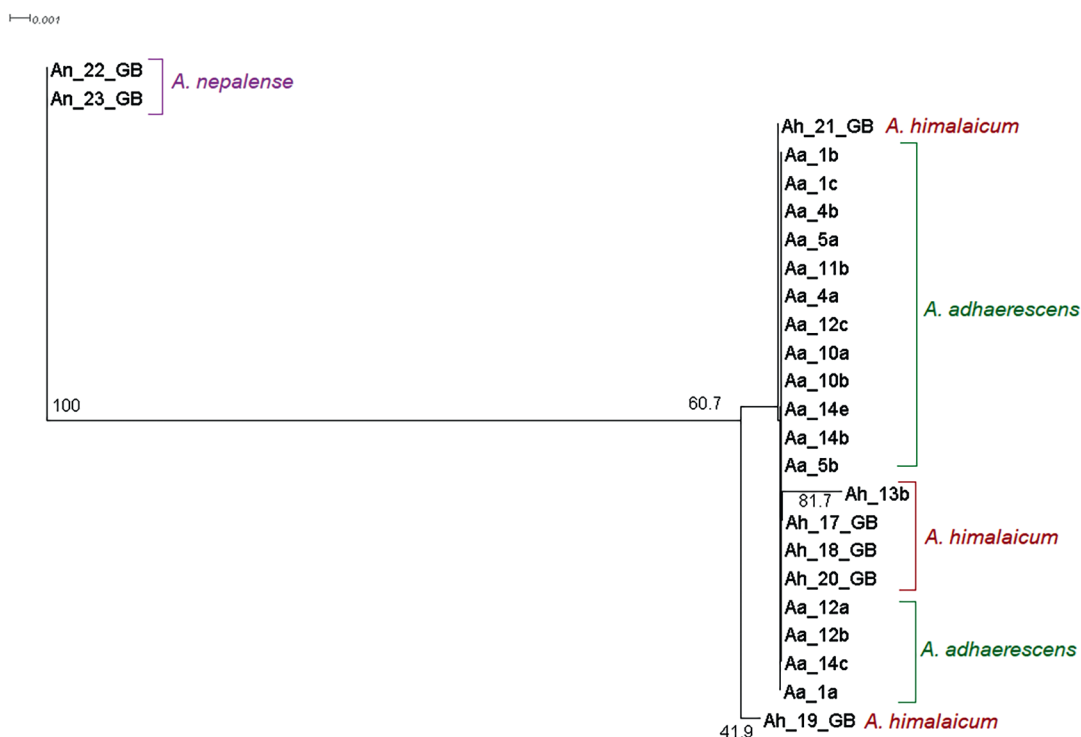


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное на основании анализа участка ITS1–2 методом Neighbor Joining.



a



b

Рис. 4. Филогенетические деревья, построенные методом Neighbor Joining на основании анализа хлоропластных участков ДНК: а – rpl32–trnL, b – trnH–psbA.

имеющим спорный статус *A. adhaerescens* и *A. himalaicum* превышают таковые между двумя признанными видами – *A. himalaicum* и *A. nepalense*, что поддерживает нашу гипотезу о видовой самостоятельности *A. adhaerescens*. По хлоропластным участкам ДНК различие между *A. himalaicum* и *A. adhaerescens* ниже, чем по ядерному участку ДНК. Наоборот, различие между *A. himalaicum* и *A. nepalense* по хлоропластным участкам ДНК выше, чем по ядерному участку. В целом, анализ полученных нами молекулярно-генетических данных показывает, что восточноазиатские виды *A. adhaerescens*, *A. himalaicum* и *A. nepalense* эволюционно близки между собой и достаточно существенно отличаются от североамериканского *A. bicolor*.

3. Изменчивость формы листовой пластинки. Нижние листья округло-почковидные, черешок крылатый, длиннее листовой пластинки. Срединные листья на крылатых, при основании расширенных черешках, равных листовой пластинке или немного короче её. Верхние листья мелкие, треугольно-округлые на коротких крылатых черешках. Морфометрические признаки листьев варьируют в довольно широких пределах (табл. 5), но характер изменчивости клинальный, непрерывный, не прерывистый, не позволяющий выделить какие-либо морфы и рассматривать параметры листовой пластинки в качестве

диагностических признаков таксонов рода *Adenocaulon*.

Форма срединных листьев, наоборот, позволяет выделить группы растений как с округло-почковидными, так и с дельтовидно-округлыми и даже с треугольно-округлыми листьями (рис. 5). И если смотреть на такие имеющие видимые различия образцы в гербарии, то появляется искушение описать некоторые морфы в качестве таксонов какого-либо ранга. Однако на самом деле растения, листья которых представлены на рисунке 5, существуют в одной микропопуляции, и рисунок демонстрирует лишь индивидуальную, внутривидовую, а не межпопуляционную изменчивость формы листовой пластинки.

Таким образом, ввиду высокого уровня внутривидовой изменчивости, морфометрические признаки и форма листовой пластинки не могут рассматриваться в качестве диагностических признаков для разграничения близких видов рода *Adenocaulon*.

Ориентируясь на протолог *A. himalaicum* [Edgeworth, 1846] и изображения типового гербария этого вида в Кью (K000250901), приводим диагностические признаки исследованных таксонов. У *A. himalaicum* краевые пестичные цветки боковых частей 4-мерные, кроющие листья боковых веточек соцветия узкие, практически линейные, листья сни-

Таблица 5. Морфометрические признаки листьев *Adenocaulon adhaerescens*

Число листьев	Средняя площадь одного листа, см ²	Общая площадь всех листьев, см ²	Средний периметр одного листа, см	Средняя длина главной жилки, см
Ювенильные особи				
3	$\frac{17.1 \pm 1.6}{15.4-20.3}$	51.2	$\frac{17.7 \pm 0.9}{16.7-19.6}$	$\frac{5.3 \pm 0.3}{4.9-5.9}$
4	$\frac{24.5 \pm 4.3}{5.1-41.9}$	98.2	$\frac{18.2 \pm 2.6}{6.1-26.3}$	$\frac{6.3 \pm 0.6}{3.1-8.7}$
5	$\frac{21.0 \pm 2.2}{7.5-35.3}$	104.9	$\frac{18.5 \pm 1.1}{10.3-24.4}$	$\frac{6.0 \pm 0.3}{3.5-7.6}$
Растения первого года жизни				
6-8	$\frac{34.8 \pm 4.9}{3.6-85.9}$	243.8	$\frac{21.9 \pm 1.7}{7.3-37.0}$	$\frac{7.2 \pm 0.6}{2.4-12.1}$
Растения второго года жизни				
14-24	$\frac{36.9 \pm 5.4}{0.7-129.8}$	651.8	$\frac{21.9 \pm 1.9}{0.9-48.6}$	$\frac{6.9 \pm 0.6}{0.3-15.1}$
Наиболее мощное растение второго года жизни				
24	$\frac{33.7 \pm 8.7}{0.7-129.8}$	808.4	$\frac{21.8 \pm 3.0}{6.9-48.6}$	$\frac{6.9 \pm 0.1}{2.4-15.1}$



Рис. 5. Вариация формы срединных листьев *Adenocaulon adhaerescens* в инвазионной популяции в г. Зеленограде.

зу снежно-белые. У *A. adhaerescens* краевые пестичные цветки боковых частей 5-мерные, кроющие листья боковых веточек соцветия более широкие, ланцетные (хотя бы в нижней части соцветия), листья снизу серовато-белые. К сожалению, доступные нам изображения несомненного *A. himalaicum* в цифровых гербариях крайне немногочисленны, а его внутривидовая изменчивость достаточно велика. Для уточнения диагностических признаков необходимо изучение изменчивости вида в природных условиях.

4. Методы контроля расселения вида.

В первый год наблюдения, когда численность локальной популяции была ещё невысока, более половины её приходилось на долю генеративных особей. По мере становления популяции численность растений заметно возрастала, и в ней насчитывалось всё больше иматурных и ювенильных растений. За три года численность особей на восьми пробных площадках возросла в 12 раз, причём численность генеративных особей – в 3.5 раза, иматурных – в 10 раз, и ювенильных – в 43 раза! Такое соотношение указывает на прогрессирующую инвазию данного вида [Vinogradova, 2010].

В 2009 г. для сдерживания дальнейшего увеличения инвазионной популяции в ГБС РАН уничтожено 24 692 особи, то есть, около $\frac{3}{4}$ растущих в саду [Vinogradova, 2011]. Растения вырывали из земли вручную и складировали в мешки из толстого полиэтилена. На следующий год численность растений на всех опытных участках снизилась в десять раз (473 против 4247), и на них появились некоторые аборигенные виды – *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagrarium*, *Impatiens noli-tangere* и др.

После реконструкции тропы и снятия верхнего слоя почвы на опытных участках в течение последующих трёх лет не было зафиксировано ни одной особи *A. adhaerescens*. Поэтому мы рекомендуем именно этот метод контроля инвазии в качестве наиболее эффективного, тем более что основные местообитания *A. adhaerescens* как раз и располагаются вдоль дорожек и троп. Одновременно в более отдалённых от троп местах надо использовать труд волонтеров и удалять генеративные экземпляры вручную.

В сентябре 2021 г. мы специально посетили ботанический сад Витебска, где в 2013 г. было отмечено несколько экземпляров *A. adhaerescens*. Ни одной особи мы, к счастью, не нашли. Следовательно, раннее обнаружение растений эффективно сдержало их расселение и не позволило сформировать в Витебске устойчивую спонтанную популяцию *A. adhaerescens*.

Заключение

Анализ высоковариабельного участка ядерной ДНК ITS1–2 показал, что *Adenocaulon adhaerescens* и *A. himalaicum* имеют значительно большие различия, чем признанные в качестве самостоятельных видов *A. himalaicum* и *A. nepalense*. Если *A. nepalense* отличается от *A. himalaicum* по хлоропластному участку ДНК, то *A. adhaerescens* отличается от *A. himalaicum* по ядерному участку ДНК. Следовательно, и нет резона рассматривать *A. adhaerescens* просто как подвид *A. himalaicum*. И, определённо, инвазионные популяции, произрастающие в Московском регионе, следует относить к *A. adhaerescens*, поскольку источником их появления послужили семена растений, собранные в Приморском крае, и микроэволюция во вторичном ареале затронула уже не менее 35 поколений вида. Мы считаем признание *A. adhaerescens* самостоятельным видом рода *Adenocaulon* доказанным. Диагностические признаки вида – сероватое (а не снежно-белое) опушение с нижней стороны листовой пластинки, единичные (а не многочисленные) желёзки с верхней стороны листовой пластинки, преобладание 5-мерных (а не 4-мерных) краевых

пестичных цветков. Форма и размеры листовой пластинки диагностическими признаками не являются. Для контроля расселения вида наиболее эффективно удаление верхнего почвенного горизонта вдоль троп, по которым расселяется *A. adhaerescens* в сочетании с уничтожением генеративных растений, произрастающих на некотором отдалении от тропинок.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Ольге Котенко, собравшей материал для молекулярно-генетических исследований в Амурской области. Мы благодарны также Министерству высшего образования и науки за поддержку Центра коллективного пользования «Гербарий ГБС РАН» (075-15-2021-678).

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках проекта Министерства образования и науки РФ (проект 122042600141-3) при частичной поддержке гранта РФФИ (проект № 19-54-26010).

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

Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелёв Н.Н. Asteraceae Dumort (Compositae Giseke) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. С. 9–427.

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.

Виноградова Ю.К. Модусы микроэволюции при формировании вторичного ареала (на примере *Adenocaulon adhaerescens* Maxim.) // Мат-лы XII Московского совещания по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Г.Ф.Гольмана. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 110–114.

Виноградова Ю.К. *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. // В кн.: Биология и экология растений российского Дальнего Востока. Уссурийск: ДФУ (филиал в г. Уссурийске), 2013. С. 99–106.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Ворошилов В.Н. Флора Советского Дальнего Востока (Конспект с таблицами для определения видов). М.: Наука, 1966. 478 с.

Ганина А.А., Виноградова Ю.К. Варьирование морфологических признаков *Adenocaulon adhaerescens* (Asteraceae) во вторичном ареале // Социально-экологические технологии, 2019. Т. 9. № 2. С. 131–144.

Голубкова В.Ф. Аденокаулон – *Adenocaulon* Hook. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 26. С. 506–508.

Двораковская В.М. Самовозобновление дальневосточных растений в условиях Главного ботанического сада АН СССР. Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Т. 158. С. 17–22.

Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.

Джус М.А., Шимко И.И., Морозов И.И., Высоцкий Ю.И. Железистостебельник гималайский *Adenocaulon himalaicum* Edgew. – новый адвентивный вид во флоре Беларуси // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты. Минск: Изд-во БГУ, 2013. С. 15–18.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Бочкин В.Д. О натурализации адвентивных видов в Московской области // Бот. журнал. 1988. Т. 73. № 3. С. 438–442.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.

Кожевников А.Е. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. 428 с.

Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. Т. 3. Ч. 1 // Тр. Санкт-Петербург. бот. сада. 1905. Т. 25, вып. 1. С. 1–334.

Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. М: Фитон XXI, 2013. 160 с.

Рыхликова А.А., Виноградова Ю.К. Начальная стадия процесса инвазии *Adenocaulon adhaerescens* // В кн.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы. Ижевск: Изд-во УдГУ, 2006. С. 89–91.

Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алфёрова З.Р. и др. Интродукция растений природной флоры СССР. Справочник / Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алфёрова З.Р., Алянская Н.С., Ворошилов В.Н., Двораковская В.М., Курганская С.А., Сурова В.П., Фомичёва Н.И., Холдеева А.Е. М.: Наука, 1979. 250 с.

Сорокин В.С., Серёгин А.П. Новые и редкие виды флоры Московского региона (Москва и Московская область) // Бюл. Моск. об-ва Испытателей природы. Отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 6. С. 71–72.

Berch S.M., Gamiet S., Deom E. Micorrhizal status of some plants of southwestern British Columbia // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. P. 1924–1928. <https://doi.org/10.1139/b88-263>.

- Bittmann M. Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): I. Morphologie // In: Candollea. 1990a. Vol. 45. P. 389–420.
- Bittmann M. Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): II. Ökologie. Verbreitung und Systematik // Candollea. 1990b. Vol. 45. P. 493–518.
- Chen Y., Hind D.J.N. *Adenocaulon* Hooker. // In: Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds). Flora of China 20–21 (Asteraceae). Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2011. P. 5–10.
- Deng T., Chen Y., Wang H., Zhang X., Volis S., Yusupov Z., Qian H., Sun H. Molecular phylogeny and biogeography of *Adenocaulon* highlight the biogeographic links between New World and Old World // Front. Ecol. Evol. January 2018. Vol. 5. Art. 162. doi:10.3389/fevo.2017.00162.
- Edgeworth M.P. Descriptions of some unpublished species of plants from North-Western India // Transactions of the Linnean Society of London. 1846. Vol. 20. P. 23–91.
- Eurogard V. Botanic Gardens in the age of climate change. General resolution. // (<http://www.botanicgardens.eu/eurogard/eurogard5conc.htm>). Accessed 18.11.2021.
- Fahn A. Secretory tissues in vascular plants // New Phytologist. 1988. Vol. 108. P. 229–257.
- Fukuda T., Taran A., Takahashi H. *Adenocaulon himalaicum* Edgew. (Asteraceae), a new record from Sakhalin Island // J. Jap. Bot. Vol. 77. No. 5. P. 312–313.
- GenBank (Электронный ресурс) // (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Accessed 04.08.2022.
- Jebb M. Managing the invasive alien plants problem // Botanical gardens in the age of climate change. EuroGard V. Helsinki. 2009. P. 160.
- Katinas L., Pruski J., Sancho G., Tellería M.C. The Subfamily Mutisioideae (Asteraceae) // Bot. Rev. 2008. Vol. 74. P. 469–716.
- Maximowicz C.J. Primitiae florum Amurensis. Versucheiner Flora des Amur-Landes / von Carl Joh. Maximowicz. Reisenden des kaiserlichen botanischen Gartens zu St. Petersburg. Mit 10 Tafeln und einer Karte // Mémoires présentés à l'Académie Impériale des sciences de St.-Petersbourg par divers savans et lus dans ses assemblées. 1859. Vol. 9. P. 1–504.
- Mayorov S., Serebryanyi M., Vinogradova Y. Expansion of Invasive *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) in Moscow Region // BioInvasions Records. 2021. Vol. 10. Is. 4. P. 816–825.
- Meyer F.G., Walker E.H. Flora of Japan / Ed. J. Ohwi. Washington, DC: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molecular Biology. 1985. No 5. P. 69–76.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III // American Journal of Botany. 2007. V. 94. №3. P. 275–288.
- Simpson B.B., Arroyo M.T.K., Sipe S. Dias de Moraes M., Mc Dill J. Phylogeny and evolution of *Perezia*: (Asteraceae: Mutisioideae: Nassauviinae) // Journal of Systematics and Evolution. 2009. Vol. 47. No 5. P. 431–443.
- Vinogradova Yu., Ganina A., Vergun O. Possibility of using alien *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) as the medicine plant // Agrobiodiversity for improve the Nutrition, Health and Quality of Human and Bees Life. 4th International scientific Conference. Abstracts Book. Nitra. 2019. P. 149.
- Vinogradova Yu., Gorbunov Y. Comparative characteristics of morphometric parameters of achenes (seeds) for *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) in native and secondary distribution ranges // Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality. 2020. Vol. 4. P. 35–43.
- Vinogradova Yu., Shelepova O., Vergun O., Ganina A. Possibility of using an invasive species *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) as a medicine plant // Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality. 2020. Vol. 4. P. 59–69.
- Vinogradova Yu.K. Experiments on reduction of abundance of invasive species (*Impatiens glandulifera*, *Solidago gigantea*, *Adenocaulon adhaerescens*) // Bridging the gap between scientific knowledge and management practice. 11th International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions. Szombathely. Hungary. 2011. P. 111.
- Vinogradova Yu.K. The biology of *Adenocaulon adhaerescens* in initial invasive population // Biological invasions in a changing world from science to management. Neobiota 2010. Copenhagen. 14–17 September 2010. Book of abstracts. P. 184.

BIOMORPHOLOGY AND TAXONOMIC STATUS OF *ADENOCAULON ADHAERESCENS* MAXIM. (ASTERACEAE), AN INVASIVE SPECIES IN THE MOSCOW REGION

© 2022 Vinogradova Y.K.^{a,*}, Galkina M.A.^{a,**}, Mayorov S.R.^b, Kartashova A.S.^b,
Shelepova O.V.^{a,***}

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

^b Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234, Russia

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

The results of the study of the only species, which “escaped” from the Main Botanical Garden (MBG RAS, Moscow) and invaded the anthropogenically disturbed territories of the Moscow Region, *Adenocaulon adhaerescens* Maxim, were summarized. The history of intentional introduction of the species and stages of formation of spontaneous invasive population were described. The characteristic of the plant communities and habitats of the species was given. Data on the population size, seed productivity in the native and the secondary ranges and on vegetative propagation of plants were given. The morphological characters at different stages of plant ontogenesis were described. A comparative analysis of morphometric characters of seeds, leaves, and inflorescences in the native and secondary ranges of the species has been performed. Molecular genetic analysis of *A. adhaerescens* samples from the natural and secondary ranges and closely related species of the genus *Adenocaulon* was performed. The analysis has confirmed the validity of *A. adhaerescens* recognition as a separate species. Diagnostic characters of *A. adhaerescens* were described. The results of management invasive population in MBG RAS were presented and recommendations on control measures of *A. adhaerescens* dispersal were given.

Kew words: *Adenocaulon*. invasion, the Far East, secondary range, botanical garden, taxonomy, molecular genetic analysis, leaf morphometric characters.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ ИНВАЗИОННОГО АРЕАЛА *AGRILUS PLANIPENNIS* (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 Володченко А.Н.

Балашовский институт Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского,
Балашов, 412300, Россия
e-mail: kimixla@mail.ru

Поступила в редакцию 12.01.2022. После доработки 04.07.2022. Принята к публикации 06.08.2022

Ясенева златка, *Agrilus planipennis*, происходящая из Восточной Азии, является очень разрушительным вредителем ясеней (*Fraxinus* spp.) в европейской части России и Северной Америке. Этот карантинный вид в настоящее время распространяется в европейской части России и на востоке Украины. Цель данного исследования заключалась в определении современного распространения вида на юго-востоке основной части инвазионного ареала. Исследование проводилось в 2021 г. в Тамбовской, Воронежской и Волгоградской областях России. Вредитель распространился до центральных районов Тамбовской обл., практически полностью заселил Воронежскую обл. и проник в северо-западные районы Волгоградской обл. Находки *Agrilus planipennis* показали, что инвайдер продолжает распространяться на юго-восток европейской части России. Граница распространения уже находится в непосредственной близости от регионов европейской части России, в которых ясень обыкновенный занимает наибольшую долю в составе лесного фонда. Дальнейшее расширение ареала вредителя приведёт к значительному экологическому и экономическому ущербу.

Ключевые слова: ясенева изумрудная узкотелая златка, ЯИУЗ, *Fraxinus* sp., чужеродные виды, инвазионный вредитель, расширение ареала, юго-восток европейской части России.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-69-78

Введение

Ясенева изумрудная узкотелая златка (ЯИУЗ), *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: BUPRESTIDAE) – чрезвычайно агрессивный инвазионный вредитель, который уничтожает ясеневые насаждения Европы и Северной Америки [Herms, McCullough, 2014; Valenta et al., 2016]. Нативный ареал вида включает северо-восток Китая, Дальний Восток России, Корейский полуостров и Японские острова [Orlova-Bienkowskaja, Volkovitsh, 2018]. К настоящему времени инвазионный ареал в Северной Америке распространился на 35 штатов США и 5 провинций Канады [Emerald Ash Borer..., 2021]. В Европе златка встречается в европейской части России и на северо-востоке Украины [Drogvalenko et al., 2019; Orlova-Bienkowskaja et al., 2020; Мешкова и др., 2021; Volkovitsh et al., 2021; Orlova-Bienkowskaja, Bieńkowski, 2022]. В России вредитель впервые обна-

ружен в 2003 г. в Москве, результаты дендрохронологической датировки показали, что вредитель был завезён в столицу не позднее 1992 г. [Баранчиков и др., 2016]. К 2022 г. *A. planipennis* распространилась во многих регионах центра европейской части России, формируя один крупный фрагмент вторичного ареала и несколько анклавов [Власов, 2020; Orlova-Bienkowskaja et al., 2020; Volkovitsh et al., 2021; Orlova-Bienkowskaja, Bieńkowski, 2022].

Основной вред наносят личинки, которые прогрызают опоясывающие ходы в слоях флоэмы и камбия, что зачастую приводит к гибели деревьев из-за нарушения транспорта питательных веществ [Wang et al., 2010]. Поскольку присутствие вредителя в первые 1–2 года после заражения слабо заметно, а симптомы поражения деревьев напоминают другие причины угнетения деревьев, вновь формирующиеся популяции вредителя трудно

выявить своевременно. Отмирание деревьев приходится на 4–5-й годы после заражения, когда вредитель уже имеет высокую плотность и сформировал устойчивую популяцию [Herms, McCullough, 2014]. Такие особенности биологии затрудняют своевременное выявление инвайдера и организацию борьбы с ним.

Исследования показали, что все аборигенные и интродуцированные виды ясеня Европы восприимчивы к поражению *A. planipennis* [Баранчиков и др., 2014]. Ясени являются важным компонентом лесных экосистем и культурных ландшафтов, поэтому вторжение ЯИУЗ оказывает серьёзное воздействие на их экологическую структуру и биоразнообразие организмов, а также может привести к значительным затратам на смягчение экономических и экологических последствий инвазии [Baranchikov et al, 2008; Valenta et al., 2016; Semizer-Cuming et al., 2018; Volkovitsh et al., 2021]. Особенно высокий ущерб от развития вредителя ожидается на юге и юго-востоке европейской части, в которых естественные и искусственные древостои ясеня обыкновенного (*F. excelsior*) занимают наибольшую площадь [Musolin et al, 2017; Володькина, Володькин, 2020].

Распространение *A. planipennis* на востоке и юго-востоке европейской части России до сих пор остаётся малоизученным [Orlova-Bienkowskaja et al., 2020; Volkovitsh et al., 2021]. В Тамбовской обл. вид впервые обнаружен в 2013 г. в Мичуринске [Orlova-Bienkowskaja, 2013]. Данные о последующей динамике инвазии в области отсутствуют. Обследования ясеневых насаждений в Тамбове в 2013, 2019 гг. не выявили следов златки [Orlova-Bienkowskaja, 2013; Orlova-Bienkowskaja et al., 2020]. Другие пункты области на присутствие вида не обследовались.

В Воронежской обл. ЯИУЗ впервые обнаружили также в 2013 г. в Воронеже [Orlova-Bienkowskaja, 2013]. В 2017 г. златка отмечалась в западных районах области, на восток дошла до Аннинского района [Баранчиков и др., 2017]. В 2018 г. она была найдена в центре области в Таловском районе [Баранчиков и др., 2018]. А в 2019 г. её регистрировали на юге области в Кантемировском и

Россошанском районах [Orlova-Bienkowskaja et al., 2020]. Проводимые в эти же годы обследования северо-востока области (города Борисоглебск и Поворино) златку не выявили [Orlova-Bienkowskaja et al., 2020].

Первые данные о появлении *A. planipennis* в Волгоградской обл. были получены в 2018 г. при обследовании насаждений ясеня пенсильванского в окрестностях Волгограда [Orlova-Bienkowskaja et al., 2020]. До 2021 г. очаги златки на западе области не были зарегистрированы. Таким образом, данные о продвижения вида на юго-восток области оставались фрагментарными.

Отслеживание расширения ареала вредителя продолжает оставаться актуальным в связи с его высокой вредоносностью. Целью нашего исследования являлось уточнение границ распространения *Agrilus planipennis* на юго-восточной границе европейского ареала.

Материалы и методы

Исследование проводилось в 2021 г. с июня по декабрь на территории Тамбовской, Воронежской и Волгоградской областей за пределами известной по литературным данным юго-восточной границы распространения златки, которая условно соответствовала линии Мичуринск – Таловая – Россошь [Orlova-Bienkowskaja, 2013; Баранчиков и др., 2017; Orlova-Bienkowskaja et al., 2020]. Поиск вредителя проводили преимущественно вдоль основных автомагистралей, проходящих в широтном и меридиональном направлениях. Расстояние от крайней северной точки до южной составило 260 км, ширина обследованной полосы с запада на восток изменялась от 35 до 120 км. Всего было обследовано 38 локалитетов: 9 в Тамбовской, 22 в Воронежской и 7 в Волгоградской (рисунок, таблица).

Были обследованы придорожные лесополосы, сельские и городские насаждения, естественные леса с участием или доминированием двух видов ясеня: пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) и обыкновенного (*F. excelsior* L.). Ясень пенсильванский преобладает в искусственных насаждениях, а ясень обыкновенный в лесном фонде.

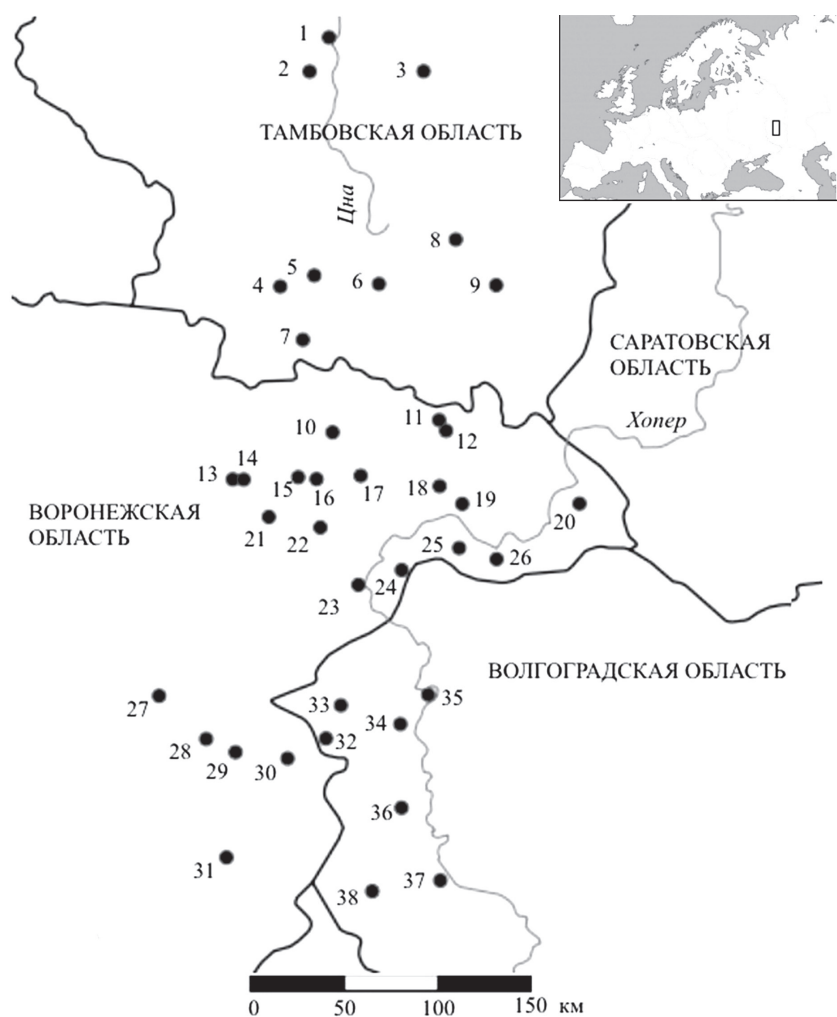


Рис. Карта-схема положения мест сбора материала (номера локалитетов соответствуют таблице). Вверху справа обозначено положение района исследования на карте Европы.

Таблица. Географические координаты и характеристика древостоев обследованных локалитетов

№ п/п	Локалитет; координаты	Типы древостоев	Порода ясеня	Число обследованных деревьев (Доля деревьев с признаками заселения ЯИУЗ, %)	Следы ЯИУЗ
Тамбовская область					
1	г. Тамбов; 52°44'11" с. ш., 41°26'27" в. д.	Г	Fr	6 (0)	VI
2	с. Красновободное; 52°38'16" с. ш., 41°20'55" в. д.	П	Fr	20 (55)	II, VI
3	г. Рассказово; 52°38'19" с. ш., 41°53'27" в. д.	Г	Fr	30 (0)	VI
4	с. Токаревка; 52°0'39" с. ш., 41°12'32" в. д.	А	Fr	25 (0)	–
5	с. Чичерино; 52°2'36" с. ш., 41°22'15" в. д.	А	Fr	20 (80)	II, VI
6	с. Ракитино; 52°1'6" с. ш., 41°40'43" в. д.	А, П	Fr	20 (0)	VI
7	с. Цветковка; 51°51'15" с. ш., 41°19'0" в. д.	А	Fr	20 (100)	I, II, VI
8	г. Ржакса; 52°8'55" с. ш., 42°2'39" в. д.	А	Fr	20 (0)	–
9	г. Уварово; 52°0'53" с. ш., 42°14'10" в. д.	Г	Fr	20 (0)	–

Таблица. Географические координаты и характеристика древостоев обследованных локалитетов (окончание)

Воронежская область					
10	с. Братки; 51°34'50" с. ш., 41°27'28" в. д.	А, П	Fr	25 (88)	I, II, VI
11	с. Александровка; 51°37'01" с. ш., 41°57'53" в. д.	А	Fr	20 (30)	II, VI
12	пос. Межевихин; 51°35'07" с. ш., 41°59'52" в. д.	А	Fr	25 (0)	–
13	с. Архангельское; 51°26'27" с. ш., 40°58'59" в. д.	А	Fr	10 (100)	I, II, III, VI
14	пос. Кругловский; 51°26'25" с. ш., 41°02'06" в. д.	П	Fr	30 (100)	I, II, VI
15	с. Новомакарово; 51°26'50" с. ш., 41°17'41" в. д.	А, П	Fr	20 (100)	II, VI
16	с. Листопадовка; 51°26'30" с. ш., 41°22'53" в. д.	А	Fr	20 (30)	II, VI
17	с. Калиново; 51°27'06" с. ш., 41°35'30" в. д.	Л	Fex	20 (0)	–
18	п.г.т. Грибановский; 51°25'14" с. ш., 41°58'01" в. д.	Л	Fex	25 (0)	–
19	г. Борисоглебск; 51°22'04" с. ш., 42°04'29" в. д.	Г	Fr	5 (40)	II, VI
20	с. Байчурово; 51°22'07" с. ш., 42°37'57" в. д.	П	Fr	25 (0)	–
21	с. Ярки; 51°19'44" с. ш., 41°09'17" в. д.	А, П	Fr	20 (95)	I, II, VI
22	с. Троицкое; 51°17'51" с. ш., 41°23'59" в. д.	А	Fr	40 (70)	I, II, VI
23	г. Новохопёрск; 51°07'33" с. ш., 41°34'50" в. д.	Г	Fr	12 (25)	II, VI
24	с. Богдань; 51°10'13" с. ш., 41°47'12" в. д.	А	Fr	20 (0)	–
25	с. Октябрьское; 51°14'10" с. ш., 42°03'36" в. д.	А	Fr	20 (20)	II, VI
26	г. Поворино; 51°12'10" с. ш., 42°14'17" в. д.	Г	Fr	9 (0)	–
27	г. Бутурлиновка; 50°47'32" с. ш., 40°37'57" в. д.	А, Ж	Fr	20 (100)	I, II, VI
28	пос. Первомайский; 50°39'43" с. ш., 40°51'24" в. д.	А, Ж	Fr	20 (100)	I, II, VI
29	с. Воробьёвка; 50°37'19" с. ш., 40°59'46" в. д.	А	Fr	20 (70)	II, VI
30	с. Краснополье; 50°36'11" с. ш., 41°14'38" в. д.	А, П	Fr	20 (55)	II, VI
31	с. Ширяево; 50°18'08" с. ш., 40°57'11" в. д.	А, П	Fr	10 (0)	–
Волгоградская область					
32	пос. Искра; 50°39'49" с. ш., 41°25'36" в. д.	А	Fr	40 (2,5)	II
33	х. Розовский; 50°45'49" с. ш., 41°29'51" в. д.	А	Fr	20 (0)	–
34	пос. Горный; 50°47'44" с. ш., 41°54'46" в. д.	А, Л	Fex	15 (0)	–
35	х. Россошинский; 50°42'25" с. ш., 41°46'50" в. д.	А, П	Fr	40 (0)	–

36	ст. Нехаевская; 50°27'12" с. ш., 41°47'09" в. д.	А	Fr	20 (0)	–
37	х. Денисовский; 50°13'55" с. ш., 41°58'13" в. д.	Л, П	Fex + Fr	30 (0)	–
38	х. Каменский; 50°11'57" с. ш., 41°38'47" в. д.	А	Fr	10 (0)	–

Примечание. Типы поселений: г. – город, пос. – посёлок, п.г.т. – посёлок городского типа, с. – село, ст. – станция, х. – хутор. Типы насаждений: Г – городские насаждения, А – автодорожные защитные насаждения, Ж – железнодорожные защитные насаждения, П – полезащитные лесонасаждения, Л – искусственные и естественные леса лесного фонда. Породы деревьев: Fex – *F. excelsior*; Fr – *F. pennsylvanica*. Свидетельства присутствия ЯИУЗ: I – лётные отверстия имаго, П – личинки в ходах под корой, III – погибшие деревья с личиночными ходами, IV – расклёвы коры птицами, «–» – следов не обнаружено.

При дистанционном обследовании косвенными признаками заражения деревьев служили ажурность крон, усыхание отдельных ветвей и вершин деревьев, развитие корневой поросли и водяных побегов, расклёвы насекомоядными птицами личиночных ходов [Wilson, Rebek, 2005; Волкович, Мозолевская, 2014]. При обнаружении этих признаков и подозрении на наличие поселений *A. planipennis* производили детальное обследование насаждения. В ходе обследования деревья не срубали, осматривали поверхность коры на наличие характерных D-образных лётных отверстий имаго, производили вскрытие коры отдельных деревьев и осмотр их на наличие личинок златки. Видовую принадлежность имаго и личинок определяли по работе Волковича с соавторами [Volkovitch et al., 2019]. Данные по свидетельствам присутствия ЯИУЗ внесены в таблицу. Также в ней отдельной категорией указывается наличие в насаждениях деревьев с расклёвами коры как предположительно заселённых златкой. Однако при отсутствии прямых свидетельств наличия вредителя, его присутствие требует подтверждений.

Результаты

Результаты обследования ясеней в Тамбовской области

Нашими обследованиями ясеней в ноябре – декабре 2021 г. *A. planipennis* была выявлена в юго-западной и центральной части Тамбовской обл., следы златки были отмечены в Жердеевском, Токаревском, Тамбовском, Ржаксинском районах. Значительное повреждение ЯИУЗ отмечено в с. Цветковка (Жердеевский район), где 100% деревьев ясе-

ня пенсильванского усыхают и имеют лётные отверстия златки. Также поселения вредителя обнаружены в окрестностях населённых пунктов Красносвободное и Чичерино, расположенных вдоль федеральной автотрассы Р-22 «Каспий». В последнем локалитете у поражённых деревьев наблюдается усыхание отдельных ветвей, развитие водяных побегов на стволе, что свидетельствует о значительном нарушении транспорта питательных веществ. В Тамбове и Рассказово деревья продолжают оставаться живыми, признаки усыхания и водяные побеги отсутствуют, однако при этом в кронах зафиксированы расклёвы птиц (на высоте не менее 3 м), которые обнаружены более чем у половины обследованных ясеней. Следы заселения деревьев ЯИУЗ не были найдены восточнее автодороги «Каспий» на участке автотрассы Рассказово – Ржакса – Уварово.

Результаты обследования ясеней в Воронежской области

Обследования 2021 г. показали, что златка встречается во всех районах северо-востока и востока области. Нами впервые она была найдена в Терновском, Грибановском, Поворинском, Новохопёрском, Бутурлиновском и Воробьёвском районах и в Борисоглебском городском округе. Ясеневые насаждения западнее линии Братки – Листопадовка – Троицкое – Васильевка – Воробьёвка находятся в плохом состоянии: деревья угнетённые или усыхающие, на стволах на высоте груди и ниже отмечаются лётные отверстия, под корой проходят развитие личинки, проложены многочисленные личиночные ходы. Наиболее сильно повреждены ясени в придорожном

насаждении в окрестностях с. Архангельское (самый западный обследованный локалитет на трассе Р-298). В этом насаждении до 90% деревьев погибло, а остальные деревья ослаблены и имеют сильно разреженную крону. На стволах деревьев имеются многочисленные лётные отверстия. Сильное повреждение ясеня златкой зарегистрировано в ясеневых насаждениях вдоль автотрассы Рамонье – Елань-Колено – Бутурлиновка. Также множество погибающих ясеней отмечено вдоль участка железной дороги Бутурлиновка – Первомайский, окружённой широкой (до 150 м) защитной полосой из ясеня пенсильванского.

Насаждения ясеня пенсильванского, расположенные восточнее указанной линии слабее повреждены златкой, встречаются как здоровые деревья, так и ослабленные с отрастающими водяными побегами, погибших от вредителя деревьев не обнаружено. Доля заселённых ЯИУЗ деревьев ниже (поражено 30–70% деревьев), на высоте груди отмечаются только личиночные ходы, но лётные отверстия отсутствуют. На северо-востоке области (г. Поворино, с. Третьяки) не обнаружено следов повреждения златкой.

Не выявлено следов повреждения ЯИУЗ в лесах с ясенем обыкновенным. Поиски златки в Теллермановском лесу и государственном природном заповеднике «Хопёрский» не увенчались успехом.

Результаты обследования ясеней в Волгоградской области

Нашими обследованиями в ноябре 2021 г. выявлены единичные ходы личинок под корой ясеней около с. Искра Урюпинского района. Обнаруженное местонахождение находится на трассе Бутурлиновка – Урюпинск, вблизи с границей с Воронежской обл. Обследование расположенных восточнее на этой трассе насаждений ясеня не выявило следов ЯИУЗ. Также поселения златки не найдены в насаждениях *F. pennsylvanica* и лесах с участием *F. excelsior* между г. Урюпинском и станцией Усть-Бузулукской. При этом некоторые ясеневые древостои на этом участке (пос. Горный, хутора Россошинский и Денисовский) являются сильно ослабленными,

включают погибшие деревья, а также деревья с разреженной кроной и усыхающими ветвями, однако признаки развития *A. planipennis* и расклёвы птиц отсутствуют. В толще коры ослабленных деревьев были зафиксированы лишь имаго малого ясеневоего лубоеда (*Hylesinus varius* (Fabricius, 1775)).

Обсуждение

Результаты обследований показали, что инвазионный ареал *A. planipennis* продолжает активное расширение на юго-восток. Златка достигла центральных районов Тамбовской обл., практически полностью заселила восточные районы Воронежской обл. и начала проникать в западные районы Волгоградской обл. Самые восточные находки ЯИУЗ в Новохопёрском и Поворинском районах (с. Октябрьское, г. Новохопёрск, с. Пыховка, с. Краснополье) находятся вблизи с границей Волгоградской обл. Это позволяет с большой уверенностью предполагать заселение златкой приграничных ясеневых насаждений Урюпинского и Нехаевского районов. Учитывая высокую адаптивность вида [Sobek et al., 2011; Orlova-Bienkowskaja, Bieńkowski, 2015, 2020], следует ожидать дальнейшего быстрого расширения инвазии в южные и юго-восточные регионы европейской части России.

Важным вопросом является понимание динамики процесса инвазии вредителя и способов его расселения. От центра инвазионного ареала в Москве основными путями распространения *A. planipennis* являются придорожные лесополосы ясеня пенсильванского [Orlova-Bienkowskaja, 2013; Selikhovkin et al., 2017], по которым вредитель расселяется самостоятельно или непреднамеренно распространяется человеком. В США наиболее вероятным способом расселения человеком считается перевозка ЯИУЗ в древесине погибших ясеней (в виде лесоматериалов, дров) за пределы заражённых территорий [Solano et al., 2021] и реже заражённых молодых деревьев и саженцев [Siegert et al., 2015]. Но отмечена и возможность расселения взрослых насекомых на автомобильном [Бак, Маршалл, 2016; Гниненко и др., 2016] или железнодорожном транспорте [Short et al., 2020].

Полученные данные позволяют сделать предположение, что на обследованной территории ЯИУЗ расселяется самостоятельно и с помощью человека. Самостоятельному продвижению вида на восток Воронежской обл. и далее в Волгоградскую обл. благоприятствует широкая встречаемость ясеня пенсильванского в составе придорожных и полезащитных насаждений, в озеленении населённых пунктов. При этом нередко отдельные ясеневые лесополосы соприкасаются друг с другом и образуют непрерывные коридоры вдоль автомобильных и железных дорог или же лесополосы разделены небольшими промежутками, которые имаго вредителя способны преодолеть самостоятельно. В обследованной части Тамбовской обл. ясеневые насаждения встречаются значительно реже, чем в Воронежской и Волгоградской областях, посадки ясеня могут отстоять друг от друга на 5 и более километров. Поэтому большее значение приобретает пассивное расселение человеком, а инвазия может иметь очаговый характер. Подтверждением этому служит наличие ясеневых насаждений без повреждений ЯИУЗ внутри инвазионного ареала (с. Токаревка). Для подтверждения полученных выводов о способах распространения вредителя необходимо дополнительное обследование на северо-западе и севере Тамбовской обл.

Пока остаётся неясным последствие распространения *A. planipennis* для лесов с участием ясеня обыкновенного на юго-востоке ареала. Златка не обнаружена в Теллермановском лесу и в Хопёрском заповеднике. В то же время полевые исследования на различных участках европейского ареала показывают, что ЯИУЗ может заселять ясенё обыкновенный [Орлова-Беньковская, 2013; Мешкова и др., 2021; Volkovitsh et. al., 2021], но данных для прогноза и оценки ущерба пока собрано недостаточно. Логично предположить, что на численность и динамику поселений вида-инвайдера в лесных древостоях с ясенем обыкновенным будет оказывать влияние состояние деревьев и воздействие энтомофагов. При этом данные обследований показывают распространённость ослабленных и усыхающих насаждений ясеня в Воронежской и Волгоградской областях, что связано с деятельностью другого инвазионного организма – возбудите-

ля инфекционного некроза ветвей ясеня аскомицета *Hymenoscyphus fraxineus* [Баранчиков и др., 2016; Musolin et al., 2017]. Последствия совместного воздействия двух опасных инвазионных организмов на ясеневые насаждения будут значительно более тяжёлыми.

Заключение

С учётом полученных данных современная граница распространения ясеневой изумрудной узкотелой златки достигает центральных районов Тамбовской обл., северо-восточных районов Воронежской обл. и северо-западных районов Волгоградской обл. Следует ожидать, что через 2–5 лет златка с высокой вероятностью проникнет в регионы Среднего Поволжья и будет распространяться в юго-западных районах Пензенской и западных районах Саратовской областей.

Дальнейшее распространение вредителя может привести к катастрофическим последствиям для лесных экосистем с участием ясеня на охраняемых территориях, уже находящихся внутри инвазионного ареала (Теллермановский лес, государственный природный заповедник «Хопёрский») или расположенных вблизи его современной границы (государственный природный заповедник «Воронинский», природные парки «Нижнехопёрский» и «Усть-Медведицкий»).

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность Орловой-Беньковской М.Я. (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва), Баранчикову Ю.Н. (Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Красноярск) за предоставление информации о проведённых исследованиях и Егуновой О.Е. (государственный природный заповедник «Хопёрский», Варварино) за предоставленные данные по заповеднику. Также автор признателен рецензентам за тщательное рассмотрение и очень ценные замечания и предложения.

Финансирование

Исследование выполнено за счёт собственных средств 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

- Бак Д.Х., Маршалл Д.М. Пассивное распространение златки автотранспортом как способ расширения её вторичного ареала // В кн.: Ясеновая узкотелая изумрудная златка – распространение и меры защиты в США и России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2016. С. 62–66.
- Баранчиков Ю.Н., Вавин В.С., Серая Л.Г., Тунякин В.Д. Ясеновая узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Vuprestidae) обнаружена в насаждениях Каменно-Степного опытного лесничества // В кн.: X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 1. Насекомые и прочие беспозвоночные животные. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г. / Под редакцией Д.Л. Мусолина и А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2018. С. 127.
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Звягинцев В.Б., Серая Л.Г. Ясеновая узкотелая златка в Москве: дендрохронологическая реконструкция хода инвазии // В кн.: Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием). М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 23–24.
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Звягинцев В.Б., Серая Л.Г., Ярук А.В. На запад поехал один из них, а на восток – другой? Инвазийные дальневосточные консументы ясеня в европейской части России // В кн.: Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Красноярск, 19–23 сентября 2016 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. С. 27–28.
- Баранчиков Ю.Н., Серая Л.Г., Гринаш М.Н. Все виды европейских ясеней неустойчивы к узкотелой златке *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Vuprestidae) – дальневосточному инвадиду // Сибирский лесной журнал. 2014. № 6. С. 80–85.
- Баранчиков Ю.Н., Серая Л.Г., Демидко Д.А. Инвазийный вредитель ясеней златка *Agrilus planipennis* Fairmaire на южной границе своего вторичного ареала // В кн.: Современная лесная наука: проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской научно-практической конференции 20–22 декабря 2017 г. Воронеж: Истоки, 2017. С. 149–153.
- Власов Д.В. Ярославский «анклав» вторичного ареала ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Coleoptera: Vuprestidae) // В кн.: Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 111–112. doi:10.21266/SPVFTU.2020.КАТАЕВ
- Волкович М.Г., Мозолевская Е.Г. Десятилетний «юбилей» инвазии ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Coleoptera: Vuprestidae) в России – итоги и перспективы // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 8–19, 268–269.
- Володькина О.А., Володькин А.А. Ясень обыкновенный – компонент сохранения биологического разнообразия лесов // В кн.: Рациональное природопользование и биоразнообразие экосистем. Пенза: РИО ПГАУ, 2020. С. 20–42.
- Гниненко Ю.И., Клюкин М.С., Хегай И.В. Скорость распространения ясеневой узкотелой изумрудной златки в России // В кн.: Ясеновая узкотелая изумрудная златка – распространение и меры защиты в США и России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2016. С. 57–62.
- Мешкова В.Л., Кучерявенко Т.В., Скрыльник Ю.Е., Зинченко О.В., Борисенко А.И. Начало расселения *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Vuprestidae) на территории Украины // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 236. С. 163–184. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.163-184
- Орлова-Беньковская М.Я. Резкое расширение ареала инвазивного вредителя ясеня, *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera, Vuprestidae), в европейской части России // Энтомологическое обозрение. 2013. Т. 92, вып. 4. С. 710–715.
- Baranchikov Y., Mozolevskaya E., Yurchenko G., & Kenis M. Occurrence of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* in Russia and its potential impact on European forestry // EPPO Bulletin. 2008. Vol. 38. No. 2. P. 233–238. doi:10.1111/j.1365-2338.2008.01210.x
- Drovalenko A.N., Orlova-Bienkowskaja M.J., Bieńkowski A.O. Record of the Emerald Ash Borer (*Agrilus planipennis*) in Ukraine is Confirmed // Insects. 2019. Vol. 10. No. 10:338. P. 1–3. doi:10.3390/insects10100338
- Emerald Ash Borer Informative Network // (<http://www.emeraldashborer.info>). Проверено 5.11.2021.
- Herms D.A., McCullough D.G. Emerald Ash Borer Invasion of North America: History, Biology, Ecology, Impacts, and Management // Annual Review of Entomology. 2014. Vol. 59. No. 1. P. 13–30. doi:10.1146/annurev-ent-011613-162051
- Musolin D.L., Selikhovkin A.V., Shabunin D.A., Zviagintsev V.B., Baranchikov Y.N. Between Ash Dieback and Emerald Ash Borer: Two Asian Invaders in Russia and the Future of Ash in Europe // Baltic Forestry. 2017. Vol. 23. No. 1. P. 316–333.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding // Biological Invasions. 2013. Vol. 16. No. 7. P. 1345–1349. doi:10.1007/s10530-013-0579-8

- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bieńkowski A.O. The life cycle of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* in European Russia and comparisons with its life cycles in Asia and North America // *Agricultural and Forest Entomology*. 2015. Vol. 18. No. 2. P. 182–188. doi:10.1111/afe.12140
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bieńkowski A.O. Minimum Winter Temperature as a Limiting Factor of the Potential Spread of *Agrilus planipennis*, an Alien Pest of Ash Trees, in Europe // *Insects*. 2020. Vol. 11. No. 4:258. P. 1–11. doi:10.3390/insects11040258
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bieńkowski A.O. Low Heat Availability Could Limit the Potential Spread of the Emerald Ash Borer to Northern Europe (Prognosis Based on Growing Degree Days per Year) // *Insects*. 2022. Vol. 13. No. 1:52. P.1–11. <https://doi.org/10.3390/insects13010052>
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Drozvalenko A.N., Zabaluev I.A., Sazhnev A.S., Peregudova E.Y., Mazurov S.G., Komarov E.V., Struchaev V.V., Martynov V.V., Nikulina, T.V., Bieńkowski A.O. Current range of *Agrilus planipennis* Fairmaire, an alien pest of ash trees, in European Russia and Ukraine // *Ann. For. Sci.* 2020. Vol. 77. P. 1–14.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Volkovitsh M.G. Are native ranges of the most destructive invasive pests well known? A case study of the native range of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae). // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 1275–1286.
- Selikhovkin A.V., Popovichev B.G., Mandelshtam M.Y., Vasaitis R., Musolin D.L. The frontline of invasion: the current northern limit of the invasive range of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae), in European Russia // *Baltic Forestry*. 2017. Vol. 23. P. 309–315.
- Semizer-Cuming D., Krutovsky K.V., Baranchikov Y.N., Kjær E.D., Williams C.G. Saving the world's ash forests calls for international cooperation now // *Nature Ecology & Evolution*. 2018. Vol. 3. No. 2. P. 141–144. doi:10.1038/s41559-018-0761-6
- Short M.T., Chase K.D., Feeley T.E., Kees A.M., Wittman J.T., Aukema B.H. Rail transport as a vector of emerald ash borer // *Agricultural and Forest Entomology*. 2020. Vol. 22. P. 92–97. DOI: 10.1111/afe.12360
- Siegert N.W., Mercader R.J., McCullough D.G. Spread and dispersal of emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae): estimating the spatial dynamics of a difficult-to-detect invasive forest pest // *Canadian Entomologist*. 2015. Vol. 147. P. 338–348.
- Sobek S., Rajamohan A., Dillon D., Cumming R.C., Sinclair B.J. High temperature tolerance and thermal plasticity in emerald ash borer *Agrilus planipennis* // *Agricultural and Forest Entomology*. 2011. Vol. 13. No. 3. P. 333–340. doi:10.1111/j.1461-9563.2011.00523.x
- Solano A., Rodriguez S.L., Greenwood L., Dodds K.J., Coyle D.R., Firewood Transport as a Vector of Forest Pest Dispersal in North America: A Scoping Review // *Journal of Economic Entomology*. 2021. Vol. 114. Iss. 1. P. 14–23. 10.1093/jee/toaa278.
- Valenta V., Moser D., Kapeller S., Essl F. A new forest pest in Europe: a review of Emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) invasion // *Journal of Applied Entomology*. 2016. Vol. 141. No. 7. P. 507–526. doi:10.1111/jen.12369
- Volkovitsh M.G., Orlova-Bienkowskaja M.J., Kovalev A.V., Bieńkowski A.O. An illustrated guide to distinguish emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) from its congeners in Europe // *Forestry*. 2019. P. 1–10. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz024>
- Volkovitsh M.G., Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.J. Emerald Ash Borer Approaches the Borders of the European Union and Kazakhstan and Is Confirmed to Infest European Ash // *Forests*. 2021. Vol. 12. No. 6. P. 691. <https://doi.org/10.3390/f12060691>
- Wang X.-Y., Yang Z.-Q., Gould J.R., Zhang Y.-N., Liu G.-J., & Liu E. The Biology and Ecology of the Emerald Ash Borer, *Agrilus planipennis*, in China // *Journal of Insect Science*. 2010. Vol. 10. No. 128. P. 1–23. doi:10.1673/031.010.12801
- Wilson M., Rebek E. Signs and Symptoms of the Emerald Ash Borer. Extension Bulletin E-2938. Michigan State University Extension. 2005. // (<http://www.emerald-dashborer.info/documents/E-2938.pdf>). Проверено 5.11.2021

NEW DATA ON THE SOUTHEASTERN BORDER OF THE INVASIVE RANGE OF *AGRILUS PLANIPENNIS* (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

© 2022 Volodchenko A.N.

Balashov Institute of Saratov State University, Balashov, 412300, Russia;
e-mail: kimixla@mail.ru

The emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, which is native to East Asia, is a highly destructive pest of ash trees (*Fraxinus* sp.) in European Russia and North America. This quarantine species is currently spreading in the European part of Russia and in the east of Ukraine. The purpose of this study is to determine the distribution of the species in the south-east of the main part of the invasive range. The material is collected in the Tambov, Voronezh and Volgograd regions of the European part of Russia in 2021. The pest has spread to the central areas of the Tambov region, has almost completely populated the Voronezh region and has penetrated into the north-western part of the Volgograd region. Findings of *Agrilus planipennis* have shown that the invader continues to spread to the southeast of the European part of Russia. *Agrilus planipennis* is already located in the immediate vicinity of the regions of the European part of Russia, in which the common ash occupies the largest share in the forest fund. Further expansion will cause significant ecological and economic damage.

Key words: emerald ash borer, EAB, *Fraxinus* sp., alien species, invasive pest, range expansion, southeast of the European part of Russia.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ И ЧУЖЕРОДНЫХ КОПЕПОД (CRUSTACEA, COPEPODA) В ПЛАНКТОНЕ ВОДОЁМОВ БАССЕЙНА РЕКИ ДОН

© 2022 Лазарева В.И.

ФГУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук;
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, 152742, Россия
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 31.03.2021. После доработки 04.07.2022. Принята к публикации 06.08.2022

В 2018–2019 гг. изучен зоопланктон р. Дон от истока до дельты, включая Цимлянское водохранилище, судоходного канала Волга – Дон и верхней части Таганрогского залива Азовского моря. В бассейне р. Дон установлены местообитания двух понто-каспийских видов копепод (*Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*), а также трёх чужеродных видов: средиземноморской копеподы *Calanipeda aquaedulcis*, представителя неритической зоны океана *Acartia (Acanthacartia) tonsa* и восточно-азиатского эвригалинного *Thermocyclops taihokuensis*. Впервые выявлены находки *T. taihokuensis* в р. Дон выше и ниже Цимлянского водохранилища, а также в водоёмах Волго-Донского канала. Показано, что в бассейне р. Дон и Таганрогском заливе Азовского моря обитает понто-каспийская *Eurytemora caspica*. Европейская копепода *E. affinis*, которую ранее регистрировали в регионе, в обследованных участках бассейна не обнаружена. Наибольшей встречаемостью (>80% проб) характеризовались понто-каспийские виды и *Calanipeda aquaedulcis*. Максимальной численности (>100 тыс. экз./м³) достигал недавний вселенец *Thermocyclops taihokuensis*. На примере Цимлянского водохранилища выявлено, что способом расселения понто-каспийских и чужеродных видов в бассейне р. Дон могут быть масштабные работы по интродукции планктонных и донных беспозвоночных, проводившиеся в 1950–1970-х гг. в целях улучшения кормовой базы ценных видов рыб. Обсуждаются история расселения изученных видов копепод и их популяционные характеристики.

Ключевые слова: бассейн реки Дон, понто-каспийские виды, чужеродные виды, *Eurytemora caspica*, *Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis*, *Acartia tonsa*, распределение, обилие, популяционные характеристики.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-79-98

Введение

Река Дон представляет часть важнейшего для Европейской России черноморско-каспийско-волжского транзитного пути (инвазионного коридора) расселения водных организмов с юга на север, вектором которого является преимущественно судоходство [Slyn'ko et al., 2002; Слынько, Терещенко, 2014]. Устьевая система р. Дон (Таганрогский залив и дельта) из-за особенностей режима солёности и интенсивного судоходства служит «акклиматизационной камерой» для потенциально эвригалинных видов и «воротами», через которые они колонизируют воды рек или распространяются в широтном направлении вдоль побережья Азовского и Чёрного морей [Panov et al., 2009]. В настоящее время выделяют два процесса расселения

пonto-каспийских видов: Азово-Каспийский обмен через судоходный канал Волга – Дон и вторжение в Каспийско-Волго-Балтийский водный путь [Son et al., 2020].

Кроме того, в районе Нижнего Дона функционирует сложная система гидротехнических сооружений для ирригации и водоснабжения, связывающая бассейны р. Дон и нескольких других крупных рек (Днепр, Кальмиус, Кубань, Кума и Терек) [Матишов, 2016; Козлов и др., 2021; Фролова, Жук, 2021]. Каналы правобережья р. Дон напорные, вода подаётся на водоразделы рек насосами, частично их водоводы представлены наземными трубопроводами, часть которых выведена из эксплуатации в 2014 г. из-за событий на Украине. В левобережье реки, напротив, преобладают самотёчные ис-

кусственные гидросистемы. Во всех случаях для обеспечения бесперебойной работы водоводов вдоль их трассы построены каскады гидроузлов с водохранилищами и поливными прудами [Матишов, 2016]. Эти водоёмы служат накопителями видов-вселенцев, пунктами их акклимации и отправными точками дальнейшего расселения. Так, в бассейне р. Северский Донец сформирована разветвлённая водохозяйственная система, включающая четыре крупных водохранилища (ёмкостью около 1070 млн м³) многолетнего регулирования стока (Белгородское, Печенежское, Старооскольское, Краснопавловское), а также огромное количество (более 3600) прудов и небольших водохранилищ ёмкостью менее 10 млн м³ [Вишневский, 2003; Сурков, Повалишников, 2021]. Многочисленные озёра и водохранилища расположены вдоль трассы Донского Магистрального, Большого Ставропольского, Невинномысского и Курмо-Манычского каналов, подпитывающих и опресняющих гидросистему р. Маныч [Вода России..., 2021; Козлов и др., 2021].

Басейн р. Дон крайне важен для понимания путей и способов обмена видами с соседними крупными реками Волгой и Днепром. Считают [Son et al., 2020], что мониторинг водных биоинвазий в этом регионе должен быть сконцентрирован на ключевых пунктах акклимации и расселения видов: эстуарных зонах с крупными портами, выпусках каналов и устьях притоков, связывающих каналы с другими речными бассейнами, а также в зоне подогретых вод вблизи Ростовской АЭС.

История расселения понто-каспийских и чужеродных видов копепоид в бассейне р. Дон насчитывает более 70 лет. Так, понто-каспийская *Heteroscope caspia* Sars, 1897 и представители рода *Eurytemora* (в основном *E. velox* (Lilljeborg, 1853)) были обычны в нижнем течении р. Дон ещё до зарегулирования [Шейнин, 1960]. В Цимлянском водохранилище (вдхр.) *Heteroscope caspia* появилась в 1952 г. [Лившиц, 1954]. В 1960–1961 гг. она стала многочисленной и с этого времени начала вытеснять обычных для р. Дон копепоид рода *Eudiptomus* [Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971a]. До 1970-х гг. в Весёловском и Пролетарском водохранилищах системы р. Запад-

ный Маныч *Heteroscope caspia* не обнаруживали [Круглова, 1962, 1972]. В 1970-х гг. этот вид в сравнительно большом количестве регистрировали в наиболее опреснённых участках Пролетарского вдхр. [Вольвич, 1982]. Тогда как копепоид *Eurytemora affinis* s.l. в этих водохранилищах указывали как обычный и многочисленный вид ещё в 1950–1970-х гг. при минерализации воды до 20 г/л [Круглова, 1962, 1972; Вольвич, 1982].

Средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 широко распространена в пресных и солоноватых (до 15‰) водах: реках, озёрах и морях юга Европейской России [Боруцкий и др., 1991; Степаньянц и др., 2015]. В частности, это обычный вид в лиманах Чёрного моря, в Каспийском и Азовском морях. В Северном Каспии и дельте р. Волги *C. aquaedulcis* обитает с начала прошлого века [Чугунов, 1921]. В 1960-х гг. вид проник в Волгоградское вдхр. [Вьюшкова, Гурова, 1968]. С 2017 г. *C. aquaedulcis* стала массовым видом в Средней и Нижней Волге от Куйбышевского вдхр. до дельты [Lazareva, 2018, 2019]. В р. Дон ниже плотины Цимлянской ГЭС, включая дельту, *C. aquaedulcis* стали регулярно находить в 1950-х гг. [Шейнин, 1960]. В Цимлянском вдхр. этот вид обитает с 1959 г. [Гламазда, 1971a, 1974]. В начале 1970-х гг. *C. aquaedulcis* вселили в водохранилища системы р. Маныч для улучшения кормовой базы рыб [Круглова и др., 1976]. Здесь вид успешно натурализовался, а с 1975 г. вошёл в состав доминантов зоопланктона [Вольвич, 1982].

Копепода *Acartia (Acanthacartia) tonsa* Dana, 1849 является представителем комплекса фауны неритической зоны западной Атлантики, Индийского и Тихого океанов [Gubanova, 2000]. В 1970-х гг. она заселила Чёрное море, а в 2000 г. обнаружена в Азовском море [Belmonte et al., 1994; Gubanova, 2000; Прусова и др., 2002]. С 2003 г. *A. tonsa* встречается в Азовском море фактически повсеместно, в том числе в Таганрогском заливе, за исключением его наиболее опреснённых участков (солёность <2.5‰) в дельте р. Дон [Поважный, 2009; Селифонова, 2013]. В период максимального развития (июнь – июль) численность популяции *A. tonsa* в заливе до-

стигает 36–38 тыс. экз./м³ (более 80% обилия копепод) [Селифонова, 2013; Матишов и др., 2015]. В начале 1980-х гг. данный вид вселился в Каспий [Прусова и др., 2002]. В 2010-х гг. в Северном Каспии в июле и сентябре *A. tonsa* достигала >25 тыс. экз./м³ (>70% численности зоопланктона), в Среднем Каспии – до 9 тыс. экз./м³ (>45% обилия зоопланктона) [Krupa et al., 2015].

Основной ареал *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) охватывает Центральную и Восточную Азию [Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Guo, 1999; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016]. Вид также известен из Казахстана и Узбекистана [Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Monchenko, 2008; Степаньянц и др., 2015; Калымбетова, 2017]. В 2000-х гг. *T. taihokuensis* обнаружен в Северо-Восточном и Среднем

Каспии [Monchenko, 2008; Шарапова, 2014; Степаньянц и др., 2015]. В бассейн р. Дон вид проник совсем недавно (10 лет назад), впервые он зарегистрирован в Цимлянском вдхр. в 2012 г. [Вехов и др., 2014].

Цель настоящей работы проанализировать распространение двух понто-каспийских и трёх чужеродных видов планктонных копепод в бассейне р. Дон в современный период.

Материал и методы

Район исследований. Река Дон – одна из крупнейших рек Европы (длина 1870 км, бассейн 422 тыс. км²), она берёт начало на севере Среднерусской возвышенности (Тульская обл.) и впадает в Таганрогский залив Азовского моря. Ширина русла реки в верхнем течении менее 150 м, в среднем течении

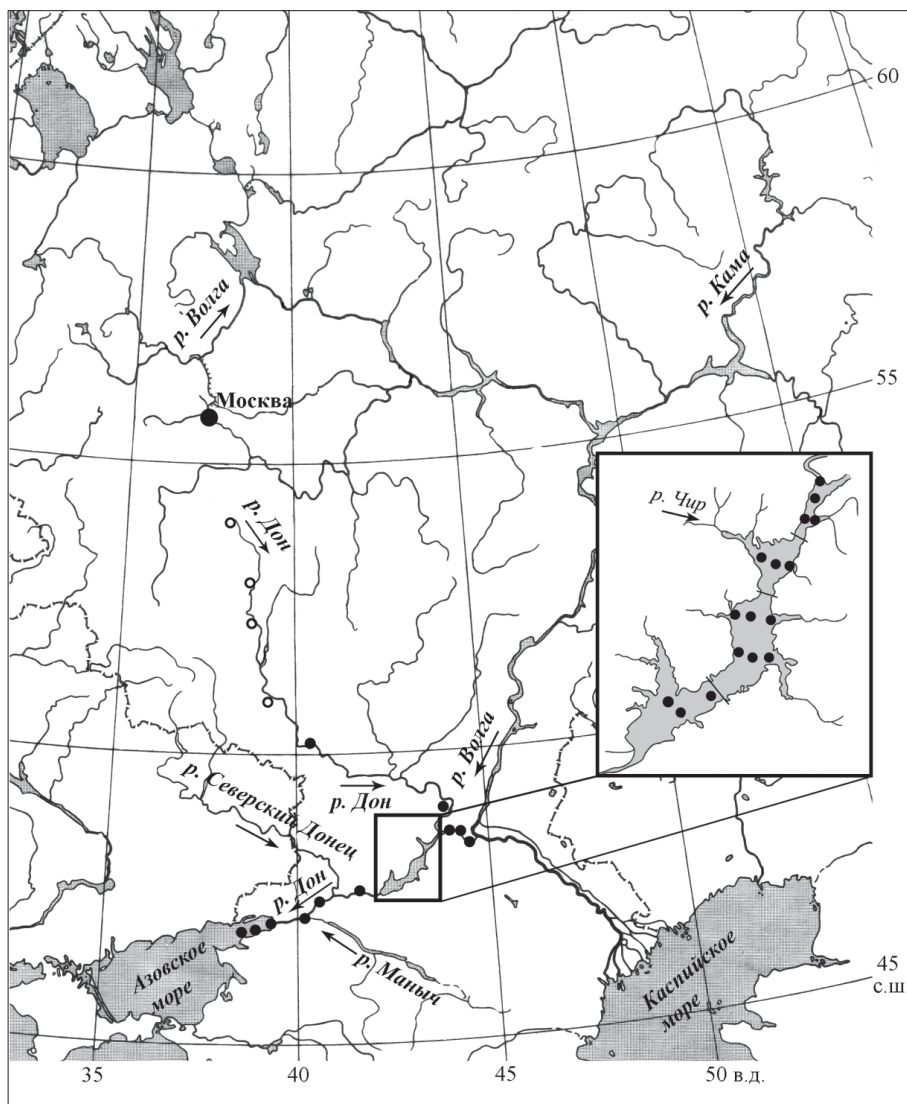


Рис. 1. Точки отбора проб и находок понто-каспийских и чужеродных планктонных копепод в бассейне р. Дон. Чёрные кружки – копеподы обнаружены, светлые кружки – не обнаружены.

ниже г. Воронежа она увеличивается до 350 м [Фролова, Жук, 2021]. Пойма р. Дон ниже Цимлянского вдхр. расширяется до 10–30 км, русло – до 550 м. Здесь расположены множество ответвлений русла (ериков), стариц и озёр. В этом районе р. Дон принимает главные притоки: справа в него впадает р. Северский Донец (длина 1050 км, площадь бассейна – 99 тыс. км²), слева – р. Западный Маныч (длина 420 км, бассейн 48 тыс. км²). От Пролетарского вдхр. до устья р. Маныч доступна для прохода грузовых судов с низкой осадкой [Козлов и др., 2021]. Ниже г. Ростова-на-Дону начинается дельта р. Дон с многочисленными рукавами (длина дельты 38 км, площадь 540 км²). Река судоходна на протяжении 1355 км от Таганрогского залива до г. Лиски.

В среднем течении р. Дон существует единственное на этой реке Цимлянское вдхр. (координаты центра 47°50' с. ш., 42°50' в. д.), заполненное в 1952–1953 гг. (рис. 1). При нормальном подпорном уровне (НПУ, 36 м БС (балтийская система высот)) его площадь 2700 км², средняя глубина 8.8 м, максимальная 30 м, скорость водообмена 1.05 год⁻¹ [Авакян и др., 1987]. Чаша водохранилища образована котловиной с тремя расширениями, приуроченными к устьевым областям рек Чир, Аксай Курмоярский и Цимла; выделяют четыре плёса: Верхний, Чирской, Потёмкинский и Приплотинный [Вехов и др., 2014].

В верхнем участке Цимлянского вдхр. ниже г. Калача расположен вход в судоходный канал Волга – Дон (рис. 1), он построен в 1952 г. Со стороны Волги канал начинается ниже г. Волгограда, по долине р. Сарпа (приток р. Волга) он проходит к водоразделу рек Волги и Дона, затем выходит в долину р. Червлёная (приток р. Дон), на которой системой плотин и шлюзов образованы два небольших водохранилища Варваровское (48°34' с. ш., 44°10' в. д., 26 км²) и Бреславское (48°37' с. ш., 44°06' в. д., 15 км²), далее канал выходит в долину р. Карповка (приток р. Дон) и Карповское вдхр. (48°38' с. ш., 43°40' в. д., 42 км²) [Моруков, 2006]. Канал питается донской водой, которая подаётся тремя насосными станциями на водораздел в Варваровское вдхр., откуда самотёком стекает в Волгу. Карповское и Бреславское водохранилища сравнительно

мелководны (средняя глубина менее 4 м), в Варваровском средняя глубина (7.8 м) близка к таковой в Цимлянском вдхр. [Авакян и др., 1987].

Цимлянское вдхр. по уровню развития фитопланктона (до 50 мг/л) характеризуют как гипертрофное [Вехов и др., 2014; Минеева и др., 2020]. Водохранилища канала Волга – Дон также относятся к высокопродуктивным экосистемам, однако сведения об их современном трофическом статусе в литературе отсутствуют. Нижний Дон относят к нарушенным, сильно техногенно загрязнённым, а в последние годы ещё и осолонённым экосистемам [Матишов и др., 2016, 2018].

Отбор и лабораторный анализ проб. В конце августа – начале сентября 2018 г. обследована акватория Цимлянского вдхр. (16 станций), а также три небольших водохранилища канала Волга – Дон (4 станции) (рис. 1). В начале октября 2019 г. изучен зоопланктон р. Дон от истока до дельты (12 станций).

На водохранилищах ракообразных учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с ячейей 74 мкм, облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоёма. В р. Дон пробы отбирали в прибрежье (глубина 1–2 м) мерным ведром с последующей концентрацией планктона через сито с ячейей 74 мкм, фильтровали 100 л воды. Все сборы фиксировали 4%-м формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию копепод проводили с использованием работ [Монченко, 1974; Боруцкий и др., 1991; Guo, 1999; Прусова и др., 2002; Monchenko, 2008; Sukhikh, Alekseev, 2013; Степаньянц и др., 2015; Dela Paz et al., 2016].

В пробах определяли общую численность вселенцев, размеры половозрелых рачков, соотношение полов и плодовитость самок. Численность приведена с учётом копеподитов и науплиусов, количество которых принимали пропорциональным обилию взрослых особей данных видов, обнаруженных в пробе. Длину тела рачков измеряли с помощью окулярного микрометра 50/10 мм Stemi при увеличении 25–50х. Фотографии выполнены камерой

AxiоCam MRc5 (микроскоп StereoDiscovery V.12) при увеличении 60х, а также NikonDS-Fi1 (микроскоп Nikon Eclipse 80i) при увеличении 20–60х.

Результаты исследования

Распространение и распределение обилия. В бассейне р. Дон обнаружены два понто-каспийских вида (*Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013), один средиземноморский (*Calanipeda aquaedulcis*), один из неритической зоны западной Атлантики, Индийского и Тихого океанов (*Acartia tonsa*) и один восточноазиатский эвригалинный (*Thermocyclops taihokuensis*). Большин-

ство вселенцев относились к Calanoida, только один вид (*T. taihokuensis*) – к Cyclopoidea. Указанные виды обнаружены на глубинах от 1 до 18 м при температуре воды в августе 21–23 °С и в октябре при 14–16 °С (табл. 1).

Понто-каспийские копеподы и *Calanipeda aquaedulcis* обитали в водоёмах Волго-Донского канала и р. Дон от г. Калача до верхней части её эстуария (Таганрогский залив Азовского моря) (табл. 1), встречаемость всех трёх видов была очень высокой (80–86% проб). Для *Thermocyclops taihokuensis* она составляла 64% проб и была максимальной в Цимлянском вдхр. (76% проб). Этот вид дальше других проникал вверх по р. Дон, в небольшом

Таблица 1. Характеристики местообитаний понто-каспийских и чужеродных видов копепод в бассейне р. Дон в 2018–2019 гг.

Станция	Координаты, с. ш., в. д.	Глубина, м	T _{воды} , °С	Вид	Авандельта, км
р. Дон выше водохранилища					
р. Дон у с. Казанская	49°47.340', 41°08.262'	1	14	<i>T. taihokuensis</i>	770
Канал Волга – Дон					
Варваровское вдхр.	48°29.460', 44°13.565'	8–12	23	<i>C. aquaedulcis</i> , <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	500
Бреславское вдхр.	48°36.565', 44°05.919'	6–8	22	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	490
Карповское вдхр.	48°38.177', 43°40.205'	5	23	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	460
Цимлянское вдхр.					
Верхний участок	48°37.196', 43°31.801'	1–7	14–23	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	445
Чирской участок	48°22.766', 43°10.294'	1–9	21–22	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	410
Потёмкинский участок	47°52.480', 42°54.038'	3–12	21–22	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	350
Приплотинный участок	47°43.071', 42°22.419'	11–18	22	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	290
р. Дон ниже водохранилища					
р. Дон у пос. Константиновск	47°33.924', 41°07.854'	2	16	<i>C. aquaedulcis</i> , <i>H. caspia</i> <i>E. caspica</i>	190
р. Дон у пос. Семикаракорск	47°32.346', 40°48.870'	2	16	<i>C. aquaedulcis</i> , <i>H. caspia</i> <i>E. caspica</i>	155
Устьевая область р. Маныч	47°14.904', 40°15.342'	1	14	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	90
Дельта р. Дон ниже порта г. Азов (левый берег)	47°07.632', 39°22.584'	2	16	<i>C. aquaedulcis</i> , <i>H. caspia</i> <i>E. caspica</i>	16
Авандельта р. Дон у с. Займо-Обрыв (левый берег)	47°01.974', 39°18.192'	1	15	<i>T. taihokuensis</i> , <i>C. aquaedulcis</i> <i>H. caspia</i> , <i>E. caspica</i>	0
Таганрогский залив у с. Чумбур-Коса (левый берег)	46°57.336', 38°55.236'	1	15	<i>C. aquaedulcis</i> , <i>E. caspica</i> <i>A. tonsa</i>	–30

Примечание. T_{воды} – температура воды. Авандельта – расстояние до станции от авандельты р. Дон, км.

количестве (менее 30 экз./м³) он зарегистрирован у станицы Казанская (49°47' с. ш.) – это на 240 км выше зоны выклинивания подпора Цимлянского вдхр. Однако он отсутствовал в Варваровском вдхр. – самом восточном и ближнем к р. Волга в системе канала Волга – Дон (табл. 1). В дельте р. Дон *T. taihokuensis* тоже обнаружен (350 экз./м³), но не найден в верхней (восточной) части Таганрогского залива. Копепода *Acartia tonsa* зарегистрирована в сравнительно большом количестве (более 10 тыс. экз./м³) у левого (южного) берега Таганрогского залива вблизи с. Чумбур-Коса (табл. 1).

Наибольшую численность всех видов, за исключением *Acartia tonsa*, регистрировали в разных участках водохранилищ на расстоянии 290–490 км от авандельты р. Дон (рис. 2). Так, *Thermocyclops taihokuensis* был многочислен (140–170 тыс. экз./м³) в Верхнем и Чирском участках Цимлянского вдхр., *Heterocope caspia* достигала 20–50 тыс. экз./м³ в Потёмкинском и Приплотинном участках этого водохранилища, а также в Бреславском вдхр. Почти 50 тыс. экз./м³ формировала *Calanipeda aquaedulcis* в Приплотинном участке Цимлянского вдхр. Обилие *Eurytemora caspica* было максимально

(18 тыс. экз./м³) в Карповском вдхр. В р. Дон ниже плотины Цимлянской ГЭС заметную численность образовывали только *Calanipeda aquaedulcis* (до 6 тыс. экз./м³) и *Eurytemora caspica* (до 4 тыс. экз./м³).

На большинстве участков обитали совместно 3–4 вида вселенцев (рис. 3). В водохранилищах наибольший вклад (более 40%) в их общую численность вносили *Thermocyclops taihokuensis*, *Heterocope caspia* и *Calanipeda aquaedulcis*. В реке от плотины Цимлянской ГЭС до дельты преобладала (более 50% численности вселенцев) *C. aquaedulcis*, в авандельте – *Eurytemora caspica* (более 50%), а в Таганрогском заливе – *Acartia tonsa* (более 70%).

Характеристики видов копепод.
Eurytemora caspica – самая мелкая среди понто-каспийских копепод, обитающих в бассейне р. Дон. Длина тела половозрелых самок в реке ниже Цимлянского вдхр. достигала 1.3 мм (среднее 1.0±0.04 мм), самцов – 1.1 мм (среднее 0.9±0.02 мм). Сравнительно крупные особи (самки до 1.2 мм, самцы до 1.1 мм) отмечены также в Волго-Донском канале (табл. 2). В Цимлянском вдхр. количество самок было почти вдвое больше, чем самцов, в водоёмах канала Волга – Дон соотношение

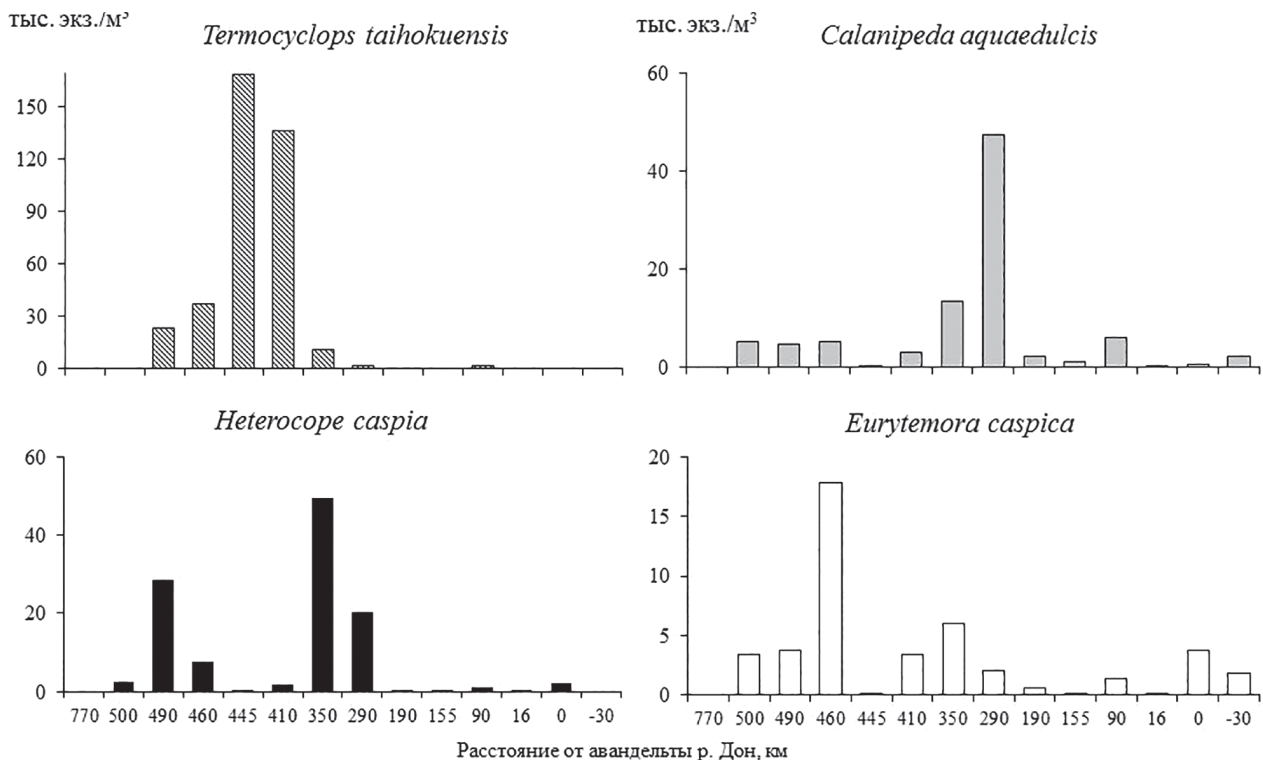


Рис. 2. Численность копепод в бассейне р. Дон на разном удалении от авандельты.

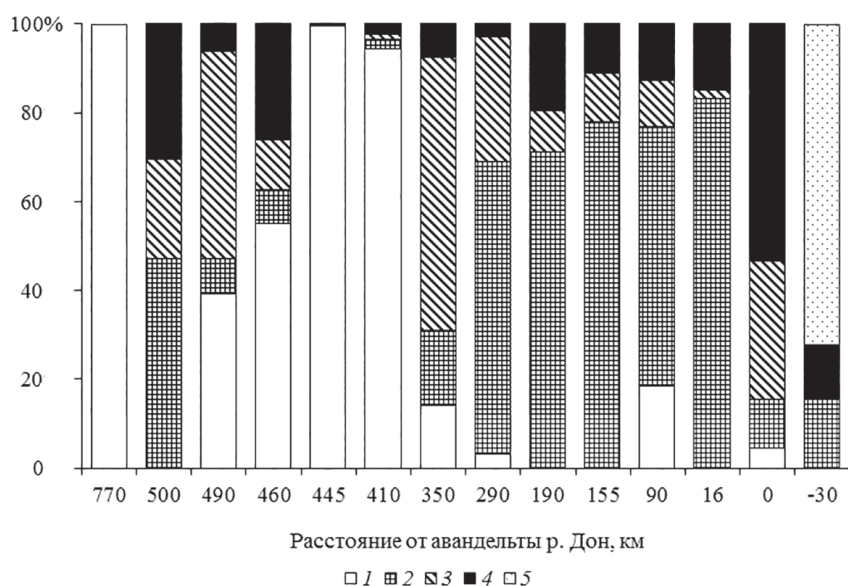


Рис. 3. Соотношение обилия исследованных копепод в разных участках бассейна р. Дон. 1 – *Thermocyclops taihokuensis*, 2 – *Calanipeda aquaedulcis*, 3 – *Heterocope caspia*, 4 – *Eurytemora caspica*, 5 – *Acartia tonsa*.

полов было близким к 1:1, в речном участке преобладали самцы. Максимальная индивидуальная плодовитость *E. caspica* (в среднем 23 ± 1.4 , максимально до 35 яиц в яйцевом мешке) зарегистрирована в Цимлянском вдхр. Крайне низкой (1–6 яиц на самку) была плодовитость вида в р. Дон ниже Цимлянского вдхр. Вероятно, это определялось сочетанием высокой скорости течения и недостатка пищи. Фотографии рачков и описание их определительных признаков приведены в работах [Sukhikh, Alekseev, 2013; Lazareva, 2019].

Heterocope caspia наиболее крупный вид копепод в бассейне р. Дон. Длина тела взрослых самок составляла 1.4–1.6 мм, самцов 1.3–1.4 мм, наибольшие размеры тела рачков зарегистрированы в Цимлянском вдхр. (табл. 3). В реке ниже водохранилища обнаружены преимущественно копеподиты *H. caspia*. Соотношение полов повсюду было близко к 1:1. Индивидуальная плодовитость этого вида сильно варьировала, среднее (19 ± 1.8 яиц на самку) и максимальное значение (до 37 яиц на самку) были наибольшими в Цимлянском вдхр. Фотографии рачков и их определитель-

Таблица 2. Некоторые характеристики *Eurytemora caspica* из разных участков бассейна р. Дон в августе – октябре 2018–2019 гг.

№	Показатель	Участок			
		1	2	3	4
1	Численность, тыс. экз./м ³	0.1–17.9	3.1–17.9	0.2–1.3	0.1–3.8
2	Длина тела ♀, мкм	972 ± 16 720–1160	995 ± 16 880–1080	1000 ± 36 800–1160	1037 ± 23 960–1280
3	Длина тела ♂, мкм	951 ± 7 840–1120	935 ± 18 840–1040	923 ± 15 880–1160	953 ± 15 920–1040
4	Плодовитость, яиц/♀	16 ± 1.2 6–40	23 ± 1.4 14–35	2 ± 0.4 1–4	4 ± 0.6 2–6
5	♀/♂	0.9	1.7	0.6	1.2
7	n	112	35	24	26

Примечание. Участки: 1 – Цимлянское вдхр., 2 – канал Волга – Дон, 3 – р. Дон ниже Цимлянского вдхр., 4 – дельта р. Дон. Здесь и в таблицах 3–6: ♀/♂ – соотношение количества самок и самцов в популяции, n – количество особей, использованных для популяционного анализа. Здесь и в таблицах 3–5: для показателя 1 приведены минимум и максимум, для показателей 2–4: над чертой – среднее с его ошибкой, под чертой – минимум и максимум.

Таблица 3. Некоторые характеристики *Heteroscope caspia* из разных участков бассейна р. Дон в августе – октябре 2018–2019 гг.

№	Показатель	Участок	
		1	2
1	Численность, тыс. экз./м ³	0.1–128.3	1.0–28.6
2	Длина тела ♀, мкм	$\frac{1453 \pm 22}{1200-1640}$	$\frac{1360 \pm 22}{1200-1400}$
3	Длина тела ♂, мкм	$\frac{1317 \pm 8}{1280-1400}$	$\frac{1219 \pm 19}{1120-1280}$
4	Плодовитость, яиц/♀	$\frac{19 \pm 1.8}{6-37}$	$\frac{13 \pm 4.4}{3-24}$
5	♀/♂	1.3	1.0
7	n	82	23

Примечание. Участки: 1 – Цимлянское вдхр., 2 – канал Волга – Дон.

ные признаки приведены в работе [Lazareva, 2019].

Копепода *Calanipeda aquaedulcis* – крупный, хорошо заметный вселенец. Длина тела самок в р. Дон достигала 1.4 мм, самцов – 1.2 мм. Размеры взрослых особей вида почти не изменялись от участка к участку, соотношение полов было повсеместно близко к 1:1 (табл. 4). В конце лета *C. aquaedulcis* активно размножалась, самки несли до 23 яиц, наибольшая индивидуальная плодовитость (в среднем 19 ± 0.8 яиц на самку) наблюдалась в водоёмах Волго-Донского канала. В реке ниже Цимлянского вдхр. яйценосные самки отсутствовали, популяция была представлена в основном копеподитами. Фотографии рачков и описание их определительных признаков приведено в работах [Lazareva, 2018, 2019].

Габитус копеподы *Thermocyclops taihokuensis* заметно отличался от такового представителей рода, обычных в водоёмах бассейна р. Дон: *T. oithonoides* (Sars, 1863) и *T. crassus* (Fischer, 1853). Самки *T. taihokuensis* крупнее и массивнее, благодаря чему хорошо заметны в пробах зоопланктона. Апикальные щетинки их фурки широко расставлены, центральные из них S-образно изогнуты (рис. 4а). Боковая щетинка заметно сдвинута на спинную сторону фуркальных ветвей и расположена в нижней трети их длины. Яйцевые мешки самок длинные и плотно прижаты к абдомену. Боковые ветви семяприёмника самки удлинённые с сильно изогнутыми боковыми краями (рис. 2б). Внутренний шип дистального членика эндоподита четвёртой пары ног прямой и мощный, вооружён крепкими

Таблица 4. Некоторые характеристики *Calanipeda aquaedulcis* из разных участков бассейна р. Дон в августе – октябре 2018–2019 гг.

№	Показатель	Участок	
		1	2
1	Численность, тыс. экз./м ³	0.1–91.8	4.8–6.0
2	Длина тела ♀, мкм	$\frac{1267 \pm 12}{1080-1400}$	$\frac{1268 \pm 22}{1200-1360}$
3	Длина тела ♂, мкм	$\frac{1093 \pm 18}{960-1160}$	$\frac{1025 \pm 18}{920-1080}$
4	Плодовитость, яиц/♀	$\frac{15 \pm 0.5}{12-23}$	$\frac{19 \pm 0.8}{17-22}$
5	♀/♂	1.1	1.0
7	n	74	16

Примечание. Участки: 1 – Цимлянское вдхр., 2 – канал Волга – Дон.

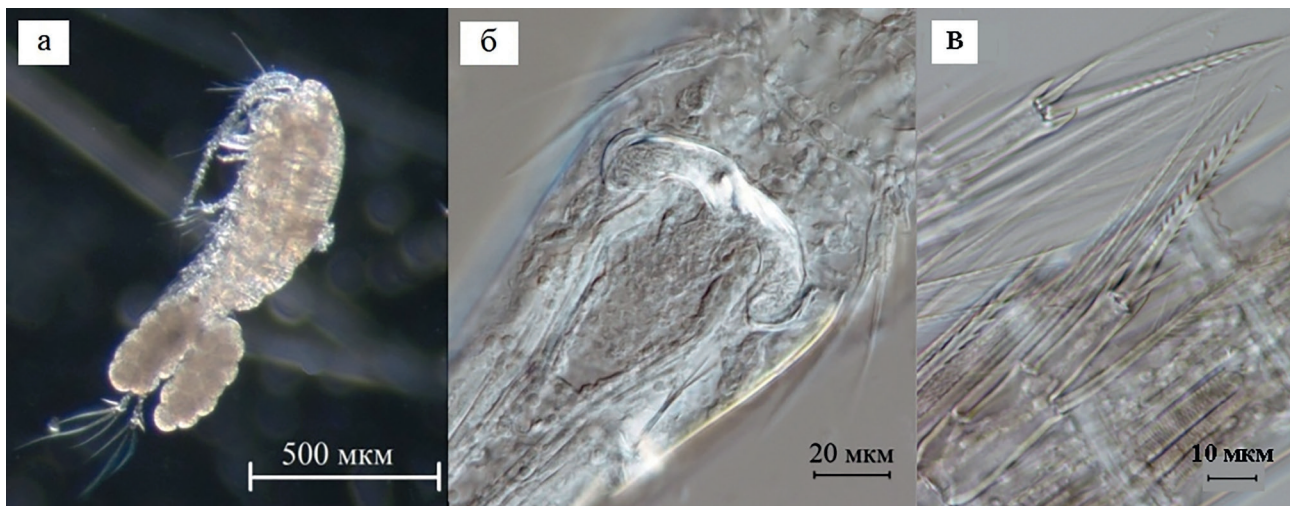


Рис. 4. Строение тела самки *Thermocyclops taihokuensis*. а – общий вид яйценосной самки, б – семяприёмник, в – дистальные членики четвёртой пары ног с апикальными шипами [по: Lazareva et al., 2022].

зубцами, симметрично расположенными на обоих его краях (рис. 2в). Одним из отличительных признаков самца являются очень длинные и тонкие центральные апикальные щетинки фурки, концы которых сильно согнуты на брюшную сторону.

Максимальная длина тела самок *T. taihokuensis* достигала 1.2 мм, самцов 0.9 мм, наиболее крупные особи обитали в Цимлянском вдхр. (табл. 5). Соотношение полов варьировало от 1:1 в канале Волга – Дон до 2:1 в дельте р. Дон. Наибольшую индивидуальную плодовитость (в среднем 20 ± 1 , максимум до 36 яиц на самку) регистрировали в Цимлянском вдхр.

Взрослые особи *Acartia tonsa* из эстуария р. Дон характеризовались небольшими

размерами тела, наибольшая длина самок не превышала 1 мм, самцов 0.8 мм (табл. 6). В популяции преобладали самки, которых было почти вдвое больше, чем самцов. О размножении вида свидетельствовало наличие сперматофоров у самок и самцов. Самки *A. tonsa* не вынашивают яйца в яйцевом мешке, а откладывают прямо в воду. Яйца опускаются на дно, что изолирует их от взрослых особей и исключает каннибализм [Stottrup et al., 1986]. Определение плодовитости этого вида возможно только в эксперименте.

Отличительными характеристиками строения тела *A. tonsa* являлись короткий абдомен и укороченные фуркальные ветви. У самки длина фуркальных ветвей немного больше ширины, а у самца они почти круглые (рис.

Таблица 5. Некоторые характеристики *Thermocyclops taihokuensis* из разных участков бассейна р. Дон в августе–октябре 2018–2019 гг.

№	Показатель	Участок		
		1	2	3*
1	Численность, тыс. экз./м ³	4.1–624.8	24.1–30.8	0.4
2	Длина тела ♀, мкм	980 ± 13 760–1160	864 ± 27 800–920	920
3	Длина тела ♂, мкм	758 ± 13 680–880	704 ± 16 680–760	760
4	Плодовитость, яиц/♀	20 ± 1.2 10–36	18 ± 1.4 14–20	26
5	♀/♂	1.5	1.0	2.0
7	n	91	10	3

Примечание. Участки: 1 – Цимлянское вдхр., 2 – канал Волга – Дон, 3 – дельта р. Дон. * – единичные находки вида.

Таблица 6. Некоторые характеристики *Acartia tonsa* из верхней (восточной) части Таганрогского залива в октябре 2019 г.

№	Показатель	Значения
1	Численность, тыс. экз./м ³	10.6*
2	Длина тела ♀, мкм	876±28 680–1000
3	Длина тела ♂, мкм	813±20 720–840
4	♀/♂	1.7
5	n	16

Примечание. Для показателей 2–3: над чертой – среднее с его ошибкой, под чертой – минимум и максимум. * – данные для одной станции, единственная проба.

5б и 5г). Все апикальные щетинки фурки покрыты длинными густыми волосками, которые отсутствовали только на дорзальной щетинке. Пятая пара ног (P5) самок очень маленькая, но хорошо просматривалась при латеральном положении тела. В этом положении на передней поверхности базиподита P5 *A. tonsa* виден бугорок (рис. 5а), который

отсутствует у родственного вида *A. clausi* Giesbrecht, 1889. Удлиненный дистальный членик P5 *A. tonsa* переходит в длинную и тонкую щетинку, в средней части густо покрытую волосками (рис. 5а). Апикальная и латеральная щетинки P5 почти одинаковой длины. От других копепод, перечисленных в настоящей работе, акарцию также можно от-

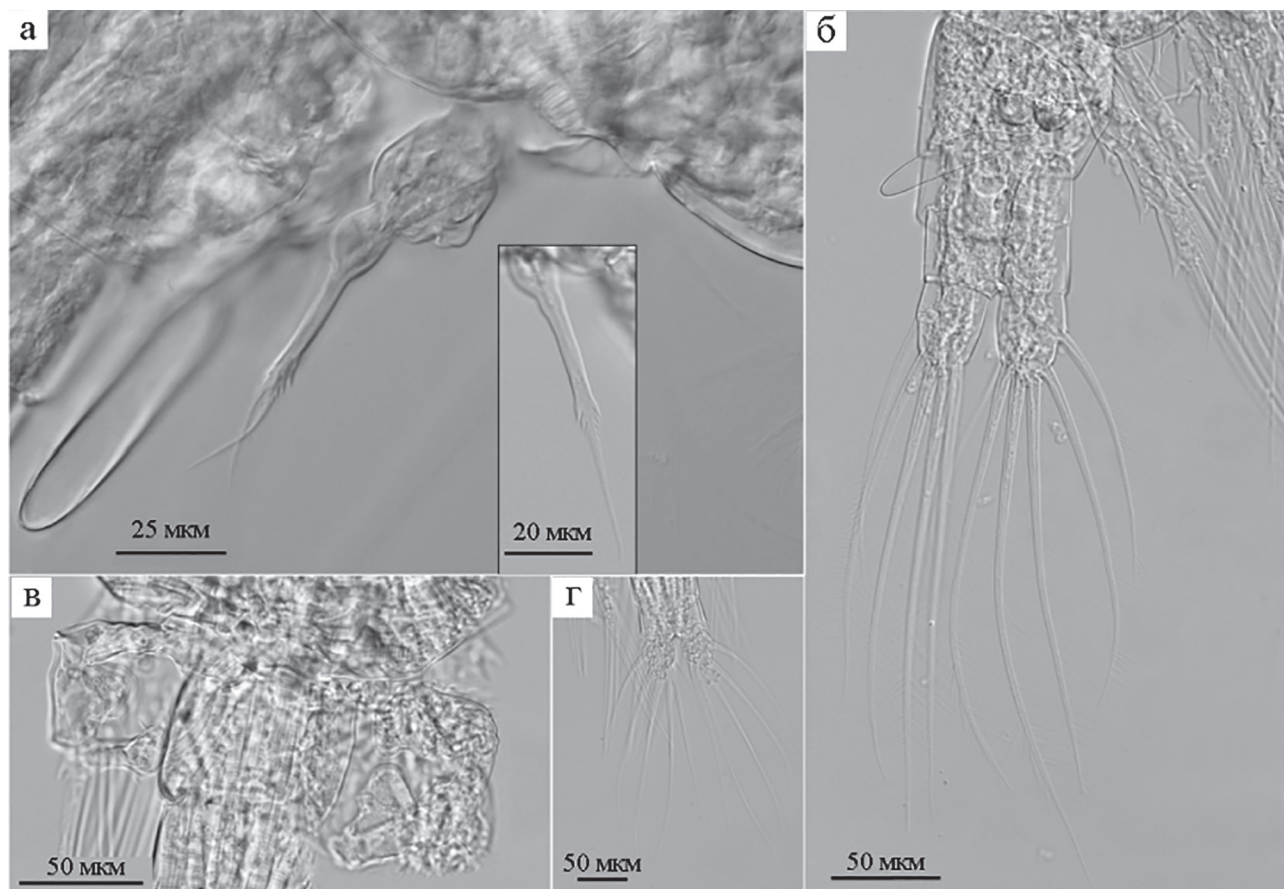


Рис. 5. Строение тела *Acartia tonsa*. а – генитальный сегмент со сперматофором и пятая пара ног (P5) самки в латеральном положении, на врезке апикальная щетинка P5; б – abdomen и вооружение фуркальных ветвей самки в вентральном положении; в – abdomen и P5 самца в дорзальном положении, г – вооружение фуркальных ветвей самца.

личить по форме веера апикальных щетинок фурки (рис. 5б и 5г), строению P5 самца (рис. 5в) и антеннулам с длинными, густо оперёнными щетинками. Подробное описание морфологии *A. tonsa*, рисунки и микрофотографии деталей строения приведены в работах [Belmonte et al., 1994; Прусова и др., 2002].

Существование вселенцев, понто-каспийских и аборигенных видов копепод. В конце лета в Цимлянском вдхр. и всех трёх водохранилищах канала Волга – Дон фактически всю численность копепод формировали вселенцы и понто-каспийские виды. В канале единично отмечали аборигенные виды *Thermocyclops crassus* и *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), а также ещё одного вселенца *Acanthocyclops americanus* (Marshall, 1892). Напротив, в Цимлянском вдхр. *A. americanus* был массовым видом (13–14% обилия ракообразных). Из аборигенных копепод единично зарегистрированы *Thermocyclops crassus* и *Mesocyclops leuckarti* в основном в Верхнем участке водохранилища.

В октябре в р. Дон ниже Цимлянской ГЭС и выше выклинивания подпора водохранилища отмечены отдельные особи двух нативных видов *M. leuckarti* и *Thermocyclops crassus*. В реке выше станицы Казанской вселенцы и понто-каспийские виды отсутствовали, местные копеподы были представлены немногочисленными (суммарно <5 тыс. экз./м³) литоральными формами преимущественно Cyclopoidea: *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *E. macrurus* (Sars, 1863), *E. macruroides* (Lilljeborg, 1901), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853) и *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820). Копеподиты Calanoida *Eurytemora velox* отмечены у левого берега р. Дон вблизи п. Лиски, взрослые особи *Arctodiaptomus wierzejskii* (Richard, 1888) – у станицы Казанская. Таким образом, в большинстве обследованных участков бассейна р. Дон, в том числе во всех водохранилищах, в таксоценозе пелагических копепод в конце лета и осенью по встречаемости и обилию преобладали понто-каспийские и чужеродные виды копепод.

Обсуждение результатов

С учётом литературных данных наибольшее число понто-каспийских и чужеродных видов копепод выявлено в дельте р. Дон (5 ви-

дов), а также Таганрогском заливе на границе с донской дельтой, Цимлянском вдхр., р. Дон ниже водохранилища и водоёмах Волго-Донского канала (по 4 вида в каждом участке) (табл. 7). В 2018–2019 гг. впервые выявлено местообитание копеподы *T. taihokuensis* в четырёх участках за пределами Цимлянского вдхр. Кроме того, установлено, что в бассейне р. Дон и Таганрогском заливе Азовского моря обитает понто-каспийская *Eurytemora caspica*. Европейская копепода *E. affinis* (Porre, 1880), отмеченная в работах [Поважный, 2009; Свистунова и др., 2014; Матишов и др., 2016], в обследованных участках бассейна не обнаружена. Не проверенной остаётся видовая принадлежность представителей рода *Eurytemora* в водоёмах маньчжурской системы. Все четыре вида копепод, населяющие Волго-Донской канал (табл. 7), обитают как в Цимлянском вдхр., так и в р. Волге ниже г. Волгограда [Lazareva, 2019].

Следует отметить высокую численность *Acartia tonsa* в Таганрогском заливе вблизи авандельты р. Дон (табл. 1) и отдельные находки этого вселенца в рукавах дельты [Свистунова и др., 2014]. Отсюда яйца и науплиусы *A. tonsa* могут проникнуть с водоплавающими птицами в водохранилища р. Маныч, расстояние от авандельты до Весёловского и Пролетарского водохранилищ всего 100–200 км. Диапазон оптимальной солёности для данного вида 2–25‰ [Castro-Longoria, 2003; Поважный, 2009; Селифонова, 2013; Krupa et al., 2015]. Минерализация воды в Чограйском и Весёловском водохранилищах составляет 2–3‰, в Пролетарском – 5–20‰, в его центре 35–50‰ [Степаньян, Старцев, 2014]. Можно предположить, что *A. tonsa* в ближайшие 10 лет способна заселить подходящие для неё участки этих водоёмов. Ранее водоёмы р. Маныч освоила *Calanipeda aquaedulcis*, интродуцированная туда в 1970-х гг. [Вольвич, 1982; Степаньян, Старцев, 2014; Матишов и др., 2016]. Она обладает сходными требованиями к солёности воды (0.5–29‰) [Биологические инвазии..., 2004; Селифонова, 2013].

Наряду с такими традиционными векторами биоинвазий, какими являются судоходство и строительство гидротехнических сооружений [Мордухай-Болтовской, 1960; Морду-

Таблица 7. Современное распространение понто-каспийских и чужеродных видов копепод в бассейне р. Дон с учётом собственных и литературных данных

Участок	Понто-каспийские виды		Чужеродные виды			Источник
	<i>Heterocope caspia</i>	<i>Eurytemora caspica</i>	<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	<i>Thermocyclops taihokuensis</i>	<i>Acartia tonsa</i>	
р. Дон выше Цимлянского вдхр.	–	–	–	+	–	[12]
Канал Волга – Дон	+	+	+	+	–	[4]
Цимлянское вдхр.	+	+*	+	+	–	[1, 3, 4]
р. Дон ниже Цимлянско-го вдхр.	+	+*	+	+	–	[6, 12]
р. Северский Донец (водохранилища)	–	–	–	–	–	[5]
р. Северский Донец (нижнее течение)	+	–	+	–	–	[6]
р. Западный Маныч	–	+*	+	–	–	[6, 9, 10]
Дельта р. Дон	+	+*	+	+	+	[2, 12]
Таганрогский залив	+	+*	+	–	+	[7, 8, 11, 12]

Примечание. Источники: 1 – Свистунова, Саяпин, 2010; 2 – Свистунова и др., 2014; 3 – Голоколёнова и др., 2019; 4 – Лазарева, Сабитова, 2021; 5 – Шамова и др., 2014; 6 – Матишов и др., 2016; 7 – Поважный, 2009; 8 – Селифонова, 2013; 9 – Кренёва и др., 2010; 10 – Степаньян, Старцев, 2014; 11 – Матишов и др., 2015; 12 – данные автора. * – в литературных источниках указана *Eurytemora affinis* s.l.

хай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Slyn'ko et al., 2002; Биологические инвазии..., 2004], в бассейне р. Дон большое значение имеет плановая интродукция в 1950–1970-х гг. водных ракообразных в целях улучшения кормовых ресурсов ценных видов рыб. Из планктонных ракообразных намеренно вселяли только *C. aquaedulcis* в Пролетарское и Весёловское водохранилища [Круглова и др., 1976]. Однако из дельты р. Дон в 1951–1956 гг. интродуцировали мизид и корофид в водоёмы маньчжской системы, а в 1955–1958 гг. – мизид в Цимлянское вдхр. [Карпевич, 1975]. С этими донными ракообразными попутно могли занести яйца, науплиусов, а возможно и взрослых особей некоторых копепод. Так, регулярными наблюдениями на Цимлянском вдхр. установлено [Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971а, 1974], что в 1959–1961 гг. фактически сразу после вселения мизид стали многочисленными *C. aquaedulcis* и *Heterocope caspia*.

Донных животных в этот водоём вселяли неоднократно. В частности, в 1958–1965 гг. из Таганрогского залива в Цимлянское вдхр.

интродуцировали полихет и моллюсков [Карпевич, 1975]. Именно в эти сроки или немного позже в водоёме начали расселяться и достигли массового развития понто-каспийские солоноватоводные кладоцеры (*Cornigerius maeoticus* (1961 г.), *Podonevadne trigona ovum* (1966 г.) и *Cercopagis pengoi* (1970 г.) [Гламазда, 1969, 1971а, б]. Их латентные яйца могли попасть сюда из донных отложений, с которыми транспортировали полихет. Представленные примеры указывают на то, что масштабные работы XX в. по искусственному «улучшению» состава и общей продуктивности водоёмов Понто-каспийского бассейна необходимо учитывать при анализе источников и векторов расселения планктонных беспозвоночных. Ниже приведено описание современного распространения (после 2010 г.) в бассейне р. Дон, условий обитания, а также сравнительный анализ характеристик пяти изученных видов копепод.

В настоящее время *Heterocope caspia* образует до 57% численности ракообразных летнего зоопланктона в центральной и юж-

ной части Цимлянского вдхр., а также до 20% в водоёмах Волго-Донского канала [Свистунова, Саяпин, 2010; Голоколенова и др., 2019; Лазарева, Сабитова, 2021]. До поздней осени вид встречается в р. Дон ниже плотины Цимлянской ГЭС (табл. 1). Этот вид зарегистрирован также в нижнем участке р. Северский Донец [Матишов и др., 2016]. Но выше по течению в Белгородском и Старооскольском водохранилищах *H. caspia* не обнаружена [Шмакова и др., 2014]. С 2010-х гг. *H. caspia* не упоминают в составе массовых представителей зоопланктона Манычских водохранилищ, вероятно из-за слишком высокой (до 50 г/л) минерализации воды [Кренёва и др., 2010; Степаньян, Старцев, 2014; Матишов и др., 2016].

В Азовском море *H. caspia* в небольшом количестве обитает преимущественно в опреснённом Таганрогском заливе при <7‰ [Поважный, 2009; Селифонова, 2013]. Она может жить в пресной воде [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. С середины 1960-х *H. caspia* обитает в водохранилищах р. Волги [Волга и её жизнь, 1978; Тимохина, 2000]. Здесь вид размножается всё лето, сезонные пики численности в Куйбышевском вдхр. отмечены в июле и августе-сентябре [Тимохина, 2000]. В 2015–2017 гг. установлено, что вид многочислен (обычно 2–7, локально более 40 тыс. экз./м³) по всей Волге от г. Астрахань до устья р. Камы и по Каме от её слияния с р. Волгой до верховьев Камского вдхр. при минерализации воды <0.4 г/л [Lazareva, 2019]. Средняя длина взрослых самок *H. caspia* из бассейна р. Дон составляет 1.41±0.02 мм, их плодовитость – 16±4 яйца на самку. Самки из р. Волги (1.54±0.03 мм) несколько крупнее донских, но их плодовитость (17±1 яйца на самку) сопоставима с донскими [Lazareva, 2019].

С середины 1970-х гг. для Цимлянского вдхр. как массовый вид указывают *Eurytemora* cf. *affinis* Порре, 1880 [Гламазда, 1974; Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014]. Он многочислен также в Азовском море при солёности до 11‰ и р. Дон ниже Цимлянского вдхр. при минерализации воды <1 г/л [Поважный, 2009; Селифонова, 2013; Свистунова и др., 2014; Матишов

и др., 2016]. В водоёмах системы р. Маныч с 2010-х гг. *E. cf. affinis* малочисленна или отсутствует [Кренёва и др., 2010; Матишов и др., 2016]. В р. Северский Донец, а также в Белгородском и Старооскольском водохранилищах вид не зарегистрирован [Шмакова и др., 2014; Матишов и др., 2016].

Ракообразных этого рода, вселившихся в 1980-х гг. в водохранилища Средней и Нижней Волги, также идентифицировали как *E. affinis* [Тимохина, 2000]. По материалам из дельты Волги и Северного Каспия, в 2013 г. из комплекса криптических видов *E. affinis* s.l. выделен новый вид *E. caspica* [Sukhikh, Alekseev, 2013]. На основании морфологических и молекулярных методов было показано [Sukhikh et al., 2020], что в водохранилищах Волги массовым видом является *E. caspica*, тогда как типичная *E. affinis* не обнаружена. Морфологические характеристики рачков из бассейна р. Дон полностью соответствуют описанию *E. caspica*, приведённому в работах [Sukhikh, Alekseev, 2013; Lazareva, 2019; Sukhikh et al., 2020]. Важными определительными признаками *E. caspica* служат форма выростов последнего торакального сегмента и строение ног пятой пары самки, а у самца – строение геникулирующей антеннулы и форма мандибул [Sukhikh, Alekseev, 2013; Lazareva, 2019]. Определительный ключ видов этого рода приведён в статье [Sukhikh et al., 2020].

Линейные размеры половозрелых *E. caspica* варьируют от водоёма к водоёму. Наиболее крупные особи (длина тела самки 1.13±0.02 мм) зарегистрированы в водохранилищах р. Камы, самые маленькие – в Средней и Нижней Волге (0.95±0.02 мм) [Lazareva, 2019]. Небольшими размерами (♀ 0.90–0.98 мм, ♂ 0.88–0.96 мм) отличаются и особи из северного Каспия [Sukhikh, Alekseev, 2013]. Особи из р. Дон были сравнительно крупными и характеризовались промежуточными размерами (длина самки 1.0±0.01 мм) между камскими и каспийскими. Индивидуальная плодовитость *E. caspica* в волжских и камских водохранилищах составляет в среднем 16±2 яйца на самку [Lazareva, 2019]. В водохранилищах бассейна р. Дон этот показатель выше (20±2 яйца на самку) по сравнению с таковым

рек Волги и Камы. Напротив, в р. Дон ниже Цимлянской ГЭС, он был самым низким среди исследованных водоёмов (в среднем 3 ± 0.5 яйца на самку).

В 2018–2019 гг. в зоопланктоне канала Волга – Дон, Цимлянского вдхр., р. Дон ниже Цимлянской ГЭС и восточной части Таганрогского залива повсеместно обитала только *E. caspica*. Согласно представлениям Мордухай-Болтовского [1960], каспийская автохтонная фауна и формы, производные от неё, населяют многие участки понто-каспийского бассейна, в том числе Азовское море и устьевые области впадающих в него рек. Если предположить, что *E. caspica* представляет собой древний каспийский вид, то находки этого вида в среднем и нижнем течении р. Дон вполне вписываются в ареал автохтонной каспийской фауны. В дельте р. Дон и восточной части Таганрогского залива тоже обитает *E. caspica*, тогда как *E. affinis* не обнаружена. Необходимо проверить таксономическую принадлежность представителей рода *Eurytemora* из водоёмов системы р. Маныч и Азовского моря. Возможно, там тоже обитает *E. caspica*.

В Цимлянском вдхр. вселенец *Calanipeda aquaedulcis* стал особенно многочисленным в конце 2000-х гг. [Свистунова, Саяпин, 2010; Лазарева, Сабитова, 2021]. В 2018 г. *C. aquaedulcis* доминировала (16–28% численности ракообразных) в зоопланктоне Потёмкинского и Приплотинного участков Цимлянского вдхр., а также формировала до 18% численности ракообразных в Варваровском вдхр. канала Волга – Дон [Лазарева, Сабитова, 2021]. В настоящее время это наиболее обычный вид в осеннем зоопланктоне р. Дон ниже плотины Цимлянской ГЭС (табл. 1), что отмечают и другие исследователи [Матишов и др., 2016]. Кроме того, копепода *C. aquaedulcis* обитает также в нижнем течении р. Северский Донец [Матишов и др., 2016], однако она не отмечена в водохранилищах (Белгородское и Старооскольское), расположенных выше по течению этой реки [Шмакова и др., 2014]. В 2010-х гг. *C. aquaedulcis* указана как один из доминантов зоопланктона маньчских водохранилищ [Степаньян, Старцев, 2014; Матишов и др.,

2016]. Нельзя исключить регулярное пополнение популяции *C. aquaedulcis* в Пролетарском и Весёловском водохранилищах за счёт поступления рачков из Цимлянского вдхр. по Донскому магистральному каналу (длина 120 км, пропускная способность $250 \text{ м}^3/\text{с}$). Канал построен в 1950-х, реконструирован в начале 1970-х гг. и функционирует до настоящего времени [Матишов, 2016; Козлов и др., 2021]. Считают [Биологические инвазии..., 2004], что преднамеренная интродукция *C. aquaedulcis* в Арал в середине 1970-х гг. способствовала исчезновению там аборигенного *Arctodiaptomus salinus* Daday, 1885. Подобное наблюдали и в маньчских водохранилищах, в которых до интродукции калянипеда также доминировал *A. salinus* [Круглова, 1962, 1972; Круглова и др., 1976].

Копепода *C. aquaedulcis* обитает в водоёмах круглый год при температуре воды от -1 до $30 \text{ }^\circ\text{C}$, это чрезвычайно эвригалинный вид, способный жить в пресной и солоноватой воде, но не выдерживающий морской солёности [Карпевич, 1964; Боруцкий и др., 1991]. В Малом Арале в 1990-х гг. калянипеда представляла один из немногих видов, обитавших при солёности 18–29‰ [Биологические инвазии..., 2004]. Этот вид также может жить в совершенно пресной воде (0.1‰), в эксперименте хорошо переносит резкое изменение солёности (уменьшение и увеличение) на 10‰ [Карпевич, 1964]. В Азовском море *C. aquaedulcis* распространена по всей акватории и обитает при солёности 0.5–12.5‰ [Селифонова, 2013]. Она размножается с апреля до ноября и даёт 10–13 генераций, самки достигают длины 1.6 мм и несут до 20 яиц в непарном яйцевом мешке [Карпевич, 1964]. Самки *C. aquaedulcis* из бассейна р. Дон характеризовались сравнительно небольшими размерами тела (длина 1.27 ± 0.02 мм) и плодовитостью (17 ± 1 , максимум 23 яйца на самку). Это сопоставимо с отмеченным в р. Волге, где средняя длина самок была 1.25 ± 0.02 мм, а их плодовитость 16 ± 2 , максимум 25 яиц на самку [Lazareva, 2019]. Максимальная плодовитость рачков из рек Дона и Волги близка к отмеченной у крупных самок из Азовского моря.

В начале 2010-х гг. в центральных рукавах дельты р. Дон в небольшом количестве

появилась *Acartia tonsa* [Свистунова и др., 2014]. Это связано с затоканьем в дельту солоноватой (до 5‰) воды из Таганрогского залива в периоды маловодья, участвовавшие после 2007 г. [Матишов и др., 2018]. В нативных местообитаниях Атлантики и Тихого океана *A. tonsa* сравнительно крупный рачок, длина самок 1.3–1.5 мм, самцов 1.0–1.3 мм [Пруслова и др., 2002]. В Чёрном и Азовском морях отмечены более мелкие особи, длина черноморских самок составляет 0.82–1.2 мм, азовских – 0.89–1.15 мм [Пруслова и др., 2002; Селифонова, 2013]. Обнаруженные в 2019 г. в Таганрогском заливе самки *A. tonsa* имели размеры (0.68–1.0 мм), близкие к указанным для центральной части Азовского моря.

Копепода *A. tonsa* относится к теплолюбивым видам, в Азовском море максимум развития её популяции наблюдается при температуре воды 20–24 °С [Поважный, 2009; Матишов и др., 2015]. Сравнительно большое количество *A. tonsa* (около 11 тыс. экз./м³) в юго-восточной части Таганрогского залива зарегистрировано в октябре 2019 г. при температуре 15 °С (табл. 6). В Азовском море вселенец обитает в диапазоне солёности 2.5–18‰, в Каспийском – от 1.8 до 13‰ [Поважный, 2009; Селифонова, 2013; Kipra et al., 2015]. *A. tonsa* потребляет частицы пищи размером 5–100 мкм, в её диету входят в основном водоросли, детрит, а также простейшие коловратки и науплиусы веслоногих рачков [Roman, 1984; Kleppel, 1993; Kjørboe et al., 1996]. Этот вид характеризуется высокой плодовитостью, которая максимальна (18–25 яиц на самку в сутки) при температуре воды 20 °С [Castro-Longoria, 2003]. В эксперименте при питании водорослями *A. tonsa* способна продуцировать до 150 яиц на самку в сутки [Apeitos, 2007]. Плодовитость самок *A. tonsa* зависит также от солёности. Установлено [Castro-Longoria, 2003], что наибольшая скорость продуцирования яиц (в среднем 21±3 яйца на самку в сутки) при оптимальной температуре 20 °С наблюдается у *A. tonsa* при солёности воды 25‰, а минимальная (<10 яиц на самку в сутки) – при 15‰. Массовое развитие вселенца в Таганрогском заливе связывают с хорошими трофическими условиями и его высокой устойчивостью к загрязнению [Селифонова, 2013].

Циклопоидная копепода *Thermocyclops taihokuensis* впервые зарегистрирована в Цимлянском вдхр. в 2012 г., вселенец вытеснил из планктона аборигенного *T. crassus* [Вехов и др., 2014]. До 2010 г. *T. taihokuensis* не находили севернее Арала (47° с. ш.) и западнее устья р. Урал (52° в. д.) [Monchenko, 2008; Степаньянц и др., 2015]. Однако после 2012 г. *T. taihokuensis* начал стремительно расселяться в бассейне р. Волги и к 2019 г. достиг верховьев р. Оки [Жихарев и др., 2019; Lazareva, 2021; Lazareva et al., 2022]. Источником проникновения *T. taihokuensis* в бассейн р. Дон, по-видимому, является Нижняя Волга. Этот вселенец в 2012–2017 гг. зарегистрирован в водоёмах Волго-Ахтубинской поймы и р. Волге ниже г. Волгограда [Нечаев, 2016; Lazareva et al., 2022]. Водораздел рек Волги и Дона он, вероятно, преодолел с балластными водами судов, следующих по Волго-Донскому каналу. Об этом свидетельствуют его находки в водохранилищах канала [Лазарева, Сабитова, 2021].

Вселенец обладает мощным продукционным потенциалом. Плодовитость *T. taihokuensis* на 25–60% выше по сравнению с аборигенными видами рода, он отличается длительным периодом размножения, активно размножается даже в октябре [Lazareva, 2021]. В эти сроки аборигенные виды *T. oithonoides* и *T. crassus* уже переходят к диапаузе [Монченко, 1974]. Такая жизненная стратегия способствует аккумуляции большого количества зимующих копеподитов, которые весной обеспечивают быстрый рост численности популяции вселенца. Средняя длина тела половозрелых самок *T. taihokuensis* в исследованных водоёмах (0.92±0.03 мм) близка к таковой рачков из Казахстана (0.99 мм), Монголии (0.96 мм), Узбекистана и Китая (0.94 мм) [Рылов, 1948; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Guo, 1999]. В типовом местообитании на Тайване длина самок варьирует в пределах 0.80–0.88 мм [Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997]. Особи из бассейна р. Дон немного крупнее таковых на Тайване и значительно (в 1.4 раза) крупнее рачков из солоноватых водоёмов восточного побережья Среднего Каспия (0.67±0.01 мм) [Monchenko, 2008]. Наиболее крупные особи *T. taihokuensis* (>1 мм) обнаружены в Цимлян-

ском вдхр. Средняя плодовитость рачков из бассейна р. Дон (21 ± 2 яйца на самку) сопоставима с отмеченной в Нижней Волге (20 ± 1 яйца на самку) [Lazareva et al., 2022].

К 2018 г. *T. taihokuensis* достиг очень высокой численности (>600 тыс. экз./м³) в верхних двух участках Цимлянского вдхр., также он многочислен в Бреславском и Карповском водохранилищах канала Волга – Дон [Лазарева, Сабитова, 2021]. В 2019 г. *T. taihokuensis* впервые обнаружен в р. Дон ниже Цимлянской ГЭС и её дельте (табл. 1). Ранее этот вид на данном участке реки не регистрировали [Свистунова и др., 2014]. В Белгородском и Старооскольском водохранилищах на р. Северский Донец и в нижнем её течении *T. taihokuensis* пока не обнаружен [Шмакова и др., 2014; Матишов и др., 2016]. С учётом высокой встречаемости этого вселенца в нижнем Дону в ближайшее время можно ожидать его расселение в реки Северский Донец и Западный Маньч.

В 2018 г. в Цимляском вдхр. впервые зарегистрировано массовое развитие (>80 тыс. экз./м³) ещё одной циклопоидной копеподы *Acanthocyclops americanus* (преимущественно форма «*spinusus*»), как и *Thermocyclops taihokuensis*, этот вид преобладал в Верхнем и Чирском участках водоёма, а также был обычным в канале Волга – Дон [Лазарева, Сабитова, 2021]. Вид *Acanthocyclops americanus* относят к чужеродным, он вселился в Европу из Северной Америки в конце XIX в. [Alekseev, 2021; Alekseev et al., 2021]. В настоящее время *A. americanus* широко распространён в Европейской России, отмечен также в Сибири до Братского вдхр. (103° в. д.) [Монченко, 1974; Alekseev, 2021]. Также *A. americanus* обычен в водохранилищах Волги и Камы [Вьюшкова, Кузнецова, 1974; Лазарева и др., 2018; Lazareva, 2020; Lazareva et al., 2022]. В данной статье не анализировали распределение этого вселенца в бассейне р. Дон по причине отсутствия собственных его находок за пределами Цимлянского вдхр. и канала Волга – Дон, которые описаны ранее [Лазарева, Сабитова, 2021]. Согласно данным В.Р. Алексеева [Alekseev, 2021], в Цимляском вдхр. вид впервые отмечен в 1971 г. В современной литературе по донскому бассейну сведения об *A. americanus* отсутствуют, он указан толь-

ко для Таганрогского залива Азовского моря [Селифонова, 2013]. В большинстве работ для р. Дон приведён только нативный вид *A. vernalis* (Fischer, 1853) [Гламазда, 1971а; Свистунова и др., 2014]. Учитывая высокую численность *A. americanus* в Цимляском вдхр., необходимо дополнительное изучение его распространения в бассейне р. Дон.

Заключение

В 2018–2019 гг. в бассейне р. Дон установлены местообитания двух понто-каспийских видов копепод (*Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*) и трёх чужеродных видов. Среди последних средиземноморский вид (*Calanipeda aquaedulcis*), представитель неритической зоны океана (*Acartia (Acanthacartia) tonsa*) и восточноазиатский эвригалинный вид (*Thermocyclops taihokuensis*). Впервые выявлено местообитание копеподы *T. taihokuensis* в р. Дон выше и ниже Цимлянского вдхр., а также в водоёмах Волго-Донского канала. Кроме того, показано, что в бассейне р. Дон и Таганрогском заливе Азовского моря обитает понто-каспийская *Eurytemora caspica*. Европейская копепода *E. affinis*, которую ранее регистрировали в регионе, в обследованных участках бассейна не обнаружена. В большинстве обследованных участков бассейна р. Дон, в том числе во всех водохранилищах, в конце лета и осенью среди пелагических копепод преобладали понто-каспийские виды и вселенцы. Наибольшей встречаемостью ($>80\%$ проб) характеризовались *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Calanipeda aquaedulcis*. Максимальной численности (>100 тыс. экз./м³) достигал недавний вселенец *Thermocyclops taihokuensis*. На примере Цимлянского вдхр. выявлено, что одним из способов расселения понто-каспийских и чужеродных видов в бассейне р. Дон могут быть масштабные работы по интродукции планктонных и донных беспозвоночных, проводившиеся в 1950–1970-х гг. в целях улучшения кормовой базы ценных видов рыб.

Благодарности

Автор признательна Ю.В. Герасимову, Е.А. Боровиковой и Д.П. Карабанову за ор-

ганизацию экспедиционных работ, Р.З. Сабитовой за помощь в сборе материала, С.М. Ждановой и В.А. Гусакову за помощь в подготовке иллюстраций.

Финансирование работы

Работа выполнена в соответствии с госзаданием № 121051100109-1, тема «Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах».

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все международные и национальные принципы использования животных в научных целях были соблюдены.

Литература

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 436 с.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Вехов Д.А. Науменко А.Н., Горелов В.П., Голоколенова Т.Б., Шевлякова Т.П. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. СПб.: ГосНИОРХ, 2014. С. 116–145.
- Вишневикий В.І. Гідрологічні характеристики річок України. Київ: Ніка-Центр, 2003. 324 с.
- Вода России. Официальная энциклопедия (Электронный ресурс) // (https://water-rf.ru/Водные_объекты/1184/Невинномысский_канал). Проверено 30.03.2021.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Вольвич Л.И. Зоопланктоценозы Пролетарского водохранилища // Труды Гос. науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). 1982. Вып. 184. С. 73–85.
- Вьюшкова В.П., Гурова Т.В. Находка солоновато-водного рачка *Calanipeda aquae-dulcis* Kritcz. (Copepoda, Calanoida) в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 11. С. 1726–1727.
- Вьюшкова В.П., Кузнецова В.И. Распространение *Acanthocyclops americanus* (Copepoda) в СССР // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 12. С. 1873–1875.
- Гламазда В.В. О полифемидях Цимлянского водохранилища // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5. № 5. С. 97–98.
- Гламазда В.В. Динамика зоопланктона Цимлянского водохранилища (по материалам 1966–1968 гг. // Тр. Волгоградского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). 1971а. Т. 5. С. 25–44.
- Гламазда В.В. О нахождении *Cercopagis pengoi* (Ostr.) в Цимлянском водохранилище // Гидробиол. журн. 1971б. Т. 7. № 4. С. 70–71.
- Гламазда В.В. Зоопланктон Цимлянского водохранилища в 1969–1971 гг. // Труды Волгоградского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). 1974. Т. 8. С. 29–38.
- Голоколенова Т.Б., Горелов В.П., Шевлякова Т.П., Басько Ю.В. Кормовая база Цимлянского водохранилища в 2016–2018 гг. // Проблемы устойчивого развития и экономической безопасности региона. Матер. XIV Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград – Волжский 10–11 апреля 2019 г. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2019. С. 115–121.
- Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoidea) в Европейской части России // Поволжский экологический журн. 2019. № 2. С. 264–270.
- Калымбетова М.Т. Современное состояние зоопланктона Шардаринского водохранилища // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 2017. № 5–6. С. 80–83.
- Карпевич А.Ф. О целесообразности акклиматизации планктонной копеподы *Calanipeda aquaedulcis* Kritsch. в Аральском море // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 15. С. 177–183.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Кафтанникова О.Г. Зоопланктон Цимлянского водохранилища по материалам 1955–1962 гг. // Труды Волгоградского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). 1965. Т. 1. С. 71–91.
- Козлов Д.В., Данильченко А.Н., Корнеев И.В., Максимов С.А. Донской магистральный канал // Вода России. Официальная энциклопедия (Электронный ресурс) // (https://water-rf.ru/Водные_объекты/888/Донской_магистральный_канал). Проверено 20.02.2021.
- Кренёва К.В., Поважный В.В., Саяпин В.В., Свистунова Л.Д. Зоопланктонное сообщество оз. Маныч-Гудило // Труды Гос. природного биосферного заповедника «Ростовский». 2010. Вып. 4. С. 36–45.
- Круглова В.М. Весёловское водохранилище. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1962. 115 с.
- Круглова В.М. Пролетарское водохранилище. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1972. 180 с.
- Круглова В.М., Коробкина Н.П., Кузьмичёва И.Я. Условия обитания растительноядных рыб в Пролетарском водохранилище // Биологические ресурсы Азовского бассейна. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1976. С. 17–35.

- Лазарева В.И., Сабитова Р.З. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга – Дон // Зоол. журн. 2021. № 4. С. 1473–1486. <https://doi.org/10.31857/S0044513421040115>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В., Жданова С.М., Соколова Е.А. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН 2018. Вып. 83(86). С. 62–84. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030>
- Лившиц Н.М. Планктон Цимлянского водохранилища по летним сборам 1952 г. // Известия Всесоюзного науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хозяйства (ВНИРО). 1954. Т. 34. С. 61–77.
- Матишов Г.Г. Экологические и социально-экономические последствия реконструкции гидротехнических сооружений на нижнем Дону // Наука юга России. 2016. Т. 12. № 4. С. 41–49.
- Матишов Г.Г., Игнатъев С.М., Загородняя Ю.А., Климова Т.Н., Влодович И.В., Саяпин В.В., Степаньян О.В. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // Вестник южного научного центра. 2015. Т. 11. № 3. С. 81–91.
- Матишов Г.Г., Клещенков А.В., Григоренко К.С., Московец А.Ю., Кириллова Е.Э. Изменение водного баланса в бассейне нижнего Дона в условиях маловодья // Наука юга России. 2018. Т. 14. № 3. С. 45–55. <https://doi.org/10.7868/S25000640180306>
- Матишов Г.Г., Степаньян О.В., Харьковский В.М., Старцев А.В., Булышева Н.И., Сёмин В.В., Соьер В.Г., Кренёва К.В., Глущенко Г.Ю., Свистунова Л.Д. Особенности водной экосистемы нижнего Дона в позднеосенний период // Водные ресурсы. 2016. Т. 43. № 6. С. 620–632. <https://doi.org/10.7868/S0321059616060043>
- Минеева Н.М., Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Семедени И.В. Растительные пигменты в воде и донных отложениях Цимлянского водохранилища // Биология внутренних вод. 2020. № 4. С. 364–372. <https://doi.org/10.31857/S0320965220040130>
- Монченко В.І. Щелепнороті циклопоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка, 1974. 452 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ред. Б.С. Кузин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
- Моруков Ю.Н. Волго-Донской канал // Большая российская энциклопедия. 2006. Т. 5. С. 625–626.
- Нечаев Д.Ю. Фаунистическое разнообразие планктонных беспозвоночных Волго-Ахтубинской поймы // Матер. Всерос. молодёжной гидробиол. конф. «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (пос. Борок, Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 10–13 ноября 2016 г.) / Ред. И.С. Турбанов, Я.С. Климова, С.Ю. Синельников. Ярославль: Филлигрань, 2016. С. 117–119.
- Поважный В.В. Особенности динамики зоопланктонного сообщества Таганрогского залива // Вестник южного науч. центра. 2009. Т. 5. № 2. С. 94–101.
- Прусова И.Ю., Губанова А.Д., Шадрин Н.В., Курашова Е.К., Тиненкова Д.Х. *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida): новый вид в зоопланктоне Каспийского и Азовского морей // Vestnik zoologii. 2002. Т. 36. № 5. С. 65–68.
- Рылов В.М. Фауна СССР. Ракообразные. Cyclopoidea пресных вод. Т. 3, вып. 3. М.; Л.: АН СССР, 1948. 318 с.
- Селифонова Ж.П. Состояние таксоцены веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // Vestnik zoologii. 2013. Т. 47. № 5 С. 421–430.
- Свистунова Л.Д., Саяпин В.В. Проблема эвтрофирования Цимлянского водохранилища (Ростовская область) и новые данные о его зоопланктоне // Вестник Южного научного центра РАН. 2010. Т. 6. № 4. С. 61–67.
- Свистунова Л.Д., Брынько В.А., Набоженко М.В. Современное состояние летнего зоопланктона дельты реки Дон // Вестник Южного научного центра РАН. 2014. Т. 10. № 3. С. 75–82.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Полиграф-плюс, 2014. 328 с.
- Степаньян О.В., Старцев А.В. Современное состояние биоты водоёмов Кума-Маньчской впадины: Усть-Маньчского, Весёловского, Пролетарского и Чограйского водохранилищ (обзор) // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20. № 2 (59). С. 56–69.
- Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р., Дanelия М.Е., Петряшов В.В. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2. Стрекающие, гребневики, многощетинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. СПб.; М.: Тов-во научных изданий КМК, 2015. 244 с.
- Сурков В.В., Повалишников Е.С. Река Северский Донец // Вода России. Официальная энциклопедия (Электронный ресурс) // (https://water-rf.ru/Водные_объекты/1236/Северский_Донец). Проверено 30.03. 2021.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна РАН, 2000. 193 с.
- Фролова Н.Л., Жук В.А. Река Дон // Вода России. Официальная энциклопедия (Электронный ресурс) // (https://water-rf.ru/Водные_объекты/81/Дон). Проверено 30.03. 2021.
- Чугунов Н.Л. К изучению планктона северной части Каспийского моря // Работы Волжск. биол. ст. 1921. Т. 6, вып. 3. С. 109–162.
- Шарапова Л.И. Зоопланктон Северо-Восточного Каспия. Приложение 2. // Мониторинг окружающей природной среды Северо-Восточного Каспия при освоении нефтяных месторождений. Алматы: АджипККО, 2014. С. 228–229.
- Шевлякова Т.П. Современное состояние зоопланктона Цимлянского водохранилища (по материалам

- 1996–2001 гг.) // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе (к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ). СПб.: Квинта Северо-Запад, 2002. С. 46–52.
- Шейнин М.С. Зоопланктон Нижнего Дона, его водохранилищ и восточной части Таганрогского залива в годы зарегулированного стока // Труды Азовского науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва (АзНИИРХ). Т. 1, вып. 1. Ростов: Книжное изд-во, 1960. С. 231–258.
- Шмакова З.И., Койдан Б.Н., Жарикова В.Ю., Тагирова Н.А., Бадаева И.Ю., Ускова С.С., Горячев Д.В. Гидробиологический мониторинг водохранилищ Белгородской области (Белгородское и Старооскольское) // Вестник рыбохозяйственной науки. 2014. Т. 1. № 3 (3). С. 75–82.
- Alekseev V.R. Confusing Invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) and Its Biological, Anthropogenic and Climate-Dependent Mechanisms of Rapid Distribution in Eurasia // *Water*. 2021. Vol. 13. No. 10. P. 1423–1437. <https://doi.org/10.3390/w13101423>
- Alekseev V.R., Miracle M.R., Sahuquillo M., Vicente E. Redescription of *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) and *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) from neotypes, with special reference to their distinction from *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) and its invasion of Eurasia // *Limnetica*. 2021. Vol. 40. No. 1. P. 57–78. <https://doi.org/10.23818/limn.40.05>
- Apeitos A. Fecundity and Survival of the Calanoid Copepod *Acartia tonsa* Fed *Isochrysis galeana* (Tahitian Strain) and *Chaetoceros mulleri* // Master's Theses. 276. 2007. https://aquila.usm.edu/masters_theses/276
- Belmonte G., Mazzocchi M.G., Prusova I.Yu., Shadrin N.V. *Acartia tonsa*: a species new for the Black Sea fauna // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 292/293. P. 9–15.
- Castro-Longoria E. Egg production and hatching success of four *Acartia* species under different temperature and salinity regimes // *Journal of Crustacean Biology*. 2003. Vol. 23. No. 2. P. 289–299.
- Dela Paz E.S.P., Holyn'ska M.K., Papa R.D.S. *Mesocyclops* and *Thermocyclops* (Copepoda, Cyclopidae) in the major visayas islands (Central Philippines) // *Crustaceana*. 2016. Vol. 89. No. 6–7. P. 787–809. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003547>
- Gubanova A.D. Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Mediterranean? // *Mediterranean Marine Science*. 2000. Vol. 1/1. P. 105–109.
- Guo X. The genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 (Copepoda: Cyclopidae) in China // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 403. P. 87–95.
- Kjørboe T., Saiz E. and Viitasalo M. Prey switching behavior in the planktonic copepod *Acartia tonsa* // *Marine Ecology Progress Series*. 1996. Vol. 143. P. 65–75. <http://dx.doi.org/10.3354/meps143065>
- Kleppel G.S. On the diets of calanoid copepods // *Marine Ecology Progress Series*. 1993. Vol. 99. P. 183–195.
- Krupa E., Barinova S., Alyimov M. Redescription of *Acartia (Acanthacartia) tonsa* Dana, 1849 (Copepoda: Calanoida) from the Caspian Sea // *Advanced Studies in Biology*. 2015. Vol. 7. No. 9. P. 393–402. <http://dx.doi.org/10.12988/asb.2015.5530>
- Lazareva V.I. The Mediterranean Copepod *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 (Crustacea, Calanoida) in the Volga River Reservoirs // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11. No. 3. P. 303–309. <https://doi.org/10.1134/S1995082918030112>
- Lazareva V.I. Spreading of Alien Zooplankton Species of Ponto-Caspian Origin in the Reservoirs of the Volga and Kama Rivers // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. No. 4. P. 328–348. <https://doi.org/10.1134/S2075111719040040>
- Lazareva V.I. Long-Term Changes in the Composition and Abundance of the Zooplankton Community in Kama River Reservoirs // *Inland Water Biology*. 2020. Vol. 1. No. 2. P. 214–229. <https://doi.org/10.1134/S199508292002025X>
- Lazareva V.I. First Record of *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Copepoda) in the Oka River Basin // *Inland Water Biology*. 2021. Vol. 14. No. 1. P. 109–112. <https://doi.org/10.1134/S1995082921010065>
- Lazareva V.I., Zhdanova S.M., Sabitova R.Z. The Spread of East Asian Copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Copepoda) in the Volga River Basin // *Inland Water Biology*. 2022. Vol. 15. No. 2. P. 139–148. <https://doi.org/10.1134/S1995082922010059>
- Mirabdullayev I. M., Kuzmetov A. R. The Genus *Thermocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // *International Review of Hydrobiology*. 1997. Vol. 82. Iss. 2. P. 201–212.
- Monchenko V.I. Redescription of the Oriental *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) from its westernmost population // *Zoology in the Middle East*. 2008. Vol. 43. No. 1. P. 99–104. <https://doi.org/10.1080/09397140.2008.10638274>
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2009. Vol. 5. P. 110–126. https://doi.org/10.1897/IEAM_2008-034.1
- Roman M.R. Utilization of detritus by the copepod *Acartia tonsa* // *Limnology and Oceanography*. 1984. Vol. 29. P. 949–959.
- Slyn'ko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K., Shcherbina G.H., Papchenkov V.G., Orlova M.I., Therriault T.W. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // *Alien species in European waters* / Eds. E. Leppakoski, S. Olenin, S. Gollasch. Dordrecht: Kluwer Publishers, 2002. P. 339–411.
- Son M.O., Prokin A.A., Dubov P.G., Konopacka A., Grabowski M., MacNeil C., Panov V.E. Caspian invaders vs. Ponto-Caspian locals – range expansion of invasive macroinvertebrates from the Volga Basin results in high biological pollution of the Lower Don River // *Management of Biological Invasions*. 2020. Vol. 11. No. 2. P. 178–200. <https://doi.org/10.3391/mbi.2020.11.2.02>

Stottrup J.G., Richardson K., Kirkegaard E. and Phil N.J. The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as live food source for marine fish larvae // *Aquaculture*. 1986. Vol. 52. P. 87–96.

Sukhikh N.M., Alekseev V.R. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) //

Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2013. Vol. 317. No 1. P. 85–100.

Sukhikh N.M., Lazareva V.I. and Alekseev V.R. Copepod *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) in Volga and Kama River Reservoirs // *Inland Water Biology*. 2020. Vol. 13. No 2 P. 198–205. <https://doi.org/10.1134/S1995082920020145>

DISTRIBUTION OF SOME PONTO-CASPIAN AND ALIEN COPEPODS (CRUSTACEA, COPEPODA) IN PLANKTON OF THE DON RIVER BASIN

© 2022 Lazareva V.I.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences; Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia;
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In 2018–2019, the zooplankton was studied in the Don River from the source to the mouth including the Tsimlyansk Reservoir, Volga-Don shipping canal, and the upper part of Taganrog Bay of the Sea of Azov. Habitats of two Ponto-Caspian species of copepods (*Heterocope caspia* and *Eurytemora caspica*) and of three alien species, Mediterranean copepod *Calanipeda aquaedulcis*, a representative of the neritic zone *Acartia (Acanthacartia) tonsa* and East Asian euryhaline *Thermocyclops taihokuensis* were found. For the first time, the findings of *T. taihokuensis* were recorded in the Don River upstream and downstream of the Tsimlyansk Reservoir and in water bodies of the Volga-Don shipping canal. It is shown that the Ponto-Caspian *Eurytemora caspica* inhabits the Don River basin and Taganrog Bay of the Sea of Azov. The European copepod *E. affinis* which was previously recorded in the region was not found in the studied areas of the basin. The occurrence (>80% of samples) of the Ponto-Caspian species and *Calanipeda aquaedulcis* was the highest. A recent invader *Thermocyclops taihokuensis* reached the maximum abundance (>100 000 ind./m³). By an example of the Tsimlyansk Reservoir, it is found that the way of the spread of the Ponto-Caspian and alien species in the Don River basin may be large-scale activities on the introduction of planktonic and benthic invertebrates conducted in the 1950–1970s in order to improve the food supply of valuable fish species. The history of dispersal of the studied copepod species and their population characteristics are discussed.

Keywords: Don River basin, Ponto-Caspian species, alien species, *Eurytemora caspica*, *Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis*, *Acartia tonsa*, distribution, abundance, population characteristics.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВОДОЁМАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

©2022 Лобуничева Е.В.*, Литвин А.И.**, Зайцева В.Л.***, Думнич Н.В.**

Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Вологда, 160012, Россия
e-mail: *lobunicheva_ekata@mail.ru, **vologodniro@vniro.ru, ***zayceva_v@inbox.ru

Поступила в редакцию 16.04.2021. После доработки 28.07.2022. Принята к публикации 12.08.2022

Североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) обнаружена в 14 водоёмах (Шекснинском водохранилище, 10 озёрах и 3 ручьях) Вологодской области. В водохранилище *K. bostoniensis* зарегистрирована лишь в озёрной части (оз. Белое), где её численность не превышала 0.1 тыс. экз./м³. Вид обнаружен в малых озёрах, различающихся генезисом, морфологией, прозрачностью, цветностью, активной реакцией воды. Антропогенное воздействие на все водоёмы незначительное. В большинстве из них *K. bostoniensis* обитает совместно с аборигенным видом *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879). В отличие от *K. longispina* вид-вселенец часто входит в состав доминантов, составляя в отдельных озёрах более 40% общей численности зоопланктона. *K. longispina* превалировала над *K. bostoniensis* лишь в озёрах с прозрачностью воды более 1.0 м. Обилие коловратки в прибрежье было выше во всех озёрах. Расселение *K. bostoniensis* в водоёмах региона видимо связано с миграцией птиц. Новые находки коловратки в Шекснинском водохранилище свидетельствуют о её возможном распространении по Волго-Балтийскому водному пути.

Ключевые слова: *Kellicottia bostoniensis*, зоопланктон, коловратки, виды-вселенцы, распространение, Вологодская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-99-107

Введение

Kellicottia bostoniensis (Rousselet, 1908) – североамериканская коловратка, ареал которой быстро расширяется в Южной Америке и Европе [DePaggi, 2002; Streble, Krauter, 2006; Kosik et al., 2011; Lehtovaara et al., 2014; Vezhnavets, Litvinova, 2015; Жданова и др., 2016; Mantovano et al., 2020]. Высокая экологическая пластичность и быстрые темпы расселения не исключают возможное появление этого вида в водоёмах Восточной Азии и Северной Африки [Mantovano et al., 2020].

В России данный вид впервые зарегистрирован в 2000 г. в двух бессточных озёрах Карельского перешейка [Иванова, Телеш, 2004]. К настоящему времени *K. bostoniensis* обнаружена в крупных озёрах Онежском [Сярки, 2015], Ладожском [Макарцева, Родионова, 2011], водохранилищах Верхней и Средней Волги [Лазарева, Жданова, 2014; Крайнев и др., 2018; Шурганова и др., 2017; 2019], Выгозерском вдхр. [Сярки, 2019] и многочисленных малых водоёмах и водотоках Ле-

нинградской, Вологодской, Нижегородской, Тверской, Рязанской, Владимирской, Московской областей, Республик Карелии и Чувашии [Вауанов, 2014; Жданова и др., 2016; Подшивалина, 2016; Шурганова и др., 2017; 2019; Жихарев и др., 2020]. Во многих водоёмах чужеродная коловратка характеризуется высокой численностью и является доминантом [Жданова и др., 2016; Шурганова и др., 2019].

На территории Вологодской обл. *K. bostoniensis* была впервые зарегистрирована в 2005 г. в Шекснинском вдхр. (устье р. Кема) [Лазарева, Жданова, 2014], а позже (2010–2011 гг.) – в озёрах и ручьях Андомской возвышенности [Лобуничева и др., 2011; Жданова и др., 2016].

Географическое положение и климатические особенности Вологодской обл. определяют своеобразие условий для инвазий водных организмов [Болотова и др., 2010]. Принадлежность водоёмов региона к трём бассейнам стока и связь через магистральные

транспортные пути способствуют интенсивному распространению видов-вселенцев, как по территории области, так и в соседние регионы. Для водных беспозвоночных животных возможным способом расселения является зоохория, в частности перенос покоящихся стадий мигрирующими птицами [Maguire, 1963; Жданова и др., 2016; Fontaneto, 2019].

Цель работы – обобщение современных сведений о местонахождениях коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) в водоёмах Вологодской обл.

Материал и методы

В работе проанализированы результаты мониторинговых исследований крупного рыбохозяйственного водоёма – оз. Белого (озёрная часть Шекснинского вдхр.) и кадастровых исследований разнотипных малых озёр и ручьёв Вологодской обл. (рис. 1). В летний период 2010–2020 гг. были изучены озёра

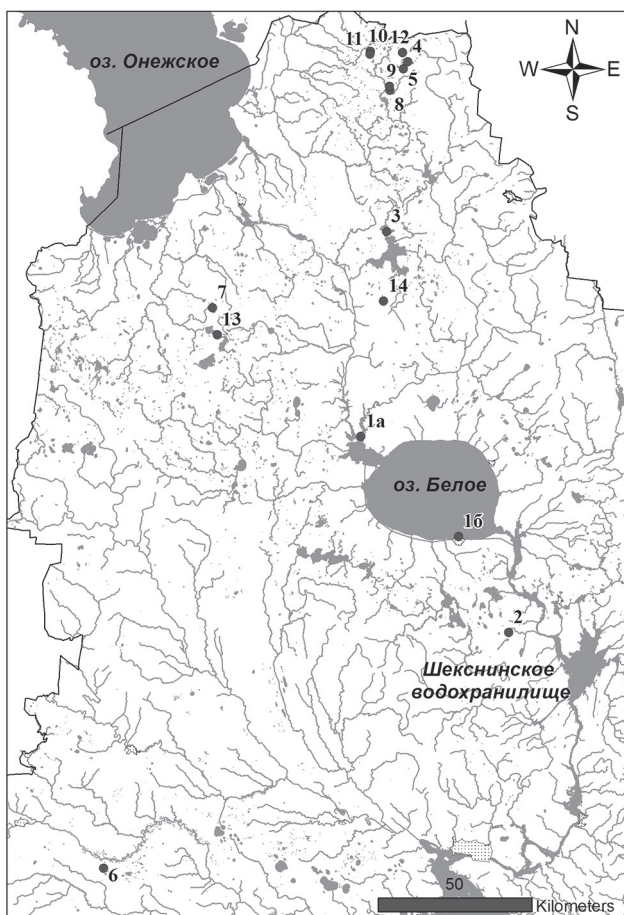


Рис. 1. Карта-схема гидрографической сети Вологодской области, с местами обнаружения *K. bostoniensis*. Цифрами обозначены водоёмы в соответствии с нумерацией в табл. 1.

Лайнозеро, Экозеро, Глазатовское, Кужозеро, Синичье, ручей без названия с истоком в оз. Кривое (бассейн р. Волги), озёра Купецкое, Тонкое, Круглое, Ежозеро, ручей без названия с истоком в оз. Тонкое (бассейн Онежского оз.) и бессточные водоёмы карстового происхождения – оз. Ундозеро и руч. Мудручей. Изученные озёра и ручьи различаются по морфометрическим характеристикам и гидрологии (табл. 1).

Сбор проб зоопланктона в озёрной части Шекснинского вдхр. проводится в марте, мае, августе и ноябре на 3 станциях мониторинга (60°15'7" с. ш., 37°21'19" в. д.; 60°14'52" с. ш., 37°52'59" в. д.; 60°3'47" с. ш., 37°47'7" в. д.), а также в сентябре на всей акватории озера. Всего в 2017–2020 гг. в оз. Белое отобрано 235 проб.

На малых озёрах отбор проб зоопланктона выполнялся однократно в летний период, лишь на оз. Круглое исследования проводились дважды (2010 и 2011 гг.). Сетка станций отбора проб на озёрах охватывала всю акваторию водоёмов. В прибрежье пробы отбирались в наиболее обширных по площади зарослях макрофитов. Количество станций в каждом озере варьировало в зависимости от размеров водоёма и разнообразия его биотопов. Всего отобрано и проанализировано 57 проб.

В озёрах и водохранилище выполняли тотальный лов зоопланктона малой сетью Джеджи с размерами ячеек сита 74 мкм. В озёрной части Шекснинского вдхр. облавливался столб воды высотой 3–4 м. В малых озёрах глубина отбора проб варьировала от 1 до 9 м в зависимости от морфологии водоёма. В ручьях процеживали 50 л воды через сеть с ячейкой сита 74 мкм. Пробы фиксировали 4%-м формалином.

Камеральную обработку материала проводили стандартными методами [Методические рекомендации..., 1982]. Для идентификации вида-вселенца использовали соответствующие работы [Жданова, Добрынин, 2011; Лазарева, Жданова, 2014]. Параллельно с отбором проб зоопланктона стандартным диском Секки измеряли прозрачность воды, портативным анализатором Самара-2рН определяли температуру, рН и насыщение воды кислородом.

Таблица 1. Характеристика водоёмов Вологодской области, в которых была обнаружена *K. bostoniensis*

№ п/п	Водоём	Площадь, км ²	Глубина средняя, м	Прозрачность, м	pH	O ₂ , мг/л
Водоёмы бассейна р. Волги						
1	Шекснинское вдхр. (озёрная часть) 60°10'21" с. ш., 37°39'42" в. д.	1284.0	4.1	1.3	6.8–7.1	12.3–13.5
2	оз. Глазатовское 59°46'1" с. ш., 38°5'25" в. д.	0.2	4.2	1.8	5.2–6.2	7.7–11.4
3	оз. Кужозеро 60°55'49" с. ш., 37°19'21" в. д.	7.2	4.9	1.5	6.6–6.7	8.2–9.1
4	оз. Лайнозеро 61°25'45" с. ш., 37°25'29" в. д.	1.7	4.0	1.0	7.0–7.1	6.2–6.4
5	оз. Экозеро 61°24'25" с. ш., 37°24'14" в. д.	0.1	2.0	0.5	6.8–6.9	5.9–6.2
6	оз. Синичье 59°02'30" с. ш., 35°48'38" в. д.	0.1	1.4	1.0	6.4–7.3	8.1–9.0
Водоёмы бассейна Онежского озера						
7	оз. Ежозеро 60°41'33" с. ш., 36°18'4" в. д.	2.1	3.5	0.6	6.8–7.2	9.2–10.1
8	оз. Купецкое 61°20'40" с. ш., 37°19'16" в. д.	1.1	5.0	0.5	7.0–7.1	7.0–7.1
9	оз. Круглое 61°21'25" с. ш., 37°19'06" в. д.	0.4	–	1.5	6.8–7.1	8.2–8.5
10	оз. Тонкое 61°23'40" с. ш., 37°19'49" в. д.	0.4	2.0	0.5	6.8–6.9	5.7–6.1
11	руч. из оз. Тонкого 61°21'29" с. ш., 37°25'24" в. д.	–	1.5	–	6.8–6.9	5.2–5.5
12	руч. из оз. Кривого 61°27'21" с. ш., 37°25'24" в. д.	–	0.3	до дна	7.5–7.6	7.3–7.4
Бессточные (карстовые) водоёмы						
13	оз. Ундозеро 60°36'49" с. ш., 36°20'14" в. д.	2.4	3.1	0.8	6.8–6.9	9.6–9.7
14	руч. Мудручей 60°44'37" с. ш., 37°17'38" в. д.	–	0.2	до дна	7.0–7.1	9.6–9.7

Результаты и их обсуждение

Местонахождение вида. На территории Вологодской обл. *K. bostoniensis* была впервые зарегистрирована в 2005 г. в Шекснинском вдхр. [Лазарева, Жданова, 2014]. В период с 2010 по 2020 г. чужеродная коловратка обнаружена в 14 водоёмах Вологодской обл. Все водоёмы, где встречена коловратка, расположены в западной части области от 59° до 61° с. ш. и от 35° до 38° в. д. (табл. 1). Исследованные водоёмы принадлежат к разным бассейнам стока и различаются по происхождению, морфологии, гидрологическим и гидрохимическим особенностям.

Крупнейшим водоёмом региона, где отмечена *K. bostoniensis*, является Шекснинское вдхр., являющееся частью Волго-Балтийской водной системы. Впервые данный вид был

зарегистрирован в водохранилище в устьевом участке р. Кема в 2005 г. [Лазарева, Жданова, 2014]. Несмотря на мониторинговые исследования разных участков водохранилища, охватывающие все сезоны года, повторно коловратка отмечена в водоёме лишь в марте 2017 г. и мае 2020 г. В эти периоды вид регистрировался лишь в озёрной части водохранилища (оз. Белое) на станции в районе г. Белозерска.

Остальные водоёмы области, где отмечена *K. bostoniensis* относятся к категории многочисленных малых озёр. В непосредственной близости от речной части Шекснинского вдхр. расположено оз. Глазатовское, где коловратка была обнаружена в 2017 г. Водоём находится в краевой части крупного Сталупинского болота, которое является местом от-

дыха многих мигрирующих птиц, участвующих в расселении *K. bostoniensis*.

В 2010–2012 гг. коловратка была отмечена в 5 озёрах и 2 ручьях, расположенных на Атлантико-Ледовитоморско-Каспийском водоразделе [Жданова и др., 2016]. Два из озёр (Лайнозеро и Экозеро) принадлежат к бассейну р. Волги. Озёра Купецкое, Круглое и Тонкое имеют сток в Онежское оз. Все водоёмы небольшие по площади (0.1–2.1 км²), мелководные (2–5 м), характеризуются малой прозрачностью (до 1.0 м) и нейтральной реакцией воды.

В 2015–2020 гг. *K. bostoniensis* зарегистрирована ещё в 6 малых водоёмах региона, расположенных в западной части Вологодской обл. (рис. 1, табл. 1). В июле 2015 г. вид-вселенец обнаружен в сравнительно глубоких (до 10 м) озёрах Государственных природных заказников «Лухтозерский» и «Ежозерский» (Ундозеро и Ежозеро). Озеро Ундозеро имеет карстовое происхождение и входит вместе с периодически исчезающими водоёмами Лухтозеро и Качозеро в систему озёр с подземным стоком [Воробьёв, Антипов, 1993]. *K. bostoniensis* обнаружена как непосредственно в оз. Ундозеро, так и в протоке, соединяющей его с оз. Качозеро, что косвенно может свидетельствовать о наличии вида-вселенца и в этом водоёме.

Карстовым является и руч. Мудручей, где также в 2015 г. была отмечена чужеродная коловратка. Специфика гидрологического режима и возможная подземная связь с другими водоёмами этого водотока не изучены. Высокая встречаемость *K. bostoniensis* именно в карстовых водоёмах отмечается и в других регионах Европейской части России [Шурганова и др., 2019]. Наличие у многих водоёмов этого генезиса подземной связи с другими водоёмами и периодическое исчезновение воды через карстовые воронки на дне может являться, помимо переноса водоплавающими птицами [Жданова и др., 2016], ещё одним путём проникновения коловратки в водоёмы без видимого стока.

В июле 2019 г. *K. bostoniensis* зарегистрирована в типичном остаточном водоёме заболоченной озёрно-ледниковой равнины – оз. Синичье. Озеро принадлежит к бассейну р.

Молога. Первые исследования зоопланктона этого водоёма проводились в августе 1999 г. [Столбунов, Столбунова, 2003]. Коловратки рода *Kellicottia* в этот период в водоёме обнаружены не были.

Летом 2020 г. коловратка была обнаружена в оз. Кужозеро, которое имеет постоянную связь через небольшую протоку с оз. Ковжское. Мониторинговые исследования зоопланктона оз. Ковжское ведутся с 2010 г. Однако, в этом водоёме *K. bostoniensis* на настоящий момент не зарегистрирована. По комплексу гидрохимических и гидробиологических характеристик оз. Ковжское оценивается как олиготрофное [Зайцева, 2013]. По сравнению с оз. Кужозеро оно характеризуется низкой цветностью и, соответственно, высокой прозрачностью. Вода оз. Кужозеро классифицируется как полигуменная мало-минерализованная. В других регионах *K. bostoniensis* обнаружена преимущественно в гумифицированных водоёмах, а в полигуменных озёрах данный вид характеризуется максимальной численностью [Жданова и др., 2016; Шурганова и др., 2019]. Возможно, отсутствие коловратки в оз. Ковжское связано именно с гидрохимическими различиями этих водоёмов. Однако, данное предположение требует проведения дальнейших исследований, так как оз. Кужозеро было обследовано лишь однократно.

Численность вида. Численность *K. bostoniensis* в изученных водоёмах существенно отличалась (табл. 2). Исследования малых озёр и ручьёв, где обнаружен вид-вселенец проводились исключительно в летний период. В связи с этим информация об обилии вида в другие сезоны года пока отсутствует. В большинстве малых озёр *K. bostoniensis* регистрировалась и в центральной части водоёмов, и в прибрежных, заросших макрофитами мелководных участках.

Наибольшая численность коловратки зарегистрирована в малых озёрах Экозеро, Купецкое и Синичье (табл. 2). Во всех этих водоёмах *K. bostoniensis* входила в число доминантов, а в озёрах Экозеро и Купецкое составляла более 40% общей численности зоопланктона. В озёрах Ежозеро и Тонкое численность вида была более 10.0 тыс. экз./

Таблица 2. Средние численность (тыс. экз./м³) и относительная численность (%) коловраток *K. bostoniensis* и *K. longispina* в исследованных водоёмах Вологодской области

Водоём	Дата сбора	<i>K. bostoniensis</i>			<i>K. longispina</i>		
		N _{K.bost.}	N _{K.bost./N_{tot}} , %	N _{K.bost./N_{rot}} , %	N _{K.long.}	N _{K.long./N_{tot}} , %	N _{K.long./N_{rot}} , %
Водоёмы бассейна р. Волги							
оз. Белое	03.2017	1 экз.	–	–	0.02	1.1	1.4
	05.2020	0.1	1.5	7.4	0.1–1.1	1.1–12.6	4.5–57.1
оз. Глазатовское	06.2017	0.3–0.4	1.1–2.2	1.4–2.3	6.4–13.4	25.7–67.4	34.3–68.9
оз. Кужозеро	07.2020	0.6	1.2	6.8	0.4	0.8	4.6
оз. Лайнозеро	08.2010	0.2–6.4	0.4–9.5	1.1–15.8	0.1–4.0	0.2–4.7	0.5–9.4
оз. Экозеро	08.2011	124.0	43.3	50.8	–	–	–
ручей из оз. Кривого	08.2011	12.0	36.2	64.6	0.5	1.5	2.7
оз. Синичье	07.2019	15.9–229.3	4.1–65.3	7.5–88.3	–	–	–
Водоёмы оз. Онежского							
оз. Ежозеро	07.2015	0.7–53.4	2.0–41.5	25.0–77.7	0.2	0.2	0.9
оз. Купецкое	08.2010	36.6–648.1	9.0–91.4	76.7–98.7	2.9–6.4	0.6–3.7	0.6–13.3
оз. Круглое	08.2010	0.1–0.3	2.3–4.6	10.1–15.8	1.6–3.4	2.0–10.8	21.4–100.0
	08.2011	0.4	0.7	21.9	0.4	0.7	21.9
оз. Тонкое	08.2012	5.3–14.6	3.4–11.6	41.7–78.6	–	–	–
ручей из оз. Тонкого	08.2011	1.0	3.1	11.1	1.0	3.1	11.1
Бессточные водоёмы							
оз. Ундозеро	07.2015	0.4–3.8	0.3–2.6	0.8–9.1	7.4–11.2	5.0–5.8	15.9–17.4
руч. Мудручей	07.2015	1.0	5.9	7.7	–	–	–

Примечание: N_{K.bost.} и N_{K.long.} – численность *K. bostoniensis* и *K. longispina*, тыс. экз./м³; N_{tot} – общая численность зоопланктона; N_{rot} – численность коловраток.

м³. В этих озёрах коловратка также являлась доминирующим видом, хотя её относительная численность была значительно ниже. Все эти водоёмы характеризуются повышенной цветностью и малой прозрачностью воды. В остальных исследованных водоёмах плотность *K. bostoniensis* колебалась от 0.3 (оз. Круглое) до 2.1 тыс. экз./м³ (оз. Лайнозеро).

Аборигенный вид *Kellicottia longispina* встречается в большинстве (10 из 14) исследованных водоёмов. Однако, доминантом являлась лишь в оз. Глазатовское (табл. 2). *K. longispina* не обнаружена в водоёмах с небольшой средней глубиной (озёра Экозеро, Синичье, Тонкое), что согласуется с данными о совместном распространении видов в других регионах Европейской части России [Жданова и др., 2016]. В половине исследо-

ванных водоёмов обилие чужеродной коловратки было выше аборигенной. В озёрах Купецкое и Ежозеро плотность *K. bostoniensis* была выше в 50 и 84 раза, соответственно. *K. longispina* превалировала над *K. bostoniensis* лишь в озёрах с прозрачностью воды более 1.0 м.

В озёрной части Шекснинского вдхр. *K. bostoniensis* регистрировалась нами только в весенний период. В марте была обнаружена лишь 1 особь, что свидетельствует о крайне низкой плотности вида в этот период. В мае численность вида была равна 0.1 тыс. экз./м³, что составляло 1% общей численности зоопланктона и 7% численности коловраток. Плотность аборигенного вида *K. longispina*, встречающегося в водоёме во все сезоны года и практически всегда входившего в состав

доминантов [Думнич, Лобуничева, 2016], в анализируемые периоды была выше, чем у *K. bostoniensis*. Согласно ранее проводимым исследованиям [Жданова и др., 2016] численность *K. bostoniensis* в Ковжинском участке водохранилища (устье р. Кема) в летний период также была невысока (0.3 тыс. экз./м³).

Исследованиями установлено отсутствие между *K. bostoniensis* и *K. longispina* конкуренции за необходимые ресурсы [Шурганова и др., 2021]. В Вологодской обл. аборигенный вид доминирует в зоопланктоне сравнительно глубоких озёр с повышенной прозрачностью воды (1.5 м). Высокая численность *K. bostoniensis* характерна для озёр с прозрачностью воды в летний период 0.5–0.6 м.

Планомерных исследований путей и интенсивности расселения *K. bostoniensis* в водоёмах Вологодской обл. не проводилось. Большинство водоёмов, где она обнаружена, обследованы впервые и однократно, что не позволяет достоверно определить время появления в них этого чужеродного вида. Мониторинговые исследования Шекснинского вдхр. свидетельствуют, что вид-вселенец появился в водоёме в начале 2000-х гг. Численность коловратки в водохранилище во все периоды наблюдений была низкая. В период 2002–2010 гг. авторами были обследованы порядка 40 малых озёр в западной части Вологодской обл. *K. bostoniensis* ни в одном водоёме в этот период не была обнаружена. В 2015 г. коловратка впервые зарегистрирована в озёрах Ежозеро и Ундозеро, в 2019 г. – в оз. Синичье, в которых в 1999 и 2002 гг. вид также не отмечался [Думнич, 2003; Столбунов, Столбунова, 2003].

Заключение

На территории Вологодской области *K. bostoniensis* обнаружена в 14 водоёмах, в том числе озёрной части Шекснинского вдхр., 10 малых озёрах разного генезиса и 3 ручьях. Вид-вселенец появился в водоёмах Вологодской обл. в начале 2000-х гг. Наиболее вероятным путём проникновения коловратки в регион является перенос водоплавающими птицами. Одними из первых водоёмов, куда проникла *K. bostoniensis* являются озёра Ан-

домской возвышенности. В течение порядка 10 лет преимущественно путём зоохории вид расселился в другие сравнительно удалённые друг от друга водоёмы западной части области.

Большинство водоёмов, где отмечена чужеродная коловратка, маломинерализованные мезо- и полигумозные с нейтральной реакцией воды и колебаниями концентрации в воде кислорода. Наибольшая численность *K. bostoniensis* зарегистрирована в водоёмах с повышенной цветностью воды. В большинстве озёр, где была обнаружена коловратка, она, в отличие от аборигенной *K. longispina*, входит в число доминантов. Чужеродная коловратка населяет малые озёра с разными глубинами, тогда как *K. longispina* предпочитает более глубокие и прозрачные водоёмы.

Обнаружение за сравнительно небольшой период времени *K. bostoniensis* в различных по генезису, морфологическим и гидрохимическим характеристикам водоёмах Вологодской обл. подтверждает высокую экологическую пластичность вида и быстрые темпы его расселения. Проведённый анализ распространения *K. bostoniensis* в регионе позволяет спрогнозировать дальнейшее расширение ареала этого чужеродного вида в многочисленных малых водоёмах западной части Вологодской обл. и водоёмах Волго-Балтийского водного инвазионного пути.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам Вологодского филиала ФГБНУ «ВНИРО» за помощь в сборе полевого материала, Филоненко И.В. – за помощь в оформлении иллюстративного материала.

Финансирование работы

Исследования частично выполнены при поддержке Вологодского регионального отделения ВОО «Русское географическое общество» и государственного задания № 076-00005-20-02.

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

- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Думнич Н.В. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 13–32.
- Воробьев Г.А., Антипов Н.П. Гидрологические заказники // Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. Вологда, 1993. С. 107–115.
- Думнич Н.В. Зоопланктоценоз карстовых озёр – гидрологических заказников Вологодской области // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф., Сыктывкар, 11–15 февраля 2003 г. Сыктывкар, 2003. С. 32–33.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. Динамика зоопланктона озёрной части Шекснинского водохранилища (Вологодская область) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования: Материалы докл. Всероссийской конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Татарского отделения ГосНИОРХ (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань, 2016. С. 338–349.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 45–52.
- Жданова С.М., Лазарева В.И., Баянов Н.Г., Лобуничева Е.В., Родионова Н.В., Шурганова Г.В., Кулаков Д.В., Ильин М.Ю. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 8–22.
- Жихарев В.С., Ерина О.Н., Терешина М.А., Соколов Д.И., Золотарева Т.В., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) и *Eurycercus macracanthus* Frey, 1973 (Crustacea: Cladocera) – новые для фауны Московской области виды зоопланктона // Амурский зоологический журнал. 2020. Т. 12. № 2. С. 211–223. DOI:10.33910/2686-9519-2020-12-2-211-223.
- Зайцева В.Л. Зоопланктон Ковжского и Лозско-Азатского озёр Вологодской области // Биология внутренних вод: Материалы XV Школы-конференции молодых учёных (Борок, 19–24 октября 2013 г.). Кострома: ООО «Костромской печатный двор», 2013. С. 174–178.
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 71–83.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биология внутренних вод. 2018. № 1. С. 55–59.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2014. № 3. С. 63–68.
- Лобуничева Е.В., Ивичева К.Н., Макаренкова Н.Н. Результаты первых гидробиологических исследований водоёмов района Атлеки // Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: Материалы Вологодской науч.-практич. конф., Череповец, 29–30 ноября 2011. Череповец: Череповецкое музейное объединение, 2011. С. 25–31.
- Макарцева Е.С., Родионова Н.В. Первые находки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в озёрах Ладожском и Охотничьем // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Минск: Издат. центр Белорусского гос. ун-та, 2011. С. 222.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озёрного и речного рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.
- Подшивалина В.Н. Фауна планктонных коловраток и ракообразных пойменного озера с карстово-суффозионным провалом (Озеро Большое Щучье, пойма нижнего течения реки Сура, Среднее Поволжье) // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2016. Т. 31. С. 132–137.
- Столбунов И.А., Столбунова В.Н. Видовой состав молоди рыб и характеристика зоопланктона некоторых озёр и рек Чагодощенского района Вологодской области // Современные проблемы биологии, экологии, химии: Региональный сб. науч. тр. молодых учёных. Ярославль, 2003. С. 81–85.
- Сярки М.Т. Современное состояние и изменение экосистемы Онежского озера (Верхне-Свирского водохранилища). Зоопланктон // Крупнейшие озёра-водохранилища северо-запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 121–127.
- Сярки М.Т. Вселение американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Выгозерское водохранилище (Республика Карелия) // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 3. С. 111–116.
- Шурганова Г.В., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю., Кудрин И.А., Макеев И.С., Золотарева Т.В., Жихарев В.С., Голубева Д.О., Горьков А.С. Распространение коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах и водотоках Нижегородской области // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 122–133.

- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Золотарева Т.В., Ручкин Д.С. Новые сведения о находках чужеродной коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) в Нижегородской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 114–122.
- Шурганова Г.В., Золотарева Т.В., Кудрин И.А., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю. Численность родственных видов *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) и *K. longispina* (Kellicott, 1879) (Rotifera: Brachionidae) в сообществах зоопланктона Пустынской озёрно-речной системы (Нижегородская область) // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 116–131.
- Bayanov N.G. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in lakes of the Nizhniy Novgorod region // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 111–114.
- De Paggi J. New Data on the Distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): Its Presence in Argentina // Zool. Anzeiger. 2002. 241. P. 363–368.
- Fontaneto D. Long-distance passive dispersal in microscopic aquatic animals // Mov. Ecol. 2019. 7. 10 DOI:10.1186/s40462-019-0155-7/
- Kosik M., Čadkova Z., Příklad I., Sed'a J., Pechar L., Pecharova E. Initial succession of zooplankton and zoobenthos assemblages in newly formed quarry lake Medard (Sokolov, Czech republic) // In 11th International Mine Water Association Congress – Mine Water – Managing the Challenges 05.09.2011, Aachen, Germany / Eds. T.R. Rüde, A. Freund, C. Wolkersdorfer. Aachen, Germany: IMWA, 2011. S. 517–522.
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake // Boreal Environment Research. 2014. Vol. 19. P. 97–111.
- Maguire B.J. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water // Ecol. Monogr. 1963. Vol. 33. P. 161–185.
- Mantovano T., Diniz L.P., Oliveira da Conceição E., Rosa J., Bonecker C.C., Bailly D., Ferreira J.H.D., Rangel T.F., Lansac-Tôha F.A. Ecological niche models predict the potential distribution of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) across the globe // Hydrobiologia. 2020. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04435-3>.
- Streble H., Krauter D. Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Stuttgart: Kosmos Verlag, 2006. 429 S.
- Vezhnavets V.V., Litvinova A.G First record of the north American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) from the Sozh River, Belarus // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. No. 2. P. 135–136.

DISTRIBUTION OF AMERICAN ROTIFER *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) IN WATER BODIES OF THE VOLOGDA REGION

©2022 Lobunicheva E.V.*, Litvin A.I.**, Zaitceva V.L.***, Dumnich N.V.**

Vologda branch of VNIRO, Vologda, 160012, Russia;
e-mail: *lobunicheva_ekata@mail.ru, **vologodniro@vniro.ru, ***zayceva_v@inbox.ru

The North American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) was found in 14 water bodies (Sheksna reservoir, 10 lakes and 3 streams) of the Vologda Region. In the reservoir, *K. bostoniensis* was recorded only in the lake part (Lake Beloye), where its number did not exceed 0.1 thousand individuals/m³. The species was found in small lakes differing in genesis, morphology, transparency, color, water activity. The anthropogenic impact on all water bodies is insignificant. In most water bodies, *K. bostoniensis* and native species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) are living together. As distinct from *K. longispina*, the alien species is often included in the composition of dominants, accounting for more than 40% of the total abundance of zooplankton in some lakes. *K. longispina* prevailed over *K. bostoniensis* only in lakes with a water transparency of more than 1.0 m. The abundance of rotifers in the coastal area was higher in all lakes. The dispersal of *K. bostoniensis* in the water bodies of the region is obviously associated with bird migration. New finds of rotifers in the Sheksna reservoir indicates its possible spread along the route of the Volga-Baltic waterway.

Keywords: *Kellicottia bostoniensis*, zooplankton, rotifers, invader species, distribution, Vologda Region.

ЭКСПАНСИЯ ВОСТОЧНОЙ КРЕВЕТКИ *PALAEEMON MACRODACTYLUS* RATHBUN, 1902 (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE) В АЗОВО-ДОНСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2022 Матишов Г.Г.*, Шохин И.В.***, Булышева Н.И.***, Коваленко М.В.****

Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук,
г. Ростов-на-Дону, 344006, Россия

e-mail: *matishov_ssc-ras@ssc-ras.ru, **ishohin@mail.ru; ***bulysheva@ssc-ras.ru, ****akvabaza@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.09.2021. После доработки 21.07.2022. Принята к публикации 15.08.2022

Креветка *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 восточноазиатского происхождения успешно натурализовалась в Таганрогском заливе Азовского моря и в настоящее время заходит в Нижний Дон, где встречается массово. Вид впервые указан для восточной части Азовского моря, среди коллекционного материала имеется экземпляр, собранный в 2016 г. Обнаруженные многочисленные самки с икрой свидетельствуют о том, что *P. macrodactylus* образовали в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива самовоспроизводящуюся популяцию.

Ключевые слова: Crustacea, Decapoda, Palaemonidae, *Palaemon macrodactylus*, Азовское море, Таганрогский залив, Дон, чужеродный вид
DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-108-113

Введение

Азово-Черноморский бассейн, особенно эстуарные зоны с неустойчивым гидролого-гидрохимическим режимом, издавна является как донором (многие виды понтотанского фауны), так и реципиентом большого количества чужеродных гидробионтов. В последние годы процесс проникновения и натурализации чужеродных видов в бассейне Азовского моря ускорился, в большинстве случаев, основной причиной расширения их ареалов стала деятельность человека. С начала XXI в. на исследуемой акватории были отмечены многочисленные инвазии полихет, моллюсков и ракообразных [Набоженко, 2008; Сон и др., 2008; Набоженко и др., 2010; Набоженко, Сон, 2012; Son et al., 2013; Семин и др., 2014, 2016, 2017; Аносов, 2016; Залота, 2017; Syomin et al., 2017; Живоглядова, Ревков, 2018; Шохин, 2018; Булышева и др. 2020; Савикин, 2020; и др.]. К наиболее опасным вселенцам для Азовского бассейна относят любые виды, обитающие в дельтовых или эстуарных районах Азии и Америки, особенно тех, где развито судоходство.

Представители отряда Decapoda играют важную роль не только в функционировании

экосистемы, являясь хищниками и деструкторами, но и имеют большое значение как продукт питания человека. Фауна десятиногих ракообразных Азово-Черноморского бассейна хорошо изучена и насчитывает 52 вида [Аносов, 2016]. Проводились специальные исследования чужеродных видов декапод для экосистем этого бассейна [Залота, 2017].

Креветки рода *Palaemon* представлены в Азово-Черноморском бассейне тремя нативными видами атлантического происхождения: крайне редкий *Palaemon serratus* (Pennant, 1777), и обычные, в том числе в Азовском море, *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 и *Palaemon elegans* Rathke, 1837. Последний вид, как выдерживающий наибольшее опреснение неоднократно отмечался в дельте Дона и кутовой части Таганрогского залива [Шохин, 2004]. В последнее время в фауне Азово-Черноморского бассейна добавилось два новых вида рода *Palaemon* из юго-восточной Азии: *Palaemon longirostris* H. Milne-Edwards, 1837 и *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, выдерживающие широкий спектр солёности, последний в ходе комплексных экспедиций ЮНЦ РАН был обнаружен в дельте Дона и кутовой части Таганрогского залива.

Цель настоящего исследования – идентификация представителей рода *Palaemon*, обнаруженных летом 2021 г. в протоках дельты Дона и Нижнем Дону, ранее для данной акватории в сводках гидробионтов не приводившихся. Для реализации заявленной цели была проведена инвентаризация коллекционных фондов ЮНЦ РАН и проанализирован собранный в 2021 г. материал.

Материал и методы

Основная часть материала была поймана в водотоках в окрестностях Береговой научно-экспедиционной базы (БНЭБ) «Кагальник» ЮНЦ РАН (дельта Дона) (47.077895° с. ш., 39.304090° в. д.; 47.078652° с. ш.,

39.304616° в. д.; 47.119209° с. ш., 39.335370° в. д.), а также в кутовой части Таганрогского залива (47.066875° с. ш., 39.270461° в. д.) во время ихтиологических учётов летом и осенью 2021 г. Креветки из окрестностей г. Аксая (р. Дон, 47.249199° с. ш., 39.867391° в. д.), также собранные летом и осенью 2021 г., были переданы научным сотрудником ЮНЦ РАН к. б. н. Т.А. Соколовой. Был проанализирован коллекционный материал прошлых лет, среди которого в сборах 2016 г. найден экземпляр креветки, схожий с особями, отмеченными в массе в летне-осенний период 2021 г. в водотоках дельты Дона.

Часть креветок в настоящее время содержится в садках на БНЭБ «Кагальник» в жи-

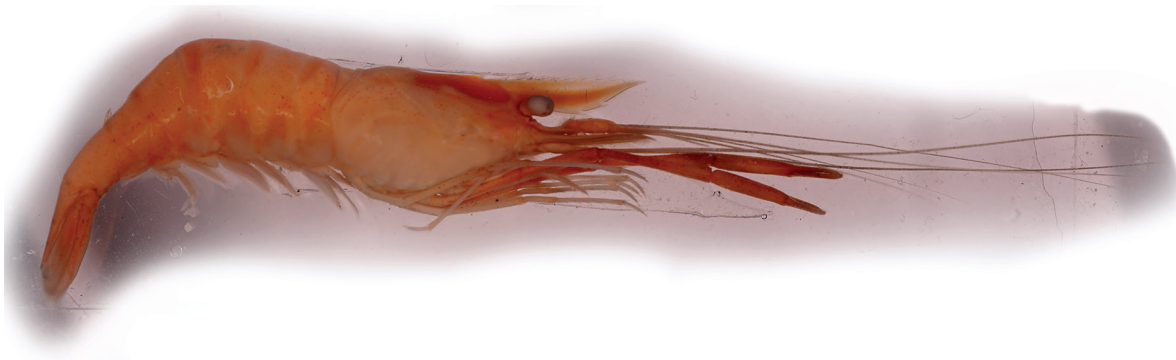


Рис. 1. Внешний вид *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902.

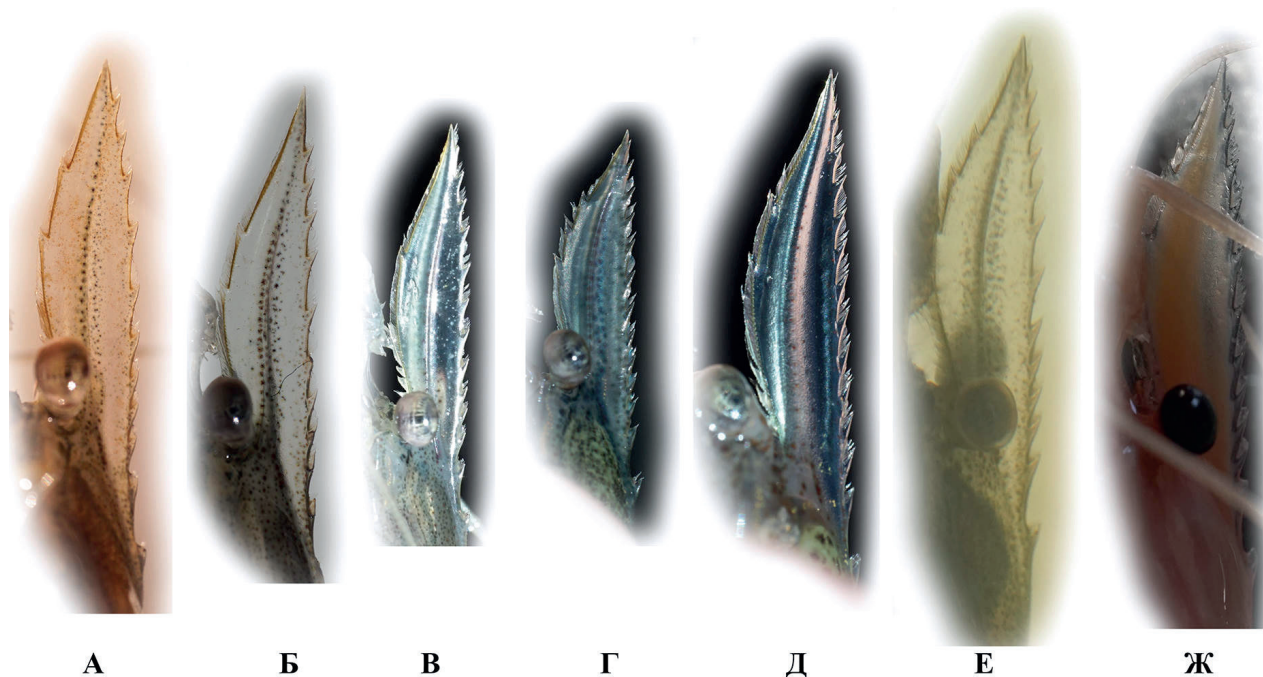


Рис. 2. Роострум *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 А – Е, экземпляры, собранные в 2021 г., Ж – коллекционный экземпляр, собранный 22 октября 2016 г.

вом виде, часть была зафиксирована 96%-м этанолом; экземпляр 2016 г. зафиксирован 4%-м формальдегидом.

Для идентификации использовались определительные таблицы [Gonzalez-Ortegon, Cuesta, 2006]. *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (рис. 1) может быть легко диагностирован и отличается от других видов рода, обитающих в Азовско-Черноморском бассейне, строением роострума, несущего на дорзальной поверхности от 10 до 13 зубцов, в том числе 3 позади глазной орбиты (рис. 2).

Результаты и обсуждение

Нативный ареал *Palaemon macrodactylus* расположен в Пацифике, в первую очередь в эстуариях крупных рек Юго-Восточной Азии. Это эвригалинный вид, который может встречаться в воде с солёностью 5–35‰. В местах нативного обитания обычно находится в эстуариях, с диапазоном солёности воды от 1 до 15‰, Наибольшую плотность образует в верхней части устьев рек, при солёности, равной 10‰ или ниже [Gonzalez-Ortegon, Cuesta, 2006].

В 1950-х гг. *P. macrodactylus* был обнаружен в заливе Сан-Франциско, Калифорния [Newman, 1963], в настоящее время активно распространился по всему Тихоокеанскому побережью США, с 1970-х гг. прижился в юго-восточной Австралии [Ashelby et al., 2013]. С начала 1990-х вид начал активно осваивать атлантический бассейн. Для Европы впервые отмечен в эстуариях рек Стур и Оруэл в Великобритании в 2004 г. [Ashelby et al., 2004], хотя данные коллекций показали его наличие на р. Темза ещё в 1992 г. [Worsfold, Ashelby, 2006]. В период с 2004 по 2009 г. этот вид был обнаружен практически по всему атлантическому побережью Европы [Ashelby et al., 2013]. В 2009 г. довольно многочисленные популяции этого вида были обнаружены в Чёрном море в районе Констанцы, Румыния [Micu, Niță, 2009], и в 2010 – в Варненском заливе, Болгария [Raykov et al., 2010]. Коллекционные данные показали, что первые экземпляры были собраны ещё в 2002 г., но были изначально ошибочно определены [Micu, Niță, 2009].



Рис. 3. Известное распространение креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 в Азово-Черноморском бассейне по [Тимофеев и др., 2019] и наши находки в Таганрогском заливе и р. Дон (на врезке).

Еще в 2016 г. С.Е. Аносов [2016] в своём обзоре декапод азово-черноморского бассейна приводил этот вид для Чёрного моря только по литературным данным из Румынии и Болгарии, но уже с 2018 г. он был указан для территориальных вод России – Керченского пролива (включая находки личинок) [Евченко и др., 2019; Кулиш, Левинцова, 2019; Тимофеев и др., 2019]. Можно сказать, что с этого момента ожидать его обнаружение в Таганрогском заливе и Дону, было делом времени.

В 2021 г. вид *P. macrodactylus* массово отмечается в кутовой части Таганрогского залива и дельте Дона, доходя вверх по Дону как минимум до г. Аксай (расстояние от устья составляет 60 км) (рис. 3.). Среди собранных экземпляров примерно половина была представлена самками с икрой. Для восточной части Азовского моря вид указан впервые, хотя, несомненно, инвазия произошла ранее. Изучение коллекционных материалов показало, что первоначальное вселение могло быть не позже 2016 г. – на рисунке 2Ж видно, что строение рострума креветки, собранной 22.10.2016 г., позволяет её идентифицировать как *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902.

Исходя из массовости вида в биотопах, а также наличия многочисленных самок с икрой можно с большой долей уверенности говорить об успешной натурализации *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 в Азовском море и формировании жизнестойкой популяции. Успешной натурализации могло способствовать повышение минерализации как, собственно, в море и Таганрогском заливе, так и в дельте Дона. В настоящее время для устьевой области реки характерно сложное сочетание пресных, слабосоленых и солоноватых вод. Отмечено, что даже во время сгонов на этой акватории фиксируется значительное повышение солёности (до 5‰) [Матишов, Григоренко, 2017].

В настоящий момент наиболее популярной гипотезой появления этого вида в Чёрном море и Керченском проливе является завоз с балластными водами [Евченко и др., 2019; Кулиш, Левинцова, 2019; Тимофеев и др., 2019].

На наш взгляд, только первичная инвазия в воды Чёрного моря могла быть связана

с завозом с балластными водами, в то время как характер распространения новых находок скорее говорит о естественной экспансии вида в Чёрном и Азовском морях. Наличие экземпляра 2016 г. в кутовой части Таганрогского залива свидетельствует о более раннем этапе инвазии в воды Азовского моря, до этого первые находки в Керченском проливе были датированы 2018 г.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ЮНЦ РАН – И.А. Мельникову и Т.А. Соколовой за помощь в сборе материала, В.Ю. Шматко за помощь в подготовке иллюстраций.

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках реализации государственного задания ЮНЦ РАН, №№ гр. проектов 122011900153-9 и 122020100328-1.

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

- Аносов С.Е. Характеристика фауны Decapoda Азово-Черноморского бассейна. Качественные и количественные изменения за последнее столетие: Дис. ... канд. биол. наук, М.: ФГБНУ «ВНИРО», 2016. 438 с.
- Булышева Н.И., Сёмин В.Л., Шохин И.В., Савикин А.И., Коваленко Е.П., Бирюкова С.В. Чужеродные виды зообентоса в экосистемах Нижнего Дона и Азовского моря на рубеже XX–XXI вв. // Труды Южного научного центра Российской академии наук. 2020. Т. 8. С. 256–273.
- Евченко О.В., Заремба Н.Б., Ребик С.Т. О находке личинок креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) в Керченском проливе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 27–35.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К. Инвазия двустворчатого моллюска *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Bivalvia: Cyrenidae) в бассейн Нижнего Дона // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. №. 1. С. 44–50.

- Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО РАН, 2017. 24 с.
- Кулиш А.В., Левинцова Д.М. Фауна десятиногих ракообразных (Decapoda Latrelle, 1802) акватории Керченского пролива (Азовское море): ретроспектива изучения и современный состав // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, вып. 1. С. 53–78.
- Матишов Г.Г., Григоренко К.С. Причины осолонения Таганрогского залива // Доклады Академии наук. 2017. Т. 477. №1. С. 92–96.
- Набоженко М.В. Распространение моллюсков подсемейства Limnocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) в бассейне Азовского моря // Вестник Южного научного центра. 2008. Т. 4, вып. 2. С. 78–82.
- Набоженко М.В., Сон М.О. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и в Таганрогском заливе Азовского моря // В кн.: Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2012. С. 191–197.
- Набоженко М.В., Шохин И.В., Булышева Н.И. Зообентос // В кн.: Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Чёрного морей. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. С. 117–127.
- Савикин А.И. Новые данные о распространении *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 в Таганрогском заливе Азовского моря // Наука Юга России. 2020. Т. 16, вып. 4. С. 84–87.
- Сёмин В.Л., Коваленко Е.П., Савикин А.И. *Aracia* sp. (Polychaeta: Sabellidae) из дельты р. Дон // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 97–101.
- Сёмин В.Л., Сикорский А.В., Коваленко Е.П., Булышева Н.И. Вселение представителей рода *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Polychaeta: Spionidae) в дельту Дона и Таганрогский залив // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 109–120.
- Сёмин В.Л., Сикорский А.В., Савикин А.И. *Streblospio* cf. *gynobranchiata* (Polychaeta, Spionidae) из восточной части Таганрогского залива // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 1. С. 119–120.
- Сон М.О., Набоженко М.В., Шохин И.В. Бассейн Дона – новый этап экспансии *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) (Gastropoda, Hydrobioidea) в Европе // Доклады Академии наук. 2008. Т. 419, вып. 4. С. 572–573.
- Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea Decapoda Palaemonidae) в территориальных водах России в черноморско-азовском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 110–119.
- Шохин И.В. Ракообразные макрозообентоса Таганрогского залива летом 2003 г. // В кн.: Материалы XXII конференции молодых учёных Мурманского морского биологического института (г. Мурманск, апрель 2004 г.) / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2004. С. 219–224.
- Шохин И.В. Первая находка креветки рода *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) в реке Дон // Наука Юга России. 2018. Т. 14, вып. 2. С. 109–112.
- Ashelby C.W., De Grave S., Johnson M.L. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): an interrogation of records and a synthesis of data // Crustaceana. 2013. Vol. 86. P. 594–624.
- Ashelby C.W., Worsfold T.M., Franssen C.H.J.M. First records of the oriental prawn *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Caridea), an alien species in European waters, with a revised key to British Palaemonidae // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84. P. 1041–1050.
- González-Ortegon E; Cuesta JA. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus* // Journal of Marine Biology Association United Kingdom. 2006. Vol. 86(1). P. 93–102.
- Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonidae) from the Black Sea // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4(4). P. 597–604.
- Newman W.A. On the introduction of an edible oriental shrimp (Caridea, Palaemonidae) to San Francisco Bay // Crustaceana. 1963. Vol. 5. P. 119–132.
- Raykov V.S., Lepage M., Pérez-Domínguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria // Aquatic Invasions. 2010. Vol. 5. P. 91–95.
- Son M.O., Novitsky R.A., Dyadichko V.G. Recent state and mechanisms of invasions of exotic decapods in Ukrainian rivers // Вестник зоологии. 2013. 47(1). P. 45–50.
- Syomin V., Stradomsky B., Fomina E., Matishov D., Sikorski A., Bastrop R., Köhler N. The invasion of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don River mouth and the Taganrog Bay: morphological and genetic study // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2017. Vol. 97. No. 5. P. 975–984.
- Worsfold T.M., Ashelby C.W. Additional UK records of the non-native prawn *Palaemon macrodactylus* (Crustacea: Decapoda) // JMBA2 Biodiversity Records. 2006. Vol. 5547. P. 1–3.

EXPANSION OF ORIENTAL SHRIMP *PALAEEMON MACRODACTYLUS* RATHBUN, 1902 (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE) IN THE AZOV-DON BASIN

© 2022 Matishov G.G.*, Shokhin I.V.**, Bulysheva N.I.***, Kovalenko M.V.****

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

e-mail: *matishov_ssc-ras@ssc-ras.ru, **bulysheva@ssc-ras.ru, ***akvabaza@yandex.ru, ****ishohin@mail.ru

Shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 of East Asian origin has successfully naturalized in the Taganrog Bay of the Sea of Azov and is currently entering the Lower Don, where it is currently found in large quantities. The species was first recorded for the eastern part of the Sea of Azov; there is a specimen collected in 2016 among the collection material. The found individuals with eggs indicate that *P. macrodactylus* formed a self-reproducing population in the Don delta and the eastern part of the Taganrog Bay.

Key words: Crustacea, Decapoda, Palaemonidae, *Palaemon macrodactylus*, Sea of Azov, Taganrog Bay, Don, alien species.

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОДА *DREISSENA* В КРУПНОМ ПРИТОКЕ ВОДОХРАНИЛИЩА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ (НА ПРИМЕРЕ РЕКИ СВЯЯГА)

© 2022 Михайлов Р.А.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, 445003, Россия;
e-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021. После доработки 21.07.2022. Принята к публикации 15.08.2022

Инвазии чужеродных видов моллюсков вызывают большой интерес в результате их серьёзных экологических и экономических воздействий. В нашем исследовании мы приводим новую информацию о распределении и количественных характеристиках моллюсков из рода *Dreissena* в одном из притоков Куйбышевского водохранилища. Выявлен факт проникновения видов в р. Свяяга вплоть до её верхнего течения. Численность и биомасса дрейссены имели значительную вариабельность на различных биотопах, имея тренд постепенного увеличения по направлению к устью реки. Установлено доминирование аборигенных видов в верхнем и большинстве участков среднего течения реки, в нижнем чаще преобладала чужеродная малакофауна. Сравнение морфометрических характеристик раковин выявило значимые различия между двумя родственными видами дрейссенид на всём протяжении реки, за исключением устья. Нами уставлено, что определяющими факторами среды для распределения и развития видов дрейссены в р. Свяяга являются скорость течения, глубина, ширина участков реки и отсутствие твёрдого субстрата в воде.

Ключевые слова: моллюски, *Dreissena*, чужеродные виды, распространение, бассейн Волги, река.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-114-129

Введение

Изучение чужеродных видов стало исключительно важным из-за растущего количества сообщений о проникновении всё новых видов в неосвоенные водоёмы-реципиенты [Simões et al., 2009; Boltovskoy, Correa, 2015; Шурганова и др., 2019]. Их натурализация за пределами естественного ареала представляет собой одну из самых серьёзных и наиболее необратимых угроз биологическому разнообразию и целостности экосистем в глобальном масштабе [Simberloff, 1996; Sala et al., 2000]. Кроме того, остро стоит вопрос последствий биологических инвазий для хозяйственной деятельности человека. Влияние их столь велико, что способно приводить к значительным потерям для экономики. Только по некоторым подсчётам убытки от вселения чужеродных видов в водоёмы США за несколько лет составили 120 млрд долларов [Pimentel et al., 2005].

Процесс вселения чужеродных видов происходит в разных пространственных масштабах. Первоначальная интродукция в новые континенты и моря, вызванная деятельностью человека, в дальнейшем приводит к расселению видов по регионам и далее к локальному распространению по всем подходящим местообитаниям [Karatajev et al., 2011].

Одной из ключевых групп биологических инвазий являются моллюски. Это важнейший компонент водных экосистем в составе бентоса водоёмов по численности, биомассе и разнообразию. Распространение многих видов этой группы показало существование крупных инвазионных коридоров – путей экспансии, общих для большого числа видов-вселенцев [Vaate et al., 2002; Биологические..., 2004; Сон, 2007]. Наиболее известными вселенцами среди моллюсков являются представители понто-каспийского комплекса из рода *Dreissena*. Вид *Dreissena (Dreissena) polymorpha* (Pallas, 1771) начал распространяться по всей Евразии

около 200 лет назад и в настоящее время колонизировал большую часть Западной Европы [Старобогатов, 1994; Karatayev et al., 2007b; Van der Velde, Rajagopal, Vaate, 2010]. Другой родственный вид *Dreissena (Pontodreissena) bugensis* (Andrusov, 1897) только недавно (с 1980-х гг.) появился за пределами своего основного ареала – бассейна Чёрного моря [Orlova et al., 2005; Zhulidov et al., 2010]. На другом континенте, в Северной Америке, эти два вида впервые были отмечены почти одновременно в середине 1980-х гг. [Hebert, Muncaster, Mackie, 1989; Mills et al., 1993; Carlton, 2008]. Однако первый вид был зарегистрирован во всех пяти Великих озёрах всего через несколько лет, второй распространялся значительно медленнее и был найден спустя более десяти лет после обнаружения [Nalera et al., 2010].

Необычайный успех инвазии дрейссены можно объяснить, в первую очередь, способностью видов расселяться как на взрослой, так и на личиночной стадиях. Зрелые особи крепятся к твёрдым субстратам и тем самым легко распространяются, например, прикрепляясь к корпусам судов или плавучих объектов, в то время как планктонные личинки переносятся течением или в балластных водах [Johnson, Carlton, 1996; Mackie, Claudi, 2010]. Кроме того, дрейссениды имеют высокую плодовитость [Sprung, 1991; Mackie, Schloesser, 1996], отличаются быстрым ростом и ранней половой зрелостью (размножение в возрасте <1 года) [McMahon, Bogan, 2001; Karatayev, Burlakova, Padilla, 2006; Karatayev et al., 2007a].

Распространение и обилие дрейссены может зависеть от многих факторов, включая время с момента первоначального проникновения, качество воды, тип донного субстрата и многие другие факторы [Karatayev, Burlakova, Padilla, 1997, 1998]. Однако до сих пор неизвестна степень влияния этих факторов, контролирующих численность популяций дрейссены, что ограничивает способность прогнозировать масштабы воздействия на экосистемы, в которые они вторгаются.

Одним из важнейших векторов расселения инвазий является бассейн р. Волги. В нем дрейссена относится к одному из мно-

гочисленных представителей гидробионтов, влияющих на качество воды. Известна существенная роль моллюсков рода как кормового объекта многих видов рыб и водоплавающих птиц [Антонов, 2000]. Проникновение дрейссены в реки первого порядка бассейна способствует быстрому расселению других чужеродных видов, обитающих в консорции.

Водотоки, находящиеся в значительном подпоре крупных водохранилищ, первые подвергаются колонизации чужеродными видами. Кроме того, благоприятными местами для вторжения считаются изменённые путём регулирования русла рек [Beisel, Lévêque, 2010].

Несмотря на широкое распространение моллюсков-вселенцев в крупных речных бассейнах, сведений о колонизации их притоков в научной литературе немного [Сон, 2009], поэтому целью нашего исследования является оценка особенностей распространения, сравнительный анализ количественных характеристик и экологических предпочтений *D. (D.) polymorpha* и *D. (P.) bugensis* в р. Свияга.

Материалы и методы исследования

Река Свияга – наиболее крупный правобережный приток Куйбышевского водохранилища (р. Волга). Она берёт начало на восточном склоне Приволжской возвышенности в 5 км к ЮЗ от с. Кузоватово. Протекает вытянутой узкой полосой в меридиональном направлении вдоль р. Волги по возвышенной волнистой равнине, сильно пересечённой оврагами и балками. Устьевой участок затоплен водами Куйбышевского вдхр., образуя Свияжский залив протяжённостью более 10 км. Длина реки составляет 375 км, площадь водосбора – 16 700 км², средний уклон – 0.6‰. Ширина в естественном состоянии – 20–30 м, глубина – 0.3–4 м. Водосбор реки по форме резко асимметричен: левобережная его часть занимает 73% общей площади и имеет плавные мелкие очертания рельефа; правобережье отличается значительными повышениями и понижениями. Берега русла крутые, местами пологие, на значительном протяжении поросшие кустарником [Ресурсы..., 1971].

Вода р. Свияга по соотношению главных ионов относится к гидрокарбонатному клас-

су кальциевой группе и почти на всём протяжении характеризуется как «умеренно загрязнённая», а в черте городов – как сильно загрязнённая. На реке имеется ряд плотин, из которых наиболее крупная расположена возле г. Ульяновска [Ресурсы..., 1971].

Материалом для исследования послужили пробы, собранные в ходе экспедиционных работ на глубоководных и прибрежных участках р. Свияга в июле 2019 г. (рис. 1). Отбор проб был осуществлён на 13 станциях от истока до устья реки (табл. 1). Количественные и качественные пробы на неглубоких участках собирали согласно стандартной площадной методике с применением гидробиологического скребка (длина ножа 0.2 м) и количественной рамки (1 м²), на глубоководных – с помощью дночерпателя Экмана – Берджа с площадью захвата 0.025 м² по 2 подъёма на станции [Жадин, 1952; Руководство..., 1992]. Всего было отобрано 22 пробы. Собранный материал промывали через сито с ячейёй 0.23 мм. Пробу в

полевых условиях фиксировали 95%-м раствором этанола, который через неделю заменяли на 70%-й [Старобогатов и др., 2004].

Камеральная обработка проб проводилась согласно общепринятым методикам с применением стереоскопического микроскопа МБС-10 [Методика..., 1975]. Возраст определяли по числу годовых линий на раковине, маркирующих зимнее замедление роста. Были проведены морфометрические промеры с помощью штангенциркуля (с точностью 0.01 мм): высота (H), ширина (W) и длина (L) раковин. Видовая идентификация собранного материала определена по совокупности конхиологических признаков и соответствует современной номенклатуре, принятой в каталоге пресноводных моллюсков территории бывшего СССР [Vinarski, Kantor, 2016].

Исследованные особи из р. Свияга хранятся в коллекции пресноводных моллюсков Института экологии Волжского бассейна РАН – филиал СамНЦ РАН, г. Тольятти.

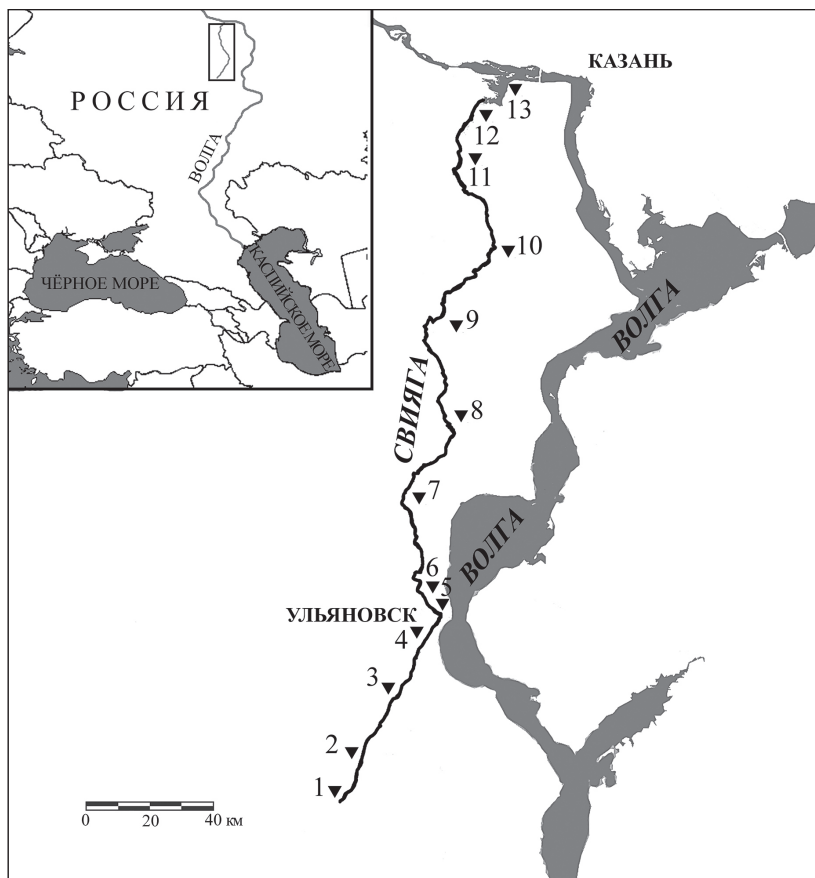


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб на р. Свияга: 1 – с. Кузоватово (исток), 2 – с. Чириково, 3 – с. Стоговка, 4 – 1 км выше г. Ульяновска, 5 – г. Ульяновск, 6 – 1 км ниже г. Ульяновска, 7 – с. Возжи, 8 – г. Буинск, 9 – п. Свияжский, 10 – с. Бурундуки, 11 – с. Каинки, 12 – 10 км выше устья, 13 – Свияжский залив (устье).

Таблица 1. Координаты станций отбора проб на р. Свияга.

Станции	Координаты
с. Кузоватово (исток)	53°52.42' с. ш., 47°57.50' в. д.
с. Чириково	53°75.42' с. ш., 47°85.05' в. д.
с. Стоговка	53°96.32' с. ш., 48°01.28' в. д.
1 км выше г. Ульяновска	54°18.81' с. ш., 48°23.90' в. д.
г. Ульяновск	54°28.03' с. ш., 48°32.81' в. д.
1 км ниже г. Ульяновска	54°37.64' с. ш., 48°27.65' в. д.
с. Вожжи	54°74.12' с. ш., 48°33.58' в. д.
г. Буинск	54°99.92' с. ш., 48°35.74' в. д.
п. Свияжский	55°23.07' с. ш., 48°46.45' в. д.
с. Бурундуки	55°50.35' с. ш., 48°47.00' в. д.
с. Каинки	55°64.86' с. ш., 48°49.44' в. д.
10 км выше устья	55°70.68' с. ш., 48°58.29' в. д.
Свияжский залив (устье)	55°76.37' с. ш., 48°67.05' в. д.

Одновременно со сбором моллюсков для каждой станции проводили описание биотопа и определяли ряд физико-химических и гидрологических параметров. С помощью аналитических приборов определяли водородный показатель и температуру воды (НН 98127), концентрацию растворённого в воде кислорода (НН 9146); измеряли скорость

течения, глубину, ширину, прозрачность, устанавливали характер донных отложений, площадь зарастаемости макрофитами (табл. 2).

Различия в размерных характеристиках раковин видов оценивали с помощью метода главных координат (РСоА), предварительно рассчитывалась матрица дистанций Махалобиса. Для проверки нулевой гипотезы

Таблица 2. Некоторые характеристики участков р. Свияга в июле 2019 г.

Параметры	Участки реки		
	Верхний	Средний	Нижний
Глубина, м	0.1–1.5	0.7–3.5	2.4–10.5
Ширина, м	2–9	7–300	50–3500
Скорость течения, м/с	0.42–0.31	0.01–0.30	0.01–0.23
Прозрачность, м	до дна	0.3–1.1	0.4–2.5
Зарастаемость, %	3–80	1–10	0.1–5
Растворённый кислород, мг/л	8.2–9.4	8.1–10.2	9.2–10.4
Температура, °С	18.6–26	20.9–25.4	22.1–27.9
рН	7–7.7	7.5–7.9	7.4–8
Тип грунта	*п; ил+р.о.	п+к; ил+р.о.+к; ил+р.о.; п+к+г; п+г;	П+ил+р.о.+гл; ил+п+к; ил+гл; ил+п; п+ил;

Примечание. * ил – ил, к – камни, г – галька, гл – глина, р.о. – растительные остатки, п – песок.

о близости видов использовался непараметрический дисперсионный анализ Андерсона [Anderson, 2006]. Анализ взаимосвязи численности чужеродных видов в градиенте абиотических факторов среды проводили с применением канонического анализа соответствий (ССА). Силу связи моллюсков с экологическими переменными оценивали с помощью перестановочного теста Монте-Карло.

Все расчёты были выполнены с использованием статистической среды R v. 4.0.5 и её пакетов *vegan*, *reshape2*.

Результаты исследования

В ходе исследований малакофауны средней р. Свияга от истока до места впадения в Куйбышевское вдхр. нами было зарегистрировано 39 видов моллюсков, относящиеся к двум классам и 12 семействам. В составе моллюсков, наряду с аборигенными видами, были зарегистрированы представители чужеродной фауны понто-каспийского происхождения *Dreissena (Dreissena) polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena (Pontodreissena) bugensis* (Andrusov, 1897). Особи найдены на разных биотопах верхнего, среднего и нижнего течения реки. Представители видов, ведущие прикрепленный образ жизни, отмечены на различных погруженных в воду твёрдых субстратах как минерального, так и органического происхождения. Чаще всего моллюски были прикреплены к зарослям макрофитов и отмершим частям растений (ветки, коряги), реже к камням и крупным представителям семейства Unionidae.

Несмотря на обилие подходящих субстратов на всех участках реки виды были найдены не на всех биотопах. *D. (D.) polymorpha* обнаружены нами на 11 из 13 исследованных станций, исключение составляют два участка верхнего течения реки. *D. (P.) bugensis* отмечалась значительно реже и зарегистрирована всего на 5 станциях. Их совместное обитание отмечалось в 45% проб. При этом *D. (P.) bugensis* всегда находился в совместных поселениях с другим родственным видом.

D. polymorpha успешно проникла в верхнее течение реки на расстояние 325 км от

устья. Здесь особи были найдены прикрепленными к камням разного размера. Далее вниз по течению реки вид отмечался на всех станциях вплоть до устья, что говорит о его стабильном существовании в р. Свияга длительное время. *D. (P.) bugensis*, вселившись в реку, максимально проник вглубь до среднего течения на 260 км от устья. Особи были прикреплены к зарослям макрофитов и веток. Выше по течению водотока он подняться не смог видимо в силу многих лимитирующих факторов, основными из которых являются скорость течения и малая глубина на участках реки (табл. 1). Однако надо отметить, что, проникнув в среднее течение реки, моллюск сформировал устойчивые популяции только на станции в малом водохранилище (г. Ульяновск) и на станции в 1 км после плотины города, на остальных, расположенных ниже, вид не встречается, и особи начинают регистрироваться только в биотопах нижнего течения, в 50 км от устья.

Количественные показатели *D. (D.) polymorpha* в р. Свияга изменялись в широких диапазонах: от 7 до 171 экз./м² по численности и от 1.2 до 270.12 г/м² по биомассе (рис. 2). Максимальные значения отмечены в малом водохранилище, в черте г. Ульяновска. Минимальные значения зарегистрированы на станции возле п. Свияжский.

Численность и биомасса *D. (P.) bugensis* также изменялись в широких пределах и колебались от 12 до 520 экз./м² по численности и от 1.2 до 270.12 г/м² по биомассе (рис. 3). Высокие значения отмечены в заливе реки, где гидрологические и гидрохимические условия были близки к таковым Куйбышевского вдхр. Меньше всего особей зарегистрировано на станции в 10 км от устья.

Несмотря на то, что виды имеют довольно широкую фенотипическую пластичность, характеристики раковин часто используют для отображения условно-выраженной экспрессии фенотипов в условиях окружающей среды [Minton et al., 2011; Marescaux, Vaate, Doninck, 2012; Dillon, Jacquemin, Pyron, 2013]. Средняя длина оцениваемых особей *D. (D.) polymorpha* (N=180) и *D. (P.) bugensis* (N=100) в реке составляет 19.07±13.75 мм и 16.28±8.95 мм, соответственно. Различия по

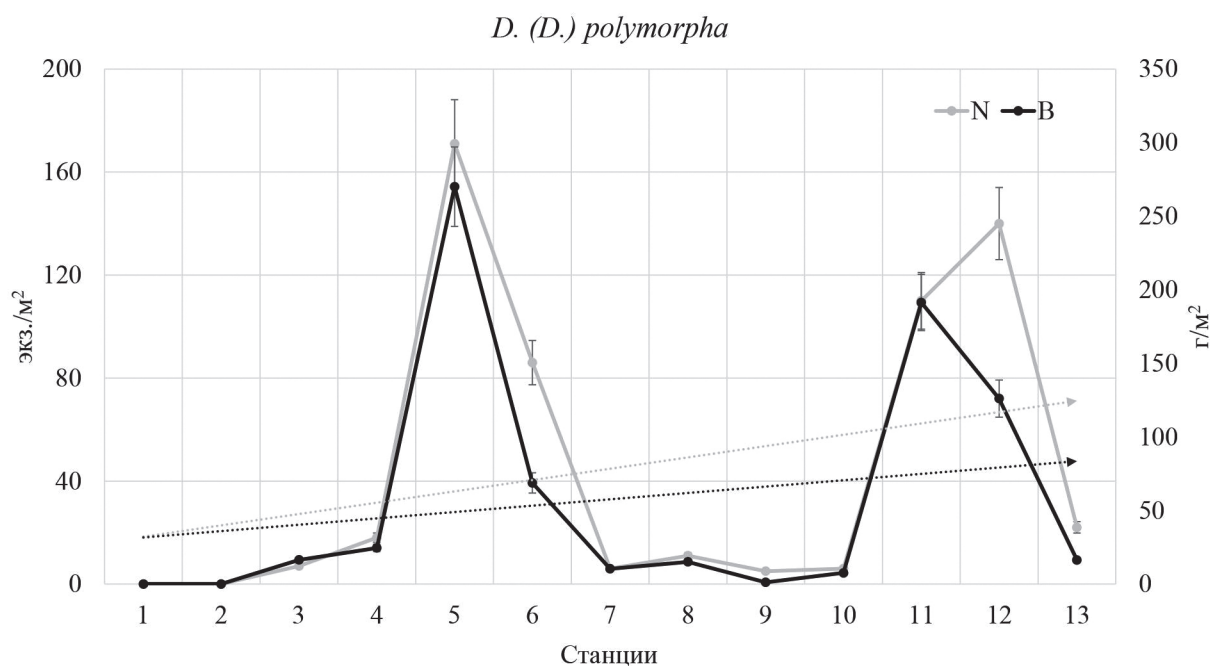


Рис. 2. Динамика численности (N) и биомассы (B) *D. (D.) polymorpha* вдоль продольного профиля р. Свяга; «усами» показана относительная погрешность 10%.

размерам раковин можно установить с помощью анализа главных координат (РСоА), выполненного по основным морфометрическим параметрам раковин (длина, ширина, высота) (рис. 4). Результаты указывают на хорошо выраженные морфологические различия между

видами. Проверка значимости расстояний между центроидами, по сравнению с вариацией размеров раковин видов, проведена с помощью анализа дисперсионных отношений, где чётко прослеживаются различия между группами $F=14.241, p>0.001$.

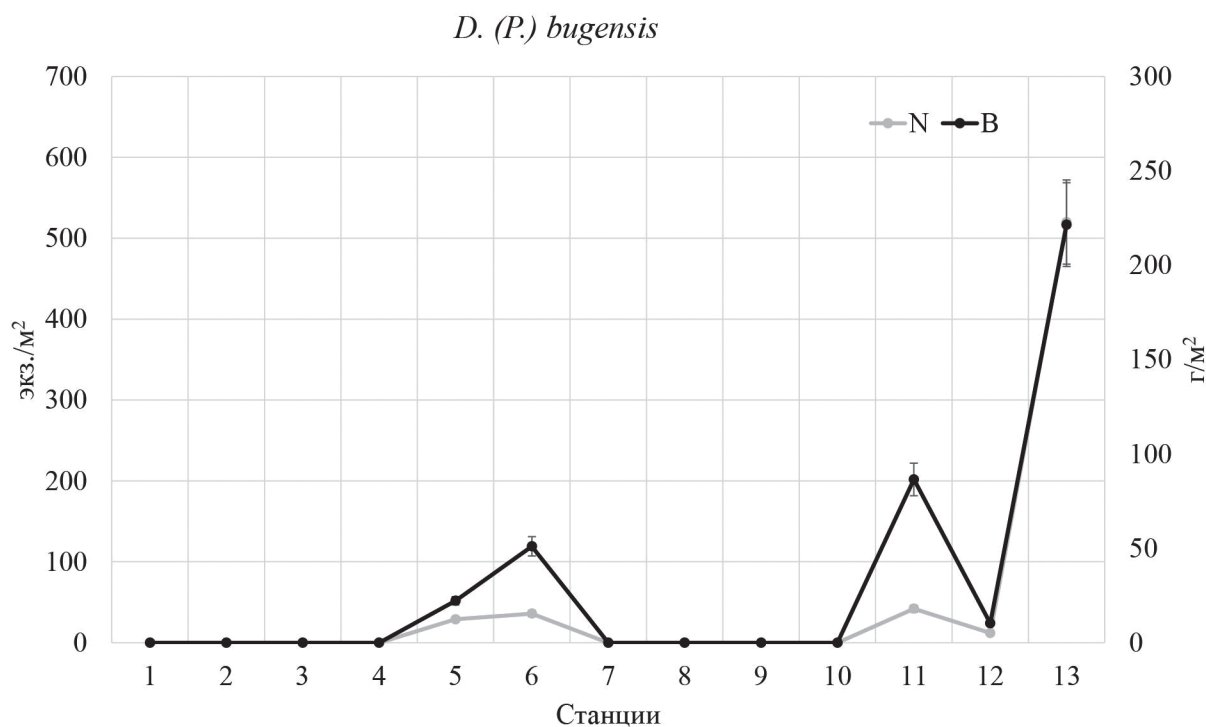


Рис. 3. Динамика численности (N) и биомассы (B) *D. (P.) bugensis* вдоль продольного профиля р. Свяга; «усами» показана относительная погрешность 10%.

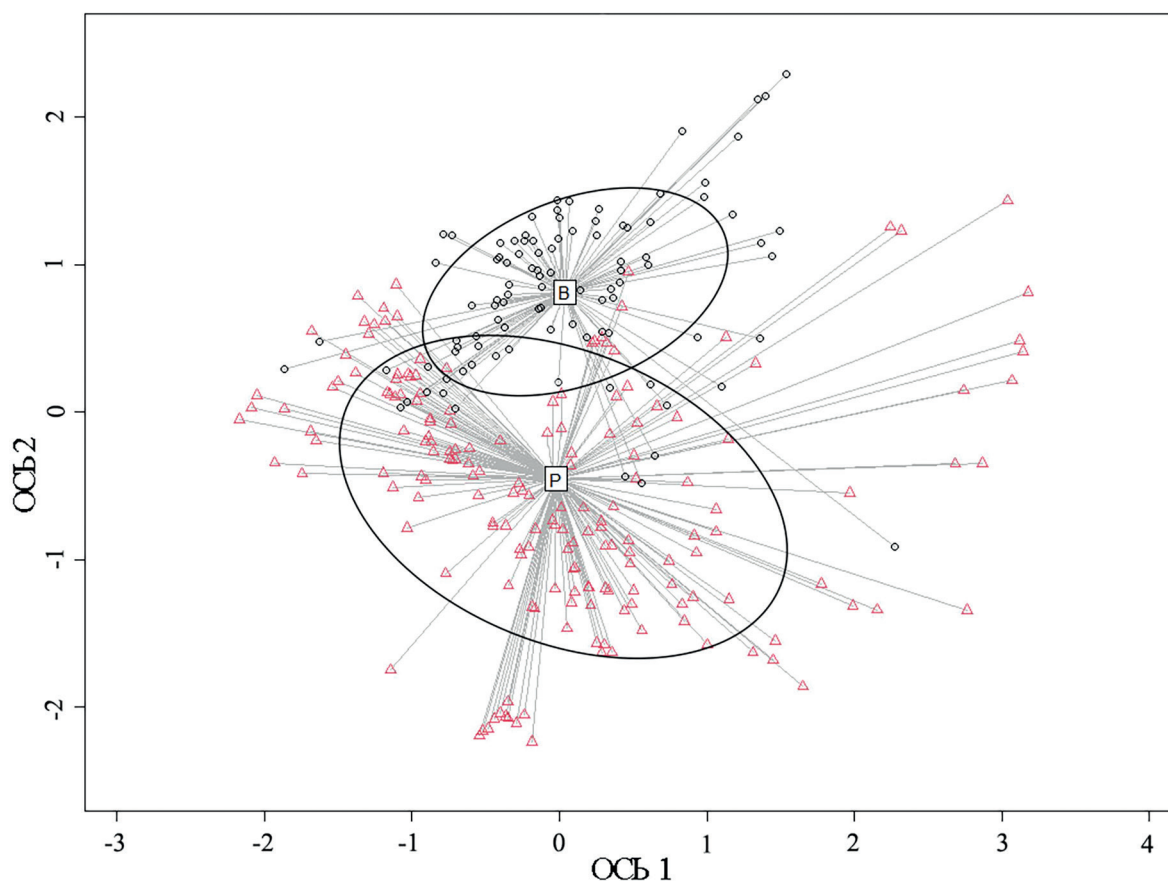


Рис. 4. Взаимосвязь между оценками центроидов для размеров раковин *D. (D.) polymorpha* (P) и *D. (P.) bugensis* (B) в осях двух главных координат.

Совместно с чужеродной фауной, зарегистрированной в р. Свяга, также найдены 37 аборигенных видов. Моллюски были отмечены на каждом исследованном биотопе рипали и медиали реки. Численность видов на станциях изменялась от 3 до 177 экз./м². Основная часть таксонов была найдена на прибрежных участках водотока. Доля особей каждого класса была примерно сопоставима 42:58% с небольшим преобладанием представителей класса *Bivalvia*. Соотношение численности популяций дрейссены и аборигенных видов представлено на рисунке 5.

На станциях верхнего течения реки по численности преобладают аборигенные виды. Это во многом обусловлено экстремально высокой скоростью течения и отсутствием достаточного количества субстратов, на которых может осесть велигер. В среднем течении условия для дрейссены становятся более благоприятными (снижается скорость течения, увеличивается глубина и т. д.), поэтому их доля в составе малакофауны значи-

тельно возрастает, а в малом водохранилище, возле г. Ульяновска и на станции ниже, численность дрейссены сопоставима с местной фауной. Однако в связи с неоднородностью абиотических условий на этом участке реки аборигенные виды на большинстве станций всё-таки имеют более высокие количественные значения. В нижнем течении реки доля чужеродных видов значительно возрастает.

С целью определения связи между изменяющимися экологическими условиями в реке и чужеродными видами была использована одна из процедур прямой ординации – ССА (канонический анализ соответствия). Полученные результаты показали, что первая и вторая оси объясняют 83% вариации зависимости между количественными данными двух видов дрейссены и переменными окружающей среды (рис. 6). Векторы, объясняющие экологические факторы среды, имеют значительную изменчивость направления и длины, что свидетельствует о разной степени влияния на особей чужеродных моллюсков.

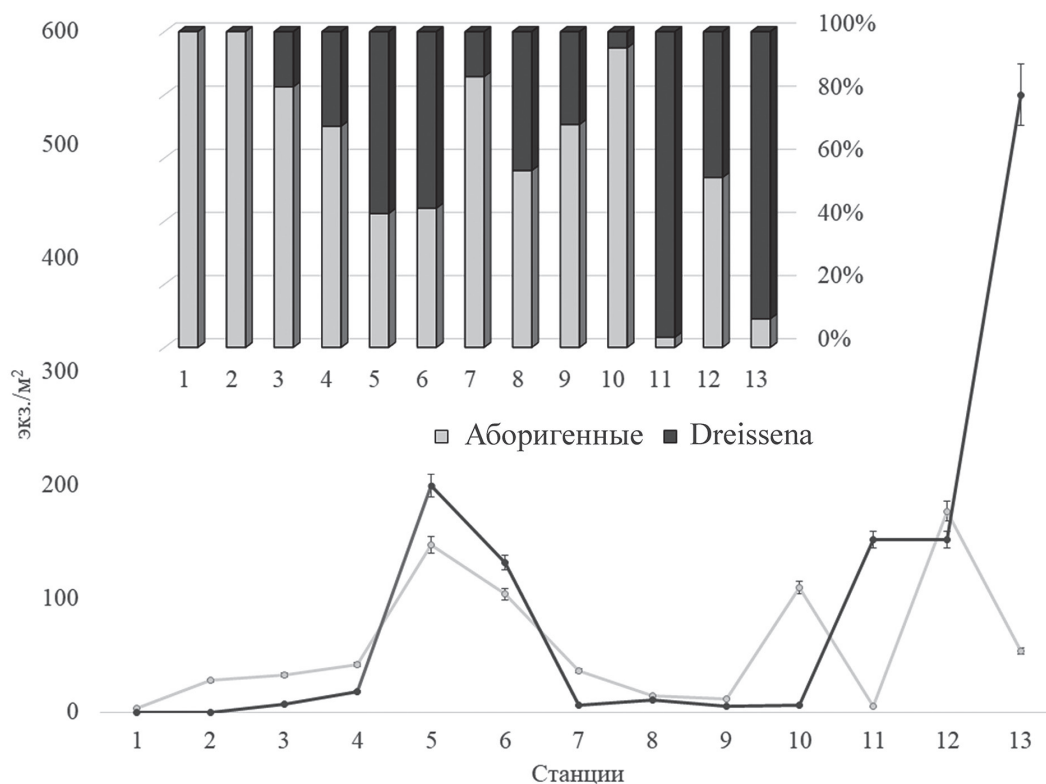


Рис. 5. Динамика численности и процентное соотношение аборигенных видов и моллюсков *Dreissena* в р. Свияга.

Кроме того, наблюдается практически противоположное расположение видов на ординации, что говорит об их отличиях в предпочтении оцениваемых нами абиотических и биотических условий среды в реке.

Результаты рандомизированного теста Монте-Карло показали три значимые переменные среды ($p < 0.05$) (табл. 3). К ним относятся температура, прозрачность воды и ширина участка реки, которые достоверно

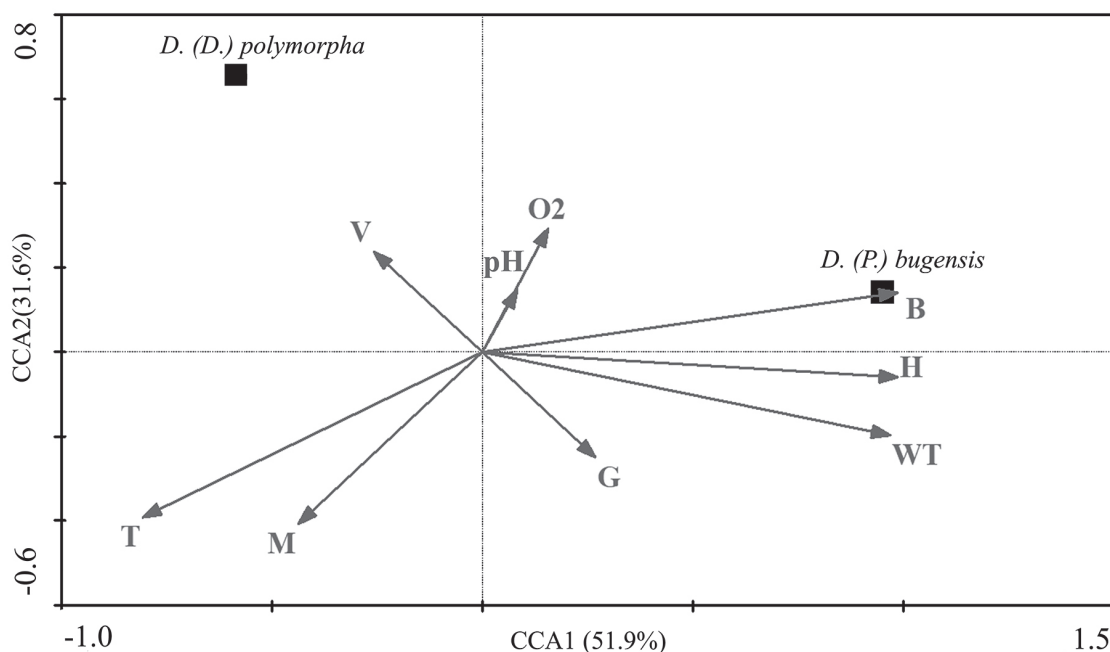


Рис. 6. Ординационная диаграмма ССА связи факторов среды и *Dreissena* в р. Свияга. Векторы: М – зарастаемость, V – скорость течения, Т – температура воды, pH – водородный показатель, O2 – растворенный кислород, G – тип грунта, В – ширина, Н – глубина, WT – прозрачность.

Таблица 3. Результаты пошагового регрессионного анализа методом Монте-Карло, объясняющие связь экологических переменных среды в каноническом анализе соответствий (ССА)

Показатель	χ^2	<i>p</i> -значение	F-критерий
Ширина (В), м	0.51	0.016	14.18
Прозрачность (WT), м	0.29	0.002	68.04
Температура (Т), °С	0.02	0.002	10.7
Зарастаемость (М), %	0	0.126	2.09
Водородный показатель (рН)	0.01	0.146	1.79
Скорость течения (V), м/с	0	0.176	1.66
Растворённый кислород (O ₂), мг/л	0	0.37	1.14
Тип грунта (G)	0	0.042	6.39
Глубина (Н), м	0	0.326	0.58

коррелируют с количественными показателями дрейссены в р. Свияга. Остальные оцениваемые нами факторы такие как водородный показатель, площадь зарастания макрофитами и другие не выявили каких-либо существенных корреляций с численностью видов.

Обсуждение результатов

История изучения расселения *D. (D.) polymorpha* начинается с первого описания вида П.С. Палассом [Паллас, 1773]. За прошедшие столетия в бассейне р. Волги вид значительно расширил свой ареал, проникнув в новые водоёмы-реципиенты из основного русла реки [Филинова, Малинина, Шляхтин, 2008; Курина, 2014, 2020; Михайлов, 2014, 2015, 2017; Перова, 2015; Пряничникова, 2015; и др.]. Инвазия вида может происходить как вследствие человеческой деятельности, так и в рамках эволюционных или исторических преобразований. Современные изменения климата и возрастающее влияние хозяйственной деятельности человека меняют интенсивность действия отдельных факторов среды. В результате этих и других изменений в уже приобретённые ареалы *D. (D.) polymorpha* проникает другой родственный моллюск *D. (P.) bugensis*. Оба вида дрейссенид продолжают совместно расселяться во всё новые, ранее не занятые водные объекты разного типа.

Длительное время в Европе мелководные проточные участки рек и каналов были местами обитания *D. (D.) polymorpha*. Эти условия, вероятно, неблагоприятны для *D. (P.)*

bugensis, который предпочитает тихие глубокие водоёмы и водотоки [Orlova et al., 2005]. Однако *D. (P.) bugensis* при определённых условиях, например, в консорции с *D. (D.) polymorpha*, способна существовать и в более экстремальных условиях. Хотя по-прежнему *D. (D.) polymorpha* всё ещё имеет преимущество в мелководных озёрах и реках, где эти два вида могут сосуществовать [Zhulidov et al., 2006, 2010; Peyer, McCarthy, Lee, 2009; Karatayev et al., 2011, 2014].

Как известно, проникновение дрейссены в средние и малые реки чаще всего происходит благодаря пассивному личиночному дрейфу и прыжковому рассеиванию [Johnson, Padilla, 1996; Johnson, Ricciardi, Carlton, 2001], однако это касается преимущественно устьевых участков и среднего течения. Самостоятельное расселение моллюсков в верховья рек, в связи с высокой скоростью течения, крайне затруднительно, поэтому мы предполагаем, что вид проник так высоко в р. Свияга путём орнитохории или с помощью рыбаков-любителей.

D. (P.) bugensis пока не поднялся так высоко в р. Свияга, как *D. (D.) polymorpha*, однако ухудшающиеся речные условия за последние десятилетия, превращающие среднюю реку в цепь озеровидных расширений за счёт плотин и водохранилищ, вероятно позволят *D. (P.) bugensis* проникнуть, как минимум, в места обитания родственного вида [Минакова, 2004; Ваганова, Давыдова, Климов, 2009]. Как известно, быстрому вторжению дрейссены в реки способствует сооружение водо-

хранилищ [Horvath et al., 1996; Stoeckel et al., 1997; Havel, Lee, Zanden, 2005]. Они представляют собой системы – «ступеньки», которые значительно увеличивают скорость распространения дрейссены; чужеродные виды гораздо чаще встречаются в водохранилищах, чем в естественных водоёмах [Johnson, Olden, Zanden, 2008].

Кроме того, одной из причин закрепления популяций дрейссены в р. Свяга может быть значительная извилистость речного русла [Ресурсы..., 1971], вызывающая образование излучин. В этих участках наблюдается значительная плотность макрофитов и накапливается большое количество разнообразного твёрдого субстрата, в результате чего создаются благоприятные условия для обитания дрейссены.

Численность особей *D. (D.) polymorpha* в р. Свяга была ниже по сравнению с популяциями в других частях ареала. Так, по данным из европейских рек численность моллюсков достигала 14 449 экз./м² в р. Эбро (Ebro, Испания) [Araujo, Valladodi, Gómez, 2010], 1272 экз./м² – в р. Маас (Maas, Бельгия) [Marescaux, Vaate, Doninck, 2012], 12 496 экз./м² – в р. Добра (Dobra, Хорватия) [Žganec, Lajtner, Schultz, Valić, 2020], 5300 экз./м² – в бассейне р. Маньч [Zhulidov et al., 2004]. Объяснить эти различия в количественных показателях довольно сложно, данные разнятся, и подчас невозможно составить ясное представление об этапах заселения и биотопической приуроченности вида [Небоженко, Сон, 2012].

Другой чужеродный вид *D. (P.) bugensis* почти на всех участках р. Свяга имел более низкие количественные значения по сравнению с *D. (D.) polymorpha*. Исключение составляло устье реки, где численность приближалась к средним показателям в Куйбышевском вдхр. (980±277) [Яковлева, Яковлев, 2011]. В то же время полученные нами показатели плотности моллюска оказались близки к зарегистрированным в реках Европы. Так, в р. Дон численность *D. (P.) bugensis* составляла 100 экз./м² [Небоженко, Сон, 2012], в р. Маас (Maas, Бельгия) – 389 экз./м² [Marescaux, Vaate, Doninck, 2012], в р. Рейн (Rhine, Германия) – 26 экз./м² [Imo, Seitz, Johannesen, 2010]. Согласно литературным

данным, различия в распределении и количественных показателях дрейссени обусловлены их экологическими особенностями. *D. (D.) polymorpha* предпочитает небольшую глубину (до 3–5 м), низкую скорость течения, высокое содержание растворённого кислорода и псаммофильные грунты, в то время как *D. (P.) bugensis* встречается преимущественно в глубоководных участках на пелофильных биотопах с низким содержанием растворённого кислорода [Дрейссена..., 1994; Mills et al., 1996; Karatayev, Burlakova, Padilla, 1998; Orlova, Kchlebovich, Komendantov, 1998; Орлова, Щербина, 2002; Биологические..., 2004; Курина, 2020]. Способность обитания *D. (D.) polymorpha* в проточных условиях обусловлена большей скоростью образования поперечных нитей и более высокой прочностью её крепления [Peyer, McCarthy, Lee, 2009], а существование на большой глубине *D. (P.) bugensis* объясняется менее затратным дыханием моллюска. Кроме того, рассматриваемые виды имеют различия в стратегиях размножения. Например, *D. (D.) polymorpha* выделяет больше яиц и тканей тела для размножения, чем *D. (P.) bugensis* [Stoeckmann, 2003].

В целом численность и биомасса совместных популяций дрейссени в р. Свяга имеет общую тенденцию постепенно увеличиваться к устью реки и, хотя в их консорциях характерным является доминирование *D. (D.) polymorpha*, наиболее массовое развитие оба вида имеют в совместных поселениях.

Для *D. (P.) bugensis* большое значение имеет факт раннего вселения другого родственного вида в реку. Так, по нашим наблюдениям, проникновение *D. (D.) polymorpha* в береговую зону малого водохранилища (ст. 5) с высокой плотностью макрофитов позволило сформировать особый тип субстрата – заиленный ракушечник, который впоследствии в массе колонизировался другим видом. В дальнейшем это может привести к смене доминирующего вида, так как *D. (P.) bugensis* является более быстрым захватчиком. Учитывая, что дрейссене требуется от 7 до 12 лет, чтобы достичь максимальной численности популяции после её первоначального вторжения в водоём-реципиент [Burlakova et al.,

2006], вероятно, эта смена может произойти в ближайшие несколько лет.

Ранее установлено, что для обеспечения выживания видов дрейссены глубина реки должна составлять не менее 0.1 м [Bowers, Szalay, 2004]. Это подтверждается нашими исследованиями, так как в мелководных участках р. Свияга с глубиной <0.7 м вселенцы обнаружены не были. Вероятно, такие участки, в силу частого колебания уровня воды, не могут заселяться дрейссеной, так как большинство особей было найдено нами на макрофитах, а изменение уровня приводит к их гибели и, следовательно, элиминированию поселений моллюсков.

Измерение морфометрических параметров моллюсков-вселенцев показало, что на всех участках, за исключением залива реки (ст. 13), *D. (D.) polymorpha* имела большие, чем *D. (P.) bugensis* размерные характеристики раковины. Это, по-видимому, связано с ранним проникновением в реку *D. (D.) polymorpha*. Схожие результаты получены другими авторами [Claxton et al., 1998; Pigneur et al., 2011]. Форма и размер раковин может зависеть от многих факторов – каждое повреждение или изменение условий среды в процессе роста может изменить их геометрию. Чаще они объясняются сезонными изменениями в реке, а также концентрациями поллютантов и калорийностью пищи [Moulton, Goriely, Chirat, 2021].

На разных участках р. Свияга вклад аборигенных и чужеродных видов в общую численность моллюсков существенно различался. В верхнем течении количественные показатели были обусловлены преимущественно развитием местной малакофауны, в среднем – доля вселенцев возрастает, но по-прежнему, на большинстве участков, преобладают аборигенные виды, а в нижнем чаще доминирует инвазионная фауна. Подобные особенности распределения ценозов моллюсков отмечались нами и в других равнинных реках Средней и Нижней Волги [Михайлов, 2014, 2015, 2017].

Представители рода *Dreissena* являются одними из самых распространённых захватчиков пресной воды, оказывая широкомаштабное прямое и косвенное воздействие

на вновь занятые экосистемы [Sousa, Pilotto, Aldridge, 2011]. Наблюдаемые изменения включают сокращение численности и реструктуризацию аборигенных видов моллюсков, вызывая перестройку ресурсной базы экосистемы-реципиента и оказывая экологически значимое воздействие на бентосно-прибрежные и пелагически-глубоководные энергетические пути [Molloy et al., 1997; Burlakova, Karatayev, Padilla, 2000; Karatayev, Burlakova, Padilla, 2002]. Величина и направление этих воздействий на абиотические факторы и местную фауну зависит от особенностей водоёма. Дрейссена обычно оказывает более яркое негативное воздействие на биоту в пределах глубоководных участков, в то время как в прибрежье оно менее выражено или остаётся неизменным после инвазии [Higgins, Vander Zanden, 2010]. Следует отметить, что в отдельных случаях на мелководных участках может наблюдаться положительное влияние дрейссены. Моллюски-вселенцы увеличивают прозрачность воды за счёт активной фильтрации и выделяют в воду питательные вещества, которые улучшают среду обитания для местных флористических и фаунистических групп прибрежного биоценоза [Rodriguez, 2006]. В пределах мелководных участков с низкой плотностью дрейссенид общая биомасса зообентоса может увеличиваться на 10% [Strayer, Smith, 2001].

Результаты проведённого анализа ССА показали статистическую зависимость численности *D. (P.) bugensis* от ширины, глубины и прозрачности реки, то есть нашими исследованиями подтверждается предпочтение популяциями вида условий, складывающихся в зарегулированных участках рек. В то же время другой родственной моллюск проявляет толерантность к большинству рассматриваемых факторов. Выявленные различия в предпочтении условий среды разными видами чужеродных моллюсков подтверждаются результатами исследований [Ricciardi, Serrouya, Whoriskey, 1995; Spidle, Mills, May, 1995; Mills et al., 1996]. Несмотря на то, что при статистическом анализе фактор скорости течения не выявил значимой отрицательной корреляции с видами-вселенцами, он по-прежнему является одним из важней-

ших для распределения дрейссены. Высокая турбулентность потока может вызывать смертность велигеров и уменьшить возможность их расселения [Horvath, Lamberti, 1997; Rehman, Stoeckel, Schneider, 2003]; большинство особей планктонных организмов способны сопротивляться скорости течения <0.1 м/с [Czerniawski, Slugocki, 2017]. Нами было установлено, что в р. Свяга дрейссена не присутствовала на участках со скоростью потока более 0.25 м/с. Таким образом, высокая скорость течения препятствует колонизации видами даже подходящих для них субстратов.

Заключение

Таким образом, в р. Свяга нами зарегистрировано 39 видов моллюсков, среди которых были найдены два чужеродных вида понто-каспийского происхождения: *D. (D.) polymorpha* и *D. (P.) bugensis*. Установлено проникновение *D. (D.) polymorpha* в верхнее течение реки на расстояние 325 км от устья, *D. (P.) bugensis* – в среднее течение на расстояние 260 км. Совместное обитание этих видов наблюдалось в половине исследованных станций. Количественные показатели популяций дрейссенид варьировались в широких пределах, экстремумы были отмечены на глубоководных станциях нижнего течения и в малом водохранилище. Оцениваемые морфометрические характеристики раковин особей в большинстве случаев демонстрировали значимые различия между двумя родственными таксонами, исключение составил участок устья реки, где в совместных поселениях раковины видов имели схожие размеры. Выявлен общий тренд увеличения численности аборигенных и чужеродных видов моллюсков от верхнего течения к нижнему. Доля местных видов преобладает на участках верхнего и среднего течения за исключением малого водохранилища, в то время как в нижнем в основном доминируют представители чужеродной малакофауны.

На основе полученных нами результатов можно предположить, что основными факторами, влияющими на распространение и развитие чужеродных видов в р. Свяга, являются глубина, ширина водотока, отсутствие

необходимого субстрата и скорость течения. Изменение этих параметров среды в биотопах может привести к смене благоприятных условий для дрейссены, что, в свою очередь, скажется на параметрах и свойствах популяций.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность к. б. н. А.И. Файзулину за предоставленную возможность участия в экспедиционных исследованиях на р. Свяга.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках раздела государственного задания ИЭВБ РАН – филиал СамНЦ РАН № 1021060107217-0-1.6.19 «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна».

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

- Антонов П.И. Особенности формирования и динамика популяции моллюска *Dreissena* в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2000. Т. 2. № 2. С. 268–273.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Ваганова Е.С., Давыдова О.А., Климов Е.С. Динамика загрязнения водных объектов промышленными стоками на примере р. Свяга, г. Ульяновск // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Технические науки. 2009. № 2. С. 98–100.
- Дрейссена: систематика, экология, практическое значение / Под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1952. 376 с.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского

- научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 20–29.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Минакова Е.А. Учёт метеорологических факторов в управлении качеством поверхностных вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 24 с.
- Михайлов Р.А. Моллюски-вселенцы реки Большой Иргиз (Нижняя Волга) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 6. № 5 (1). С. 528–532.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Михайлов Р.А. Малакофауна разнотипных водоёмов и водотоков Самарской области. Тольятти: Кассандра, 2017. 103 с.
- Набоженко М.В., Сон М.О. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и в Таганрогском заливе Азовского моря // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования / Под ред. Г.Г. Матишова, В.А. Иванова. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН, 2012. С. 189–195.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорская Академия наук, 1773. 786 с.
- Перова С.Н. Дрейссениды (Bivalvia, Dreissenidae) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 55–63.
- Пряничникова Е.Г. Дрейссениды (Mollusca, Dreissenidae) верхневолжских водохранилищ // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 64–71.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан. Вып. 1. Бассейн р. Волги ниже г. Чебоксары / Под ред. В.Е. Водогрещкого. СПб.: Гидрометеиздат, 1971. 410 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–48.
- Старобогатов Я.И. Биологическое разнообразие моллюсков континентальных водоёмов и состояние его изученности в Российской Федерации и соседних независимых государствах // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 60–65.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. С. 6–492.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Золотарева Т.В., Ручкин Д.С. Новые сведения о находках чужеродной коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) в Нижегородской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 114–122.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 105–118.
- Anderson M.J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions // Biometrics. 2006. Vol. 62. P. 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Araujo R., Valladodi M., Gómez I. Life cycle and density of a newcomer population of zebra mussels in the Ebro River, Spain // The zebra mussel in Europe / Eds G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Leiden: Backhuys, 2010. P. 183–189.
- Beisel J.N., Lévêque C. Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques: Faut-il avoir peur des invasions biologiques? Editions Quae, 2010. 322 p.
- Boltovskoy D., Correa N. Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America // Hydrobiologia. 2015. Vol. 746. No. 1. P. 81–95. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1882-9>
- Bowers R., de Szalay F.A. Effects of hydrology on unionids (Unionidae) and zebra mussels (Dreissenidae) in a Lake Erie coastal wetland // American Midland Naturalist. 2004. Vol. 151. P. 286–300.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves // International Review of Hydrobiology. 2000. Vol. 85. P. 529–541.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. Vol. 571. P. 133–146.
- Carlton J.T. The zebra mussel *Dreissena polymorpha* found in North America in 1986 and 1987 // Journal of Great Lakes Research. 2008. Vol. 34. P. 770–773. <http://dx.doi.org/10.3394/0380-1330-34.4.770>
- Claxton W.T., Wilson A.B., Mackie G.L., Boulding E.G. A genetic and morphological comparison of shallow- and

- deepwater populations of the introduced Dreissenid Bivalve *Dreissena bugensis* // Canadian Journal of Zoology 1998. Vol. 76. No. 7. P. 1269–1276.
- Czerniawski R., Slugocki L. Analysis of zooplankton assemblages from man-made ditches in relation to current velocity // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2017. Vol. 46. P. 199–214. <https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0020>
- Dillon R.T., Jacquemin S.J., Pyron M. Cryptic phenotypic plasticity in populations of the freshwater prosobranch snail, *Pleurocera canaliculata* // Hydrobiologia. 2013. Vol. 709. P. 117–127.
- Havel J.E., Lee C.E., Zanden J.V. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? // BioScience. 2005. Vol. 55. P. 518–525. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0518:DRFIIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFIIL]2.0.CO;2)
- Hebert P.D.N., Muncaster B.W., Mackie G.L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1989. Vol. 46. P. 1587–1591. <http://dx.doi.org/10.1139/f89-202>
- Higgins S.N., Vander Zanden M.J. What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems // Ecological Monographs. 2010. Vol. 80. No. 2. P. 179–196.
- Horvath T.G., Lamberti G.A. Drifting macrophytes as a mechanism for zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of lake stream outlets // The American Midland Naturalist. 1997. Vol. 138. P. 29–36.
- Horvath T.G., Lamberti G.A., Lodge D.M., Perry W.L. Zebra mussel dispersal in lake-stream systems: Source-sink dynamics? // Journal of the North American Benthological Society. 1996. Vol. 15. P. 564–575. <https://doi.org/10.2307/1467807>
- Imo M., Seitz A., Johannesen J. Distribution and invasion genetics of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in German rivers // Aquatic Ecology. 2010. Vol. 44. P. 731–740. <http://dx.doi.org/10.1051/kmae/2017023>
- Johnson L.E., Carlton J.T. Post-establishment spread in large scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 1686–1690. <https://doi.org/10.2307/2265774>
- Johnson P.T.J., Olden J.D., Zanden J.V. Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters // Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6. P. 357–363. <https://doi.org/10.1890/070156>
- Johnson L.E., Padilla D.K. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // Biological Conservation. 1996. Vol. 78. P. 23–33. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00015-8](http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(96)00015-8)
- Johnson L.E., Ricciardi A., Carlton J.T. Overland dispersal of aquatic invasive species: a risk assessment of transient recreational boating // Ecological Applications. 2001. Vol. 2. P. 1789–1799. [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1789:ODOAIS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1789:ODOAIS]2.0.CO;2)
- Karatayev A.Y., Boltovskoy D., Padilla D.K., Burlakova L.E., Barbara S. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts // Journal of Shellfish Research. 2007a. Vol. 26. P. 205–213. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[205:TIBDPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[205:TIBDPA]2.0.CO;2)
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Mastitsky S.E., Padilla D.K., Mills E.L. Contrasting Rates of Spread of Two Congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at Different Spatial Scales // Journal of Shellfish Research. 2011. Vol. 30. No. 3. P. 923–931. <https://doi.org/10.2983/035.030.0334>
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // Journal of Shellfish Research. 1997. Vol. 16. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish Research. 1998. Vol. 17. P. 1219–1235.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D. K. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management / Eds E. Leppakoski, S. Gollach, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 433–446.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Growth rate and longevity of *Dreissena polymorpha* (Pallas): A review and recommendations for future study // Journal of Shellfish Research. 2006. Vol. 25. P. 23–32 [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2006\)25\[23:GRALOD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[23:GRALOD]2.0.CO;2)
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Pennuto C., Ciborowski J., Karatayev V.A., Juette P., Clapsadl M. Twenty-five years of changes in *Dreissena* spp. populations in Lake Erie // Journal of Great Lakes Research. 2014. Vol. 40. No. 3. P. 550–559. doi:10.1016/j.jglr.2014.04.010
- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves // Biological Invasions 2007b. Vol. 9. P. 161–180. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-006-9013-9>
- Mackie G.L., Claudi R. Monitoring and control of macrofouling mollusks in freshwater Systems, Second Edition. New York: CRC Press, 2010. 508 p. <https://doi.org/10.1201/9781439804414>
- Mackie L., Schloesser D.W. Comparative biology of zebra mussels in Europe and North America: an overview // American Zoologist. 1996. Vol. 36. P. 244–258. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.244>
- Marescaux J., bij de Vaate A., Van Doninck K. First records of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in the Meuse River // BioInvasions Records. 2012. Vol. 1. No. 2. P. 119–124. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2012.1.4.05>
- McMahon R.G., Bogan A.E. Mollusca: Bivalvia // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates / Eds J.H. Throp, A.P. Covich. N. Y.: Academic Press, 2001. P. 331–430. <https://doi.org/10.1016/B978-012690647-9/50012-0>
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L., Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journal Great Lakes Research. 1993. Vol. 19. No. 1. P. 1–54. [http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330\(93\)71197-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330(93)71197-1)

- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Lubyanka M., Pligin Y., May B. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater dreissenid introduced to North America // *American Zoologist* 1996. Vol. 36. P. 271–286. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.271>
- Minton R., Lewis E., Netherland B., Hayes D. Differences Over Small Distances: Plasticity in the Shells of *Elimia potosiensis* (Gastropoda: Pleuroceridae) // *International Journal of Biology*. 2011. Vol. 3. No. 1. P. 23–32.
- Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P., Laruelle F. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites and ecological competitors // *Reviews in Fisheries Science* 1997. Vol. 5. P. 27–97.
- Moulton D., Goriely A., Chirat R. Mechanics unlocks the morphogenetic puzzle of interlocking bivalved shells // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2021. Vol. 30. P. 118–148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1916520116>
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Pothoven S.A. Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan // *Journal of Great Lakes Research*. 2010. Vol. 36. P. 5–19. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2010.03.013>
- Orlova M.I., Kchlebovich V.V., Komendantov A.Y. 1998. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // *Russian Journal of Aquatic Ecology*. 1998. Vol. 7. P. 17–28.
- Orlova M.I., Therriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.K. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) a review of evolutionary and phylogenetic impacts // *Aquatic Ecology*. 2005. Vol. 39. P. 401–418. <http://dx.doi.org/10.1007/s10452-005-9010-6>
- Peyer S.M., McCarthy A.J., Lee C.E. Zebra mussels anchor byssal threads faster and tighter than quagga mussels in flow // *Journal of Experimental Biology*. 2009. Vol. 212. P. 2027–2036.
- Pigneur L.M., Marescaux J., Roland K., Etoundi E., Descy J.P., Van Doninck K. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula clams* (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe // *BMC Evolutionary Biology* 2011. Vol. 11. No. 1. P. 147–163. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-11-147>
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update of the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States // *Ecological Economics*. 2005. Vol. 52. P. 273–288. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Rehman C.R., Stoeckel J.A., Schneider D.W. Effect of turbulence on the mortality of zebra mussel veligers // *Canadian Journal of Zoology*. 2003. Vol. 81. P. 1063–1069. <https://doi.org/10.1139/z03-090>
- Ricciardi A., Serrouya R., Whoriskey F.G. Aerial exposure tolerance of zebra and quagga mussels (Bivalvia: Dreissenidae): implications for overland dispersal // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 52. P. 470–477.
- Rodriguez L.F. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 927–939.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // *Science*. 2000. Vol. 287. P. 1770–1774. <http://dx.doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Simberloff D. Impacts of introduced species in the United States // *Consequences: Nat. Implic. Environ.* 1996. Vol. 2. P. 13–24.
- Simões N.R., Robertson B.A., Lansac-Tôha F.A., Takahashi E.M., Bonecker C.C., Velho L.F.M., Joko C.Y. Exotic species of zooplankton in the Upper Paraná River floodplain, *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda) // *Brazilian Journal of Biology*. 2009. Vol. 69. No. 2. P. 551–558. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300010>
- Sousa R., Pilotto F., Aldridge D.C. Fouling of European freshwater bivalves (Unionidae) by the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // *Freshwater Biology*. 2011. Vol. 56. P. 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02532.x>
- Spidle A.P., Mills E.L., May B. Limits to tolerance of temperature and salinity in the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 52. P. 2108–2119.
- Sprung M. Costs of reproduction: a study on metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha* // *Malacologia*. 1991. Vol. 33. P. 63–70.
- Stoeckel J.A., Schneider D.W., Soeken L.A., Blodgett K.D., Sparks R.E. Larval dynamics of a riverine metapopulation: implications for zebra mussel recruitment, dispersal, and control in a large-river system // *Journal of North American Benthological Society* 1997. Vol. 16. P. 586–601. <https://doi.org/10.2307/1468146>
- Stoeckmann A. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2003. Vol. 60. P. 126–134. <http://dx.doi.org/10.1139/f03-005>
- Strayer D. L., Smith L.C. The zoobenthos of the freshwater tidal Hudson River and its response to the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion // *Archiv für Hydrobiologie*. 2001. Vol. 139. P. 1–52.
- Vaate Bij de A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 59. No. 7. P. 1159–1174. <https://doi.org/10.1139/f02-098>
- Van der Velde G., Rajagopal S., Bij de Vaate A. The Zebra Mussel in Europe. Weikersheim: Backhuys Publishers; Leiden: Margraf Publishers, 2010. 489 pp.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. M.: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 2016. 544 p.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H., Nalepa T.F., Protasov A., Afanasiev S.A., Pryanichnikova E.G., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y., Pavlov D.F. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bu-*

- gensis* in the old world: a synthesis of data // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 1923–1940. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9641-y>
- Zhulidov A.V., Nalepa T.F., Kozhara A.V., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Recent trends in relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in the Lower Don River system, Russia // Archives für Hydrobiologie. 2006. Vol. 165. P. 209–220. <http://dx.doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0165-0209>
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River system, Russia // International Review of Hydrobiology 2004. Vol. 89. P. 326–333. <http://dx.doi.org/10.1002/iroh.200310727>
- Žganec K., Lajtner J., Schultz S., Valić D. Invasion of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in a Dinaric karst river after formation of a new reservoir // BioInvasions records. 2020. Vol. 3. P. 519–537.

FEATURES OF SPATIAL DISTRIBUTION OF ALIEN MOLLUSKS FROM THE GENUS *DREISSENA* IN A LARGE TRIBUTARY OF THE RESERVOIR OF THE MIDDLE VOLGA (BY THE EXAMPLE OF SVIYAGA RIVER)

© 2022 Mikhailov R.A.

Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences,
Tolyatti, 445003, Russian Federation;
e-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Invasions of alien species of shellfish are of great interest as a result of their serious environmental and economic consequences. We present new information on the distribution and quantitative characteristics of mollusks from the genus *Dreissena* in one of the tributaries of the Kuibyshev reservoir. The fact of the discovery of these species up to the upper reaches of the Sviyaga River has been revealed. The quantitative values of the *Dreissena* vary unevenly, gradually increasing towards the mouth of the river. Native species of mollusks dominate in the upper and middle reaches of the river, and alien ones in the lower. Comparison of morphometric characteristics of shells in the river revealed significant differences between two related Dreissenid species, with the exception of the river mouth. Important factors in the distribution and development of two species of *Dreissena* in the Sviyaga River are flow rate, depth and width of the river section, and the absence of a solid substrate in the water.

Keywords: mollusks, *Dreissena*, alien species, distribution, Volga basin, river.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *BRANCHIURA SOWERBYI* BEDDARD, 1892 (OLIGOSCHAETA, NAIDIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2022 Перова С.Н.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, п. Борок, 152742, Россия;
e-mail: perova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 03.02.2021. После доработки 11.08.2022. Принята к публикации 24.08.2022

В настоящей работе сообщается о первой находке теплолюбивой пресноводной олигохеты – *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 в Рыбинском водохранилище. Олигохета *B. sowerbyi* впервые отмечена для бассейна р. Волги. Этот вид был обнаружен в октябре 2019 г. в Шекснинском плёсе водохранилища у о. Ваганиха на глубине 8 м, на биотопе серого ила.

Ключевые слова: водохранилище, олигохета, первая находка, чужеродный вид, бассейн р. Волги.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-130-134

Введение

Олигохета *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 – теплолюбивый вид, который обитает в иле стоячих пресных водоёмов и широко распространён в странах Европы и Северной Америки. Этот вид и его монотипный род впервые был описан Беддардом [Beddard, 1892] из пруда в садах Королевского ботанического общества в Риджентс-парке в г. Лондоне (Великобритания). *B. sowerbyi* происходит из Юго-Восточной Азии, но вид также широко распространён в Европе и Северной Америке, Южной Америке, Южной Африке, Австралии, встречается по всему миру, за исключением Антарктиды [Timm, 2009].

В Европе он был найден в 23 странах [Giani, 2004; Paunović et al., 2005; Grabowski, Jabłońska, 2009; Georgieva et al., 2012; Cebulska, Krodkiewska, 2017; Vučković et al., 2019]. На территории бывшего СССР *B. sowerbyi* встречается в Республике Молдова [Владимиров, 1989]; в Азербайджане (Минчегаурское вдхр.) [Тагиева и др., 2016]; в Узбекистане [Palatov, Rajabov, 2017]; в Казахстане (Шадринское вдхр. и р. Сырдарья) [Семерной и др. 2016], на Украине, где этот вид олигохет отмечен как один из доминантов в бентосе придунайских озёр Ялпуг, Кугурлуй и Котлабух [Джуртубаев, 2017]. Кроме того, в июле 2019 г. он впервые зарегистрирован в Каневском вдхр. на р. Днепр [Pligin et al., 2020].

По-видимому, в России этот вид очень редок и сведения о нем ограничены единичными публикациями. В настоящее время известно о находках *B. sowerbyi* в Куршском заливе Балтийского моря в 2002 и 2004 гг. [Потютко, 2008]. Этот вид также отмечен в р. Дейма Калининградской обл. [Гусев и др., 2014] и в дельте р. Дон [Булышева и др., 2016]. Основой для данной работы послужила находка *B. sowerbyi* в результате мониторинга макрозообентоса глубоководной зоны Рыбинского вдхр., который регулярно проводится с целью выявления изменений таксономического состава и структуры сообществ донных макробеспозвоночных [Perova, 2019].

Материал и методика

Материал собирали осенью 2019 г. в составе комплексной экспедиции ИБВВ РАН по Рыбинскому вдхр. Пробы грунта отбирали модифицированным дночерпателем Экмана – Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м² и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м², по 1–2 подъёма на каждой станции. Сбор и обработку собранного материала проводили по стандартной методике [Методика..., 1975].

Результаты исследования

Олигохета *Branchiura sowerbyi* была впервые зарегистрирована в Рыбинском вдхр. 21 октября 2019 г. у о. Ваганиха (59°05.979' с. ш.;



Рисунок. Общий вид червя *Branchiura sowerbyi* из Рыбинского водохранилища.

37°43.720' в. д.), расположенного в Шекснинском плёсе. Червь был обнаружен в единственном экземпляре, его длина составляла 52 мм, а масса после фиксации в формалине – 37.8 мг. Несмотря на то, что *B. sowerbyi* была обнаружена в единственном экземпляре, идентификация червя не вызывает сомнений, благодаря его морфологическим особенностям (рисунок). Наличие длинных (длиннее диаметра тела) дорсальных и вентральных жаберных нитей на сегментах задней части тела позволяет легко отличить этот вид от всех других водных олигохет, встречающихся в Европе [Timm, 2009].

B. sowerbyi был найден в биотопе серого глинистого ила на глубине 8 м. Прозрачность воды составляла 80 см, её цветность – 140 PtCo. Температура воды у поверхности была 6.6 °С, у дна – 7.5 °С. Эти величины близки к средним значениям температур (6.4 °С у поверхности и 7.8 °С у дна), наблюдавшимся на исследованных станциях глубоководной зоны водохранилища в октябре 2019 г. Макрозообентос на этом участке был представлен типичными для водохранилища видами. В его составе всего было отмечено 12 видов и форм донного населения, в том числе, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson, 1901), *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1903, личинки хирономид рода *Chironomus*, *Procladius ferrugineus* (Kieffer, 1919), *Procladius choreus* (Meigen, 1804), *Cryptochironomus ussouriensis* Goetghebuer, 1933,

моллюски *Cincinna piscinalis* (O.F. Mueller, 1774), *Euglesa ponderosa* (Stelfox, 1918). Общая численность и биомасса макрозообентоса составляли 3.24 тыс. экз./м² и 26.3 г/м², соответственно. Олигохеты доминировали по численности, составляя 70% от общей, а по биомассе преобладали хирономиды (72% от общей биомассы). Индекс сапробности по Пантле – Букку составлял 2.88, что соответствует α-мезосапробной зоне.

Обсуждение результатов

В Европе *B. sowerbyi* появился достаточно давно, так в Болгарии он впервые был обнаружен в 1964 г. в бентосе р. Дунай [Dimitrov, 1966]. В последнее время ареал этого вида заметно увеличился, и он широко распространён в бассейне р. Дунай и реках Западного Эгейского моря [Georgieva et al., 2012]. Вид встречается также в бассейнах Рейна [Geissen, 1999] и Днестра [Владимиров, 1989]. Считается, что первое появление *B. sowerbyi* в Европе, вероятнее всего, связано с переносом экзотических растений из Азии [Mills et al., 1993]. В результате человеческой деятельности (строительство каналов, речное судоходство, зарыбление), а также с помощью водоплавающих птиц эта олигохета затем широко распространилась [Geissen, 1999; Grabowski, Jabłońska, 2009; Georgieva et al., 2012].

B. sowerbyi как вид, способный приспосабливаться к широкому кругу условий окружающей среды [Carroll, Dorris, 1972], в Европе часто встречается в различных средах обитания, например, в тёплых неглубоких стоячих водоёмах, в водах с замедленным течением, а также, в некоторых крупных реках [Tockner et al., 2009]. Благодаря быстрому расселению и успешной адаптации *B. sowerbyi* характеризуется как инвазионный вид [Рауповић et al., 2005]. Следует отметить, что за прошедшие два десятилетия XXI в. расширение ареала этого чужеродного вида усилилось, и появляется всё больше сообщений о первых находках *B. sowerbyi* в странах Европы и других регионах (в том числе и в России), где вид ранее не встречался [Потютко, 2008; Grabowski, Jabłońska, 2009; Raposeiro et al., 2009; Гусев и др., 2014; Булышева и др., 2016; Cebulska, Krodkiewska, 2017; Vučković et al., 2019; Pligin et al., 2020].

Расселение теплолюбивых видов в северном направлении, усилившееся в XXI в., может быть связано с изменениями климата, в первую очередь, с повышением температуры воды. Строительство каналов, связавших русла Дуная, Днепра, Днестра, Дона, Рейна и Волги привело к созданию крупных инвазивных коридоров. «Водные экосистемы низовий Днестра, Прута и малых рек бассейна Дуная на территории Республики Молдова относятся к так называемому «Южному Инвазивному коридору». В этих экосистемах риск инвазий самый высокий, и водоёмы Северного Причерноморья – это один из ключевых регионов в процессах формирования биоинвазий мирового масштаба» [Мунжиу, 2010, с. 147].

Есть данные что *B. sowerbyi* может распространяться как вниз, так и вверх по течению рек, как это было в р. Одер в Польше [Sebulska, Krodkiewska, 2017]. Относительно недавно, в 2014 г. олигохета *B. sowerbyi* была отмечена в дельте р. Дон (рукав Каланча) [Булышева и др., 2016]. Исходя из этого, можно предположить, что вид проник в р. Волгу, а затем и в Рыбинское вдхр., по Волго-Донскому каналу. Таким же путём проник и моллюск *Dreissena bugensis* (Андрусов, 1897), который вскоре после появления в бассейне Дона был обнаружен в бассейне Волги, где расселился по всему руслу и Волжскому каскаду водохранилищ [Orlova et al., 2004]. Кроме того, так как *B. sowerbyi* ранее был отмечен в Куршском заливе Балтийского моря [Потютко, 2008], нельзя исключать возможность проникновения вида в Рыбинское вдхр. по Волго-Балтийскому водному пути. До настоящего времени олигохета *B. sowerbyi* не была зарегистрирована ни в одном из волжских водохранилищ.

Находка теплолюбивой олигохеты *B. sowerbyi* может быть и случайным фактом, если предположить, что она попала в водохранилище, например, с водами из очистных сооружений предприятий, расположенных на берегах Шекснинского плёса, с бытовыми стоками, либо каким-нибудь другим путём. Была ли находка червя *B. sowerbyi* случайностью или же началом инвазии, покажут дальнейшие исследования

макрозообентоса различных участков Рыбинского, а также, других волжских водохранилищ.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность сотруднику ИБВВ РАН д. б. н. В.И. Лазаревой за помощь в подготовке иллюстрации к статье.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690106-7 и ААА-А-А18-118012690105-0.).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у неё нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Булышева Н.И., Сёмин В.Л., Савикин А.И., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Макрозообентос дельты Дона осенью 2014 г. // В сб.: Окружающая среда и человек. Современные проблемы генетики, селекции и биотехнологии: Мат. междунар. науч. конф. и молодёжной науч. конф. памяти чл.-корр. РАН Д.Г. Матишова. Ростов н/Д.: ЮНЦ РАН, 2016. С. 333–336.
- Владимиров М.З. Новые сведения о пресноводном малощетинковом черве *Branchiura sowerbyi* Европейской части СССР // Известия АН МССР. Серия биол. и хим. наук. Кишинев, 1989. № 2. С. 73–74.
- Гусев А.А., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. Предварительные итоги изучения зообентоса предустьевых участков некоторых рек Калининградской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 2. С. 61–71.
- Джуртубаев Ю.М. Макрозообентос придунайских озёр в современных условиях: Дисс. ... канд. биол. наук. Одесса, 2017. 194 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мунжиу О.В. Биологические инвазии в бассейне Днестра и других водоёмах Молдовы // В сб.: Бассейн реки Днестр: экологические проблемы и управление трансграничными природными ресурсами. Мат. междунар. научно-практ. конф. Тирасполь: Приднестровский ун-т, 2010. С. 145–148.

- Потютко О.М. Фаунистическая характеристика бентоса литоральной зоны Куршского залива // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 10. С. 1180–1191.
- Семерной В.П., Ковалёва Л.А., Еремкбаева Л.М. Олигохеты (Annelida, Oligochaeta) водоёмов Казахстана // Евразийский Союз Учёных (ЕСУ). 2016. № 1 (22). Биологические науки. С. 107–110.
- Тагиева К.Я., Алиев С.И., Мамедов В.А. Основные биоценозы Мингечаурского водохранилища // В сб.: Современные проблемы биологии и экологии. Мат. докл. II Междунар. научно-практ. конф. Махачкала: Институт зоологии НАН Азербайджана, 2016. С. 68–70.
- Beddard F.E. A new branchiate Oligochaeta (*Branchiura sowerbyi*) // Quaterly Journal of Microscopical Science. 1892. Vol.33. P. 325–341.
- Carroll J.H., Dorris T.C. The life history of *Branchiura sowerbyi*//American Midland Naturalist. 1972. Vol. 87. P. 413–422.
- Cebulska K., Krodkiwska M. A New Locality of Alien Species *Branchiura sowerbyi* in Upper Oder River in Poland // Polish Journal of Ecology. 2017. 65 (4). P. 432–438. DOI: 10.3161/15052249PJE2017.65.4.012
- Dimitrov M. On the benthos (fam. Chironomidae, Diptera and Oligochaeta) in the Danube and the basins along the Bulgarian section of the river // Proc. Res. Inst. Fish. & Oceanogr. Varna, VIII. 1966. P. 380–398. (In Bulgarian).
- Geissen H.-P. Notes on the distribution and ecological indication of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Tubificidae) //Lauterbornia. 1999. Vol. 36. P. 93–107.
- Georgieva G., Varadinova E., Uzunov Y. Distribution of non-indigenous tubificid worm *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Bulgaria // J. BioSci. Biotech. 2012. SE/ONLINE: 105–113.ISSN: 1314-6246.
- Giani N. Fauna Europaea: Tubificidae // In: Timm T. (ed.). Fauna Europaea: Oligochaeta Fauna Europaea version 1.1. 2004 // (<http://www.faunaeur.org>). Accessed on 06. 04. 2017.
- Grabowski M., Jabłońska A. First records of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta: Tubificidae) in Greece // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. Is. 2. P. 365–367. DOI: 10.3391/ai.2009.4.2.10
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journal Great Lakes Research. 1993. Vol. 19. Is.1. P.1–54.
- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.I., Scherbina G.H., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., Macisaac H.J. Range expansion of Quagga Mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga river and Caspian sea basin // Aquatic Ecology. 2004. Vol. 38. No. 4. P. 561–573.
- Palatov D.M., Rajabov Z.P. Aquatic macroinvertebrates of the Lower Amu Darya // Ukrainian Journal of Ecology 2017. Vol. 7 (4). P. 627–632. DOI:10/15421/2017_170
- Paunović M., Miljanovic B., Simic V., Cacic P., Djikanovic V., Jakovcev-Todorovic D., Stojanovic B., Veljkovic A. Distribution of non-indigenous tubificid worm *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Serbia // Biotechnology & Biotechnological Equipment. 2005. Vol. 3. P. 91–97.
- Perova S.N. Changes in the Structure of Macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir under Conditions of Rising Temperature // Inland Water Biology. 2019. Vol. 12. Suppl. 2. P. 49–59. DOI: 10.1134/S1995082919040102.
- Pligin Yu.V., Zheleznyak N.I. The First Record of Oligochaeta *Branchiura sowerbyi* (fam. Tubificidae) in the Kaniv Reservoir (the Dnieper River) // Hydrobiological Journal 2020. Vol. 56. Is. 3. P. 105–108. DOI: 10.1615/HydrobJ.v56.i3.90
- Raposeiro P.M., Ramos J.C., Costa A.C. First record of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta: Tubificidae) in Azores // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. Is. 3. P. 487–490. DOI 10.3391/ai.2009.4.3.8.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. 2009. Vol. 66. 235 p.
- Tockner K., Uehlinger U., Robinson Ch.T. Rivers of Europe // Elsevier: Academic Press, 2009. P. 1–600.
- Vučković N., Pozojević I., Kerovec M., Dorić V., Mihaljević Z. Notes and new data on the distribution of a non-native oligochaete: *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Croatia // Natura Croatica. 2019. Vol. 28. No. 2. P. 455–462.

FIRST FINDING OF *BRANCHIURA SOWERBYI* BEDDARD, 1892 (OLIGOCHAETA, TUBIFICIDAE) IN THE RYBINSK RESERVOIR

©2022 Perova S.N.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii district, Yaroslavl Region, 152742, Russia;
e-mail: perova@ibiw.ru

The first finding of the cosmopolite freshwater oligochaete *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 in the Rybinsk Reservoir is reported. The oligochaete *B. sowerbyi* was first recorded in the Volga River basin. The species was found in the biotope of grey silt at a depth of 8 m near Vaganikha Island in the Sheksna Reach of the Rybinsk Reservoir in October 2019.

Key words: reservoir, oligochaete, first finding, alien species, the Volga River basin.

ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ АРЕАЛА КАРТОФЕЛЬНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLLENWEBER, 1923) (NEMATODA, HETERODERIDAE) В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2022 Приданников М.В.^{a, b}, Зиновьева С.В.^{a, *}, Худякова Е.А.^c, Лиманцева Л.А.^a,
Осипов Ф.А.^a, Дергунова Н.Н.^a, Петросян В.Г.^a

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

^b Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, 127550, Россия;

^c Федеральное государственное бюджетное Учреждение «Всероссийский центр карантина растений», 140150,

Московская область, г. Раменское, р. п. Быково, Россия

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 19.04.2022. После доработки 11.08.2022. Принята к публикации 19.08.2022

Globodera rostochiensis является одним из 100 самых опасных инвазионных видов в России и наносит значительный ущерб сельскому хозяйству. В России эта нематода впервые была обнаружена на территории Калининградской области в 1949 г. В этом исследовании мы использовали методы ансамблевого моделирования (ESDM) для прогнозирования потенциального распространения *G. rostochiensis* в России и обнаружили, что с глобальным изменением климата и землепользования в будущем будет наблюдаться тенденция к расширению ареала в двух направлениях – с юга на север и с запада на восток. Представлены история распространения вида на территории России, современный и потенциальные ареалы вида с 2020 до 2100 г. с шагом 20 лет при реализации различных моделей и сценариев изменения климата и землепользования. Приведены сведения о нативном ареале, особенности биологии, признаках поражения растения-хозяина и вредоносности *G. rostochiensis*, методах идентификации патотипов, векторах инвазии и мерах борьбы. Прогнозные ареалы вида важны для разработки мер по минимизации будущих инвазий *G. rostochiensis* и их отрицательных последствий.

Ключевые слова: *Globodera rostochiensis*, изменение климата, инвазионный вид, изменение землепользования, модели распространения вида, ISDM, ESDM.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-135-159

Введение

Золотистая картофельная нематода (ЗКН) *Globodera rostochiensis* в России впервые была обнаружена в 1949 г. [Кириянова, Кралль, 1971] на территории Калининградской обл., которая оставалась единственной заражённой областью до 1961 г. с площадью заражения 491 га [Васютин, Тряхов, 1999]. Эта нематода является специализированным паразитом растений семейства паслёновых (*Solanaceae*), и прежде всего картофеля, который в результате длительной сопряжённой эволюции с дикими клубненосными видами в Южной Америке приобрёл специализацию к этой культуре. Кроме картофеля эта нематода поражает томат *Solanum lycopersicum* и баклажаны *S. melongena*, а также может

развиваться на некоторых сорняках (паслён чёрный *S. nigrum*, паслён сладко-горький *S. dulcamara*, паслён крылатый *S. alatum*, белена чёрная *Hyoscyamus niger* и др.) [Handoo, Subbotin, 2018].

Золотистая картофельная нематода по своей вредоносности превосходит другие виды нематод, распространённые на территории России. Она является причиной снижения урожайности картофеля (в среднем на 10%, в очагах сильного поражения – до 60% и более) [Мироненко и др., 2020; Шестеперов, 2021]. Кроме того, ухудшается качество клубней (уменьшается масса, процент содержания крахмала, количество витамина С и общий товарный вид). Повреждения, вызванные проникновением нематод, способствуют

ют поражению растений другими болезнями – грибными, бактериальными, вирусными. Масштаб проблемы распространения данного вида иллюстрирует тот факт, что из занятых ежегодно в России под картофелем площадей около 2.1 млн га, поражённые ЗКН в последние десятилетия площади, достигают уже 1 млн га.

Globodera rostochiensis как особо опасный паразит включён в список ТОП-100 самых опасных инвазионных видов России, также в карантинный список Европейской организации по защите растений [Самые опасные..., 2018; ЕРРО, 2021]. Вид имеет пять патотипов (Ro1 – обычный; Ro2, Ro3, Ro4, Ro5 – агрессивные). На территории России до настоящего времени выявлен только один патотип *G. rostochiensis* – Ro1. Более агрессивный вид бледная картофельная нематода (БКН), *Globodera pallida* (Stone, 1977) Behrens, 1975 на территории России не обнаружен, однако в связи с большими объёмами импорта как продовольственного, так и семенного картофеля в Россию в последние десятилетия существует потенциальная угроза инвазии БКН на территорию страны [Limantseva et al., 2014; Мироненко и др. 2020].

Нативный ареал. Центр происхождения картофельных цистообразующих нематод рода *Globodera* (*G. rostochiensis* и *G. pallida*) – Андское нагорье в Южной Америке (Перу) [Evans et al., 1975; Plantard et al., 2008; Subbotin et al., 2020]. Использование метода «молекулярных часов» позволило предположить, что эти нематоды могли появиться ещё 15–18 млн лет назад, одновременно с появлением картофеля [Plantard et al., 2008; Subbotin et al., 2010; Hockland et al., 2012]. После плейстоценового оледенения два близкородственных вида были разделены: центром распространения *G. pallida* стала северная часть Южной Америки от озера Титикака, а *G. rostochiensis* – южная часть [Castelli et al., 2003]. Из Южной Америки *G. rostochiensis* с картофелем были завезены в Европу [Hockland et al., 2012]. Впервые цисты глободеры на картофеле обнаружил J. Kuhn в 1881 г. в Германии [Spears, 1968], который вначале предположил, что это раса известного уже в то время вида *Heterodera schachtii*, свекловичной цистообразующей

нематоды. Однако, Воленвебер [Wollenweber, 1923] в 1923 г. обнаружил, что имеются существенные морфологические различия между двумя видами нематод (размер личинок и форма цист) и предложил назвать эту нематоду *Heterodera rostochiensis* по названию места обнаружения (Росток, Германия). В настоящее время этот вид относят к роду *Globodera*. Считается, что по всему миру эта нематода распространилась уже из Европы (ступенчатая инвазия), а не из Южной Америки [Evans, Rowe 1998]. Молекулярные исследования популяций этой нематоды из Южной Америки и Европы подтвердили гипотезу ступенчатой инвазии [Plantard et al., 2008]. В настоящее время картофельные цистообразующие нематоды распространены в большинстве стран мира [САВИ, 2019; ЕРРО, 2021].

Особенности биологии. Жизненный цикл *G. rostochiensis* включает в себя стадию цисты (жёсткой тёмноокрашенной кутикулы мёртвой самки, заполненной яйцами с личинками первого возраста (J1)), проходящую в почве. Паразитическую стадию нематоды проходят в корнях растений, обеспечивающих оптимальные условия для питания, прохождения всех этапов развития (J2, J3, J4, самки и самцы) и размножения [Lilley et al., 2005; Займль-Бухингер, Матвеева, 2019]. Свободноживущими в цикле являются только взрослые самцы, которые выходят из корней в почву и находят самок, прикрепленных к корням. Особую роль в жизнедеятельности нематоды играют ранние этапы, к которым относятся процесс вылупления личинок из яиц и массовый их выход из цист под влиянием факторов вылупления, присутствующих в корневых выделениях (диффузатах) растения-хозяина; проникновение личинок в корни хозяина и формирование вокруг головного конца личинки синцития (гипертрофированного многоядерного клеточного комплекса), обеспечивающего непрерывное поступление питательных веществ от хозяина к паразиту. Именно в этот период происходит становление отношений с хозяином и ключевой момент в определении возможности дальнейшего развития паразита [Займль-Бухингер, Матвеева, 2019]. Этапы развития нематоды отражены на рисунке 1. Во время онтогенеза

цистообразующие нематоды трижды линяют и претерпевают ряд морфологических изменений. Так самки увеличиваются в размерах и изменяют форму тела: из червеобразной формы становятся шарообразными. Кроме того, происходит внутренняя перестройка: редуцируется кишечник, в полости тела формируется яичник с яйцами. Самцы также увеличиваются в размерах, но остаются червеобразными. Самцы подвижные, имеют нитевидную форму, их длина около 1 мм. В отличие от личинок самцы имеют развитую половую систему.

Цвет тела молодых самок белый, с возрастом становится золотисто-жёлтым, затем коричневым или тёмно-коричневым (рис. 2). Внутри тело самки заполнено большим количеством яиц и инвазионных личинок. Во

вновь образовавшихся цистах можно обнаружить 150–300 яиц и личинок. Цисты картофельной нематоды, попав в почву после уборки урожая, могут сохранять жизнеспособность яиц в течение 20 лет. В средней полосе России цисты золотистой стадии наблюдаются с конца июля до середины сентября. В условиях России в год развивается одна генерация нематоды. В многолетних очагах заражения через две-три недели после посадки картофеля плотность популяции инвазионных личинок может достигать 100 млн особей на площади 1 м² до глубины 40 см, а в отдельных случаях и до 70 см [Шестеперов, Савотиков, 1995].

Признаки поражения и вредоносность. Картофельная цистообразующая нематода вызывает неспецифические симптомы зара-

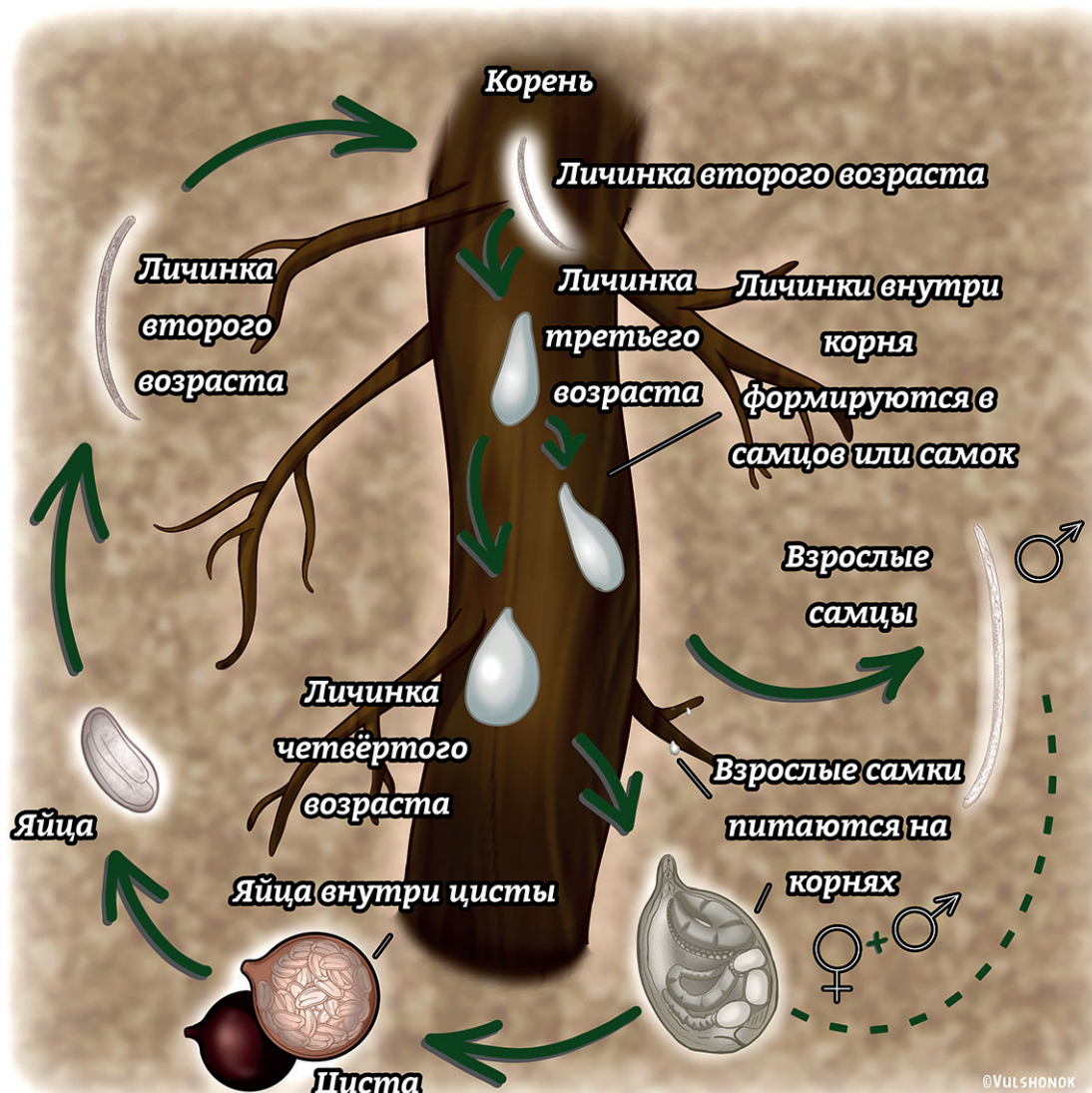


Рис. 1. Цикл развития картофельной цистообразующей нематоды. Рисунок В.В. Вульшонок (ориг).



Рис. 2. Самки (светлые) и цисты (тёмные) *Globodera rostochiensis* на корнях картофеля (фото авторов).

жения. Первоначальными признаками заражённости является замедленный рост, пожелтение и потеря нижних листьев. Цветение у таких растений обычно отсутствует. Корни заражённых растений выглядят размочаленными. Заражение сказывается на урожае – образующиеся клубни мелкие и в небольшом количестве. В фазу цветения на поле появляются хорошо заметные «плешины» размером до десятков квадратных метров. На этих участках наблюдаются изреженность картофеля и интенсивный рост сорняков. Обычно заражение носит очаговый характер (рис. 3). В конце вегетации на корнях поражённых растений легко обнаруживаются шаровидные белые, золотистые или коричневые цисты диаметром около 1 мм (рис. 2). Обследования численности и распределения нематод явля-

ются предпосылками для принятия обоснованных решений для борьбы с этим паразитом [Taylor, 1961; Allsopp, 1990].

Нижний порог вредоносности в зависимости от условий выращивания колеблется от 5 до 10 цист на 100 см³ почвы (или 500–1500 инвазионных личинок на 100 см³ почвы). При высоком уровне заражения (8 000–15 000 личинок на 100 см³ почвы) на 30–40% кустов клубни вообще не образуются.

На сильно заражённых полях наиболее уязвимы ранние и среднеранние сорта, в меньшей степени сорта поздние. Вредоносность картофельной нематоды в значительной степени зависит от устойчивости сорта и целого ряда факторов, среди которых общий уровень агротехники, количество осадков в период вегетации, тип почвы, предшествен-



Рис. 3. Слева – внешний вид очага *Globodera rostochiensis* на полях; справа – здоровое и угнетённое ЗКН растения картофеля к концу фазы цветения. Фото В.Н. Чижова (ориг.).

ники, толерантность и другие. Например, органические удобрения существенно снижают численность нематод. Поэтому точно спрогнозировать потерю урожая в каждом конкретном случае довольно трудно.

Диагностика золотистой картофельной нематоды. В России работы по выявлению и определению популяций *G. rostochiensis* проводятся уже более 30 лет [Матвеева, 2004; Мироненко и др., 2020]. В Северо-Западном регионе РФ такие исследования выполнены Лиманцевой в 2005–2010 гг. [Limantseva et al., 2014], однако потенциальная опасность обнаружения новых патотипов и видов картофельных нематод обуславливает необходимость постоянного мониторинга. Международный тест-набор для определения патотипов разработан в 1977 г. и включает 7 клонов культурных видов картофеля: *S. tuberosum ssp. andigenum* C.P.C. 1673; *S. kurtzianum* KTT 60.21.19; *S. vernei* G-LKS 58.1642/4; *S. vernei* (VTn) 2 62.33.3; *S. vernei* 65.346/19; *S. multidissectum* P 55/7; *S. vernei* 69.1377/94 и восприимчивых образцов *S. tuberosum* [Kort et al., 1977].

Цисты картофельной нематоды легко обнаружить флотационным методом, не прибегая к просеиванию грунта через сито. Подробно методика отбора проб и выделения цист из почвы изложена в работе [Инструкция..., 1988]. Для идентификации ЗКН используют два метода – морфометрический и молекулярный [Мироненко и др., 2020]. Морфометрический метод основан на исследовании строения и необходимых измерений в анально-вульварной области зрелых самок. Морфометрические методы диагностики достаточно подробно описаны в коллективной монографии [Буторина и др., 2012], а также в обзорах и методических указаниях [Шестеперов, 2002; Bairwa et al., 2017; Christoforou et al., 2017; ОЕПР/ЕРРО, 2017; Матвеева и др., 2018]. В настоящее время эффективными способами идентификации фитопаразитических нематод являются молекулярные методы, основанные на анализе ДНК. Наиболее распространёнными методами являются полимеразная цепная реакция (ПЦР) с видоспецифическими праймерами [Bulman, Marshall, 1997]; ПЦР в реальном времени

[Beniers et al., 2014; Nikitin et al., 2017]; ПЦР с обработкой продукта эндонуклеазами и дальнейшей оценкой полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) [Sirca et al., 2010]; метод ДНК баркодинга (DNA barcoding) [EPPO, 2016].

Однако, несмотря на явные преимущества ПЦР анализа, выбор оптимальной стратегии анализа необходим для каждого элемента диагностики в каждом конкретном случае: отбор проб (индивидуальная особь или смешанный образец, почвенный образец или растительный материал), выбор маркерных регионов ДНК (подбор праймеров) и метода их исследования (вид ПЦР анализа). Подробно методики диагностики *G. rostochiensis* изложены в литературе [Матвеева и др., 2018].

Распространение золотистой картофельной нематоды в России. Калининградская обл. до 1961 г. оставалась единственной заражённой областью с площадью заражения 491 га. Несмотря на предпринимаемые карантинные ограничения, вид имеет тенденцию к прогрессирующему распространению во всех зонах России, где возделывается картофель (рис. 4). По данным ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» в России на 2020 год карантинные фитосанитарные зоны по *G. rostochiensis* были установлены на площади 1.079 млн га. В 2019 г. выявлено 203 797 очагов заражения ЗКН на площади более 354 тыс. га. [Справочник..., 2020]. Распространение этой нематоды может осуществляться с загрязнёнными клубнями, а также с почвой. Вторичным средством распространения является перемещение заражённой сельскохозяйственной техники, сельскохозяйственных орудий и загрязнённой обуви. Цисты также успешно распространяются путём рассеивания ветром, во время зимних бурь или песчаных бурь, когда перераспределяется верхняя часть почвы. Дождь, который вызывает наводнения, и сточные воды с полей в траншеи или оросительные каналы, также перераспределяют цисты в прилегающие районы.

По данным Федеральной службы государственной статистики [2022], промышленное возделывание картофеля в России составляет около 260–300 тыс. га из общей площади возделывания около 2 млн га. Около 70%

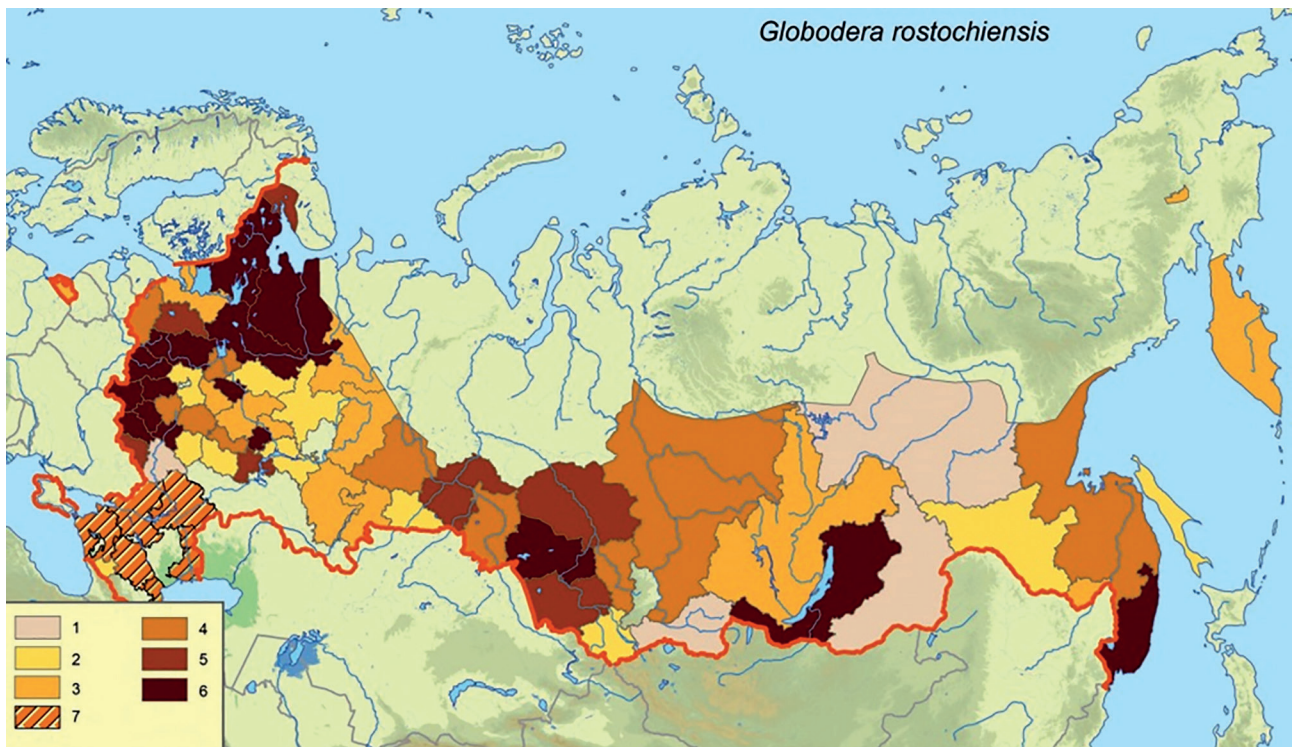


Рис. 4. Распространение *Globodera rostochiensis* на территории Российской Федерации. Доля административных районов области (%), где картофель поражён нематодой: 1 – 0–12; 2 – 13–32; 3 – 33–48; 4 – 49–64; 5 – 65–76; 6 – 77–100, 7 – количественные показатели не известны [Зиновьева, Петросян, 2018].

возделываемого картофеля приходится на личные подсобные хозяйства, где зачастую нет севооборотов, нет смены сортов картофеля и не соблюдаются основные технологии возделывания. В результате именно на этих участках и сосредоточены основные очаги *G. rostochiensis*.

При промышленном возделывании картофеля данная нематода встречается редко. На территории фермерских хозяйств и крупных сельскохозяйственных предприятий за 2019 г. отмечено лишь 408 очагов заражения, общей площадью около 10 тыс. га, что составляет лишь 3% от всех заражённых ЗКН сельскохозяйственных площадей (табл. 1; рис. 5).

Из приведённого анализа следует, что основные источники заражения в основном сосредоточены в личных подсобных хозяйствах (ЛПХ). В связи с этим возникает вопрос, связанный с динамикой потенциального ареала вида под воздействием глобального изменения климата и землепользования. Вопрос о том, как взаимодействие между изменениями климата и землепользования повлияет на глобальный процесс вторжений многих чужеродных видов, в том числе *G. rostochiensis*, приобретает первостепенное значение не только для ограничения последствий инвазии этих видов, но и для управления природными ресурсами в целом.

Таблица 1. Структура очагов заражения почвы золотистой картофельной цистообразующей нематодой *Globodera rostochiensis* в России на 2020 г.

№		Обследованные территории			
		ЛПХ	Организации	Иное	Всего
1	Количество новых очагов, шт.	203 797	408	2214	206 419
2	Средняя площадь новых очагов, га	1.6	23.5	4.6	–
3	Всего площадь земель заражённых ЗКН, га	334 285.01	9 568.08	10 169.24	354 022.33

Примечание: ЛПХ – личные подсобные хозяйства; Организации – государственные предприятия и фермерские хозяйства (промышленное возделывание картофеля); Иное – земли несельскохозяйственного назначения, лесного и водного фонда.

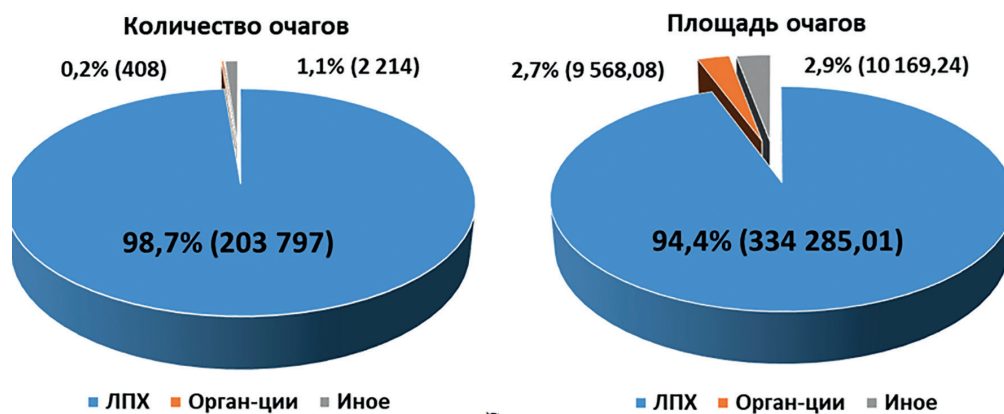


Рис. 5. Структура распределения количества очагов заражения *Globodera rostochiensis* и их площадь (условные обозначения см. Примечание к табл. 1).

Цель исследования – предсказать регионы, подходящие для будущих вторжений *G. rostochiensis* с учётом синергических обратных связей между климатом и изменениями землепользования. Для достижения цели были решены следующие задачи: 1) создать ансамблевые (консесусные) модели для прогнозирования динамики ареала вида при реализации альтернативных моделей и сценариев изменения климата из шестого проекта CMIP 6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) [IPCC, 2021]; 2) построить карты пространственного распространения вида для временных периодов (2021–2040, 2041–2060, 2061–2080 и 2081–2100 гг.) и оценить направления и темпы потенциального расселения *G. rostochiensis* на территории России.

Материалы и методы

Данные климата. Для оценки влияния глобальных изменений климата на динамику ареала *G. rostochiensis* с растением хозяином нами был проведён анализ 40 моделей Шестой генерации CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) для четырёх сценариев изменения климата SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 (SSPx-y) (Shared Socioeconomic Pathway – SSP) [Stehfest et al., 2014; IPCC, 2021]. Из 40 глобальных климатических моделей мы отобрали 12, которые охватывают весь диапазон изменения показателя долгосрочной равновесной чувствительности климата (ECS) от 1.8 до 5.6. Равновесная чувствительность климата определяется как изменения глобальной средней температуры приземного воздуха

в результате удвоения концентрации углекислого газа (CO_2), после которого система океан – атмосфера – морской лёд достигнет равновесия. Отобранные нами модели в зависимости от показателя ECS разделены на три группы: **высоко чувствительные модели (Hsens):** CanESM5 [Swart et al., 2019], CNRM-CM6 [Voldoire et al., 2019], CNRM-ESM2-1 [Séférian et al., 2019], IPSL-CM6A-LR [Boucher et al., 2020] (диапазон изменения ECS от 4.6 до 5.6); **умеренно чувствительные модели (Msens):** CNRM-CM6-1-HR [Saint-Martin et al., 2021], EC-Earth3-Veg [Döscher et al., 2021], MRI ES2-0 [Kawai et al., 2019], BCC-CSM2-MR [Sun et al., 2021] (диапазон изменения ESM от 3.0 до 4.3) и **низко чувствительные модели (Lsens):** MIROC-ES2L [Hajima et al., 2020], MIROC6 [Michibata et al., 2019], GISS-E2.1 [Kelley et al., 2020], INM-CM4.8 [Volodin et al., 2018] (диапазон изменения ESM от 1.8 до 2.7). Для 12 выбранных моделей и 4 сценариев (SSPx-y) были созданы растровые слои в формате *.gtif, включающие биоклиматические переменные Bioclim (Bio01-Bio19). Современные и будущие климатические данные были извлечены из портала «Глобальных климатических моделей» [2022]. Все слои представлены с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) для периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет, то есть 2020, 2040, 2060, 2080 и 2100 гг. Для получения более точных результатов моделирование будущего климата было основано на трёх различных группах моделей (Hsens, Msens, Lsens), усреднённых с 2040 по 2100. Растровые слои предиктор-

ных переменных были получены с помощью созданного R-скрипта в среде RStudio v. 1.4.1106.

Данные растительного покрова и землепользования. Наборы растровых слоёв землепользования и растительного покрова для различных сценариев (SSPx-у) изменения климата и временного периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет для территории России были созданы с помощью глобальной модели IMAGE 3 [Stehfest et al., 2014]. Эти карты с разрешением около 1 км отражают пространственное распределение основных типов растительности (11) и не покрытых растительностью земель по состоянию на 2000 г.: 1) пахотные земли, 2) травяно-кустарниковая растительность; 3) восстанавливающие леса (после пожаров и вырубок) 4) прочие территории, не покрытые растительностью; 5) тундра; 6) лесотундра; 7) темнохвойные леса; 8) светлохвойные леса; 9) смешанные леса с преобладанием хвойных, 10) смешанные леса с преобладанием лиственных; 11) степь. После создания этих карт для всех сценариев SSPx-у и периодов 2020–2100 с шагом 20 лет в формате geotif, были созданы R-скрипты для преобразования их в слои с разрешением 2.5 arc min.

Точки находки инвазионного вида. Оригинальный набор наших данных содержит 485 записей и охватывает все субъекты РФ, на территории которых были выявлены ЗКН. Кроме этих данных мы также использовали 108 точек находок, из глобальной базы данных GBIF [2022]. В итоге исходный набор данных включал 593 точки находок (ТН) *G. rostochiensis*.

Построение индивидуальных (ISDM) и ансамблевой моделей распространения вида (ESDM)

Для построения моделей пространственного распространения вида был использован комплексный подход, состоящий из четырёх этапов: (1) проверка автокоррелированности ТН и разреживания предикторных переменных; (2) построение индивидуальных моделей (ISDM) с использованием набора альтернативных методов и оценка их производительности; (3) построение ансамблевой

модели (ESDM) в условиях текущего климата и при различных сценариях изменения климата; (4) оценка динамики ареала при реализации различных моделей и *альтернативных* сценариях изменения климата.

1. Проверка пространственной автокорреляции ТН и разреживание предикторных переменных. В настоящее время не существует установленной методологии оценки пространственной автокорреляции для построения моделей с использованием данных только о присутствии [Guisan et al., 2017]. Мы использовали подход, который с успехом применяется в современных исследованиях [Nuñez, Medley, 2011; Václavík et al., 2012]. Переменные из набора Bio01, Bio02, ..., Bio19 выбирали для включения их в модели с помощью пакета ENMTools [Warren et al., 2010]. Были исключены те переменные, между которыми парный коэффициент корреляции Спирмана был больше 0.72 по абсолютному значению. Мультиколлинеарность оценивали по показателю VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета usdl. Предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели, если $VIF > 5$ [Guisan et al., 2017].

2. Построение индивидуальных моделей (ISDM) с использованием набора альтернативных методов и оценка их производительности. В работе мы использовали семь индивидуальных моделей (ISDM): GLM – обобщённая линейная модель; GAM – обобщённая аддитивная модель; GBM – обобщённая бустинг модель; RF – модель случайного леса; FDA – модель гибкого дискриминантного анализа; ANN – модель искусственной нейронной сети; MaxEnt – модель максимальной энтропии, которые реализованы в R-пакете Biomod v.2.0 [Thuiller et al., 2009]. Прогностическая эффективность каждой модели оценена путём многократной разбивки выборки на две части: модели были откалиброваны с использованием 80% ТН, а оценка точности проведена с использованием оставшихся 20% ТН. Эта процедура повторялась десять раз. Поскольку все модели требовали присутствия (ТН) и псевдо-отсутствия (ПО), поэтому для каждой реализации были сгенерированы 10 000 случайных точек. При

построении этих ISDM равные веса были присвоены ТН и ПО. Оценка пригодности индивидуальных моделей проводилась с помощью индекса Бойса [Petrosyan et al., 2019, 2020].

3. Построение ансамблевой модели (ESDM) в условиях текущего климата и при различных сценариях изменения климата. Для создания ансамблевой модели (ESDM) мы использовали подход ансамблевого прогноза с использованием семи индивидуальных ISDM. Ансамблевые модели были созданы для трёх групп усреднённых моделей изменения климата (Hsens, Msens, Lsens) и каждого из 4 сценариев, чтобы получить центральную тенденцию изменения ареала вида в период 2021–2100 гг. с шагом 20 лет. Чтобы убедиться, что в ансамблевых моделях не использованы ложные модели с низкими оценками пригодности, мы включали только те прогнозные индивидуальные ISDM, для которых оценка пригодности модели с помощью TSS была выше 0.7 [Guisan et al., 2017]. Окончательные текущие (в условиях 2020 г.) и будущие консенсусные модели были получены путём расчёта средневзвешенного значения вероятности пригодности местообитания для вида. Эти процедуры привели к созданию одной карты ESDM в условиях текущего климата и 48 ESDM карт в условиях будущих изменений климата (поскольку мы использовали три группы моделей глобального изменения климата, 4 сценария и 4 периода динамики). Затем мы преобразовали карты вероятности, полученные из ансамблевых моделей в двоичные (бинарные) карты, указывающие подходящие и неподходящие местообитания для вида с использованием пороговых значений на основе непрерывного индекса Бойса [Hirzel et al., 2006]. Для определения пороговых значений бинаризации был создан специальный R-скрипт, реализующий непрерывный индекс Бойса.

4. Оценка динамики ареала при реализации различных моделей и альтернативных сценариях изменения климата. Оценка динамики ареала вида при реализации конкретной модели и сценария изменения климата для конкретного периода времени производилась на основе сравнения бинарной ESDM

в условиях текущего климата (2020 г.) с бинарной ESDM, полученной для конкретного периода (2040, ..., 2100 гг.) с использованием трёх индексов – приобретение (Gain), потери (Loss), изменение (Change). Индекс Gain оценивает процент приобретения местообитаний, которые не использовались в условиях текущего климата. Индекс Loss характеризует процент потери местообитаний в условиях нового климата. Индекс Change по величине равен $Gain - Loss$ и характеризует процент изменения ареала в условиях нового климата. Эти оценки производились с помощью специальной функции RangeChange пакета Biomod2. Сравнительный анализ индексов Gain, Loss, Change для различных типов моделей (Hsens, Msens, Lsens), сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) и периодов времени (2040, 2060, 2080, 2100) проводили с помощью трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Эти 4 сценария (SSP1, SSP2, SSP3, SSP5) характеризуются разным уровнем увеличения солнечной радиации 2.6 Вт/м², 4.5 Вт/м², 7.0 Вт/м² и 8.5 Вт/м², соответственно, при глобальном потеплении климата.

Построение моделей ISDM и ESDM проводилось с использованием базовых и специальных R-пакетов в R v.3.6.2 (Ape, Biomod2, Dismo, Raster, Ecospat, Enmeval, Enmtools, Fuzzysim, Sphthin, Letsr, Usdm). Мы также использовали несколько оригинальных R-скриптов для оценки пригодности ESDM в среде Rstudio v. 1.4.1106. Визуализация ESDM проводилась в среде ARCGIS Desktop 10.6.1 [ESRI, 2017].

Результаты

Характеристика ТН и предикторных переменных, выбранных для моделирования. После выполнения процедуры случайного отбора ТН для моделирования были выбран набор ТН, у которых индекс Морана I (M_i) для ансамблевой модели ESDM показал отсутствие автокоррелированности остатков, то есть ожидаемое значение индекса Морана $Me_i = -0.0098$, а критическое значение $Mc_i = -0.0051$, $R_{знач} = 0.33$. Эта процедура уменьшила количество ТН на 67% (т. е. из 593 ТН было выбрано 198), устранила простран-

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмана между переменными и значения инфляции вариации (VIF) для каждой переменной

Variables	Bio01	Bio02	Bio05	Bio12	Bio14	Landcover	VIF
Bio01	1.00	0.07	0.71	0.72	0.59	-0.05	4.38
Bio02		1.00	0.52	0.06	-0.45	0.04	3.32
Bio05			1.00	0.40	0.10	-0.03	4.47
Bio12				1.00	0.69	0.06	3.88
Bio14					1.00	-0.05	4.37
Landcover						1.00	1.20

ственное смещение ТН, пространственную автокорреляцию остатков модели и привела к равномерному распределению ТН в области изучения вида.

Другая процедура разреживания предикторных переменных позволила выбрать пять переменных из набора Bioclim для создания моделей. Из полного набора данных были выбраны предикторные переменные – Bio01 (средняя годовая температура, °C), Bio02 (средний суточный диапазон температуры, °C), Bio05 (максимальная температура самого тёплого месяца, °C), Bio12 (годовое количество осадков, мм), Bio14 (осадки самого сухого месяца, мм), LandCover (одиннадцать типов растительного покрова), для которых все попарные коэффициенты корреляции Спирмана по абсолютному значению менее 0.72 (табл. 2), а показатели VIF < 5.

Общая характеристика предикторных переменных для группы моделей (Hsens, Msens, Lsens) и сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) изменения климата. Проведённый анализ моделей изменения климата в рамках протокола CMIP6 позволил выбрать три группы высоко чувствительных (Hsens), умеренно чувствительных (Msens) и низко чувствительных (Lsens) моделей для изучения биологических инвазий *G. rostochiensis* на территории России. Наши оценки показывают, что временные закономерности изменения температуры и осадков, усреднённые по моделям и сценариям, имеют похожие черты, но они различаются по величине. Например, если среднее потепление по всем моделям и сценариям достигают 1.5 (±0.2) °C к 2040 г. по сравнению с исходным уровнем 1970–2000 гг., то в рамках трёх групп моделей Hsens, Msens, Lsens потепление к 2040 г. составляет 1.66 (±0.15) °C, 1.53

(±0.17) °C и 1.30 (±0.17) °C, соответственно. Максимальный уровень потепления ожидается в конце XXI в. (2100 г.). По всем моделям и сценариям в среднем он увеличится на 4.97 °C. Для высоко чувствительных моделей Hsens на 6.11 °C (±2.75), для умеренно и низко чувствительных моделей Msens и Lsens уровень потепления ниже и составляет 4.76 (±2.21) °C и 4.03 (±1.86) °C, соответственно. Оценки показывают, что на фоне потепления происходит уменьшение суточной амплитуды температуры (Bio02), величина которой принимает наибольшее значение для высоко чувствительных моделей. В конце XXI в. ожидается уменьшение Bio02 для моделей Hsens, Msens и Lsens на 9% (-1.26 °C), 4% (-0.35 °C) и 1% (-0.09), соответственно. В отличие от температуры (Bio01, Bio02, Bio05) различия осадков (Bio12, Bio14) для различных групп моделей менее значимы. Оценки показали, что в конце века увеличение суммарных годовых осадков (Bio12) и суммарных осадков сухого месяца года (Bio14) характеризуются следующими величинами: для Hsens: Bio12 – 14% (61 мм), Bio14 – 18% (2.7 мм); Msens: Bio12 – 14% (62 мм), Bio14 – 12% (1.9 мм) и Lsens: Bio12 – 11% (47 мм), Bio14 – 11% (1.8 мм). Различие темпов потепления средней годовой температуры (Bio01) и общего количества годовых осадков (Bio12) приводит к уменьшению индекса аридности (I_{DM}) де Мартонна [De Martonne, 1925], то есть наблюдается уменьшение степени увлажнения территорий и увеличение аридизации всей территории России.

Производительность ансамблевых (ESDM) моделей распространения видов и оценка важности предикторных переменных. Мы получили приемлемые значения индекса Boyce ($B_{ind} \pm SD$) для ансамблевой

Таблица 3: Оценка важности переменных для консесусной модели ESDM, определённая на основе 10-кратного повтора построения моделей

Предикторные переменные	GLM	GBM	GAM	RF	FDA	ANN	MAXENT	ESDM
Bio01	0.775	0.685	0.651	0.399	0.766	0.805	0.519	0.657 (± 0.061)
Bio02	0.000	0.022	0.051	0.094	0.049	0.050	0.139	0.058 (± 0.013)
Bio05	0.244	0.252	0.268	0.221	0.192	0.241	0.252	0.239 (± 0.011)
Bio12	0.000	0.024	0.221	0.070	0.044	0.834	0.075	0.181 (± 0.131)
Bio14	0.110	0.054	0.265	0.076	0.085	0.427	0.082	0.157 (± 0.06)
Landcover	0.035	0.000	0.029	0.027	0.000	0.036	0.022	0.021 (± 0.07)

модели ESDM ($B_{ind} = 0.98 \pm 0.13$) в условиях текущего климата, которая использовалась для проецирования в условиях реализации различных моделей и сценариев изменения климата. Важно отметить, что ансамблевая модель ESDM отличается от остальных индивидуальных моделей не только наибольшим значением B_{ind} , также наименьшей дисперсией. Сравнительный анализ важности переменных показывает, что две переменные Bio01 и Bio05 являются важнейшими для всех моделей (табл. 3). Переменная Bio12 значительно отличается от Bio01, и незначительно от Bio05. Вклад остальных переменных (Bio02, Bio14, Landcover) в ESDM меньше, чем Bio01, Bio05, Bio12. Из этого можно заключить, что характер пространственного

распространения вида как в условиях текущего климата, также при потеплении климата в значительной степени определяется средней годовой температурой (Bio01), максимальной температурой влажного месяца года (Bio05) и суммарными годовыми осадками Bio12.

Потенциальная пригодность местообитаний *G. rostochiensis* в условиях текущего климата. Созданная карта ESDM для текущего климата (рис. 6) показывает, что местообитания, пригодные для нематоды, тяготеют к югу России от западных до восточных границ с незначительной дизъюнкцией в Забайкалье (рис. 6). На севере Европейской части России пригодные местообитания простираются до юга Республики Карелия и Архангельской обл. На юге Европейской части наиболее при-

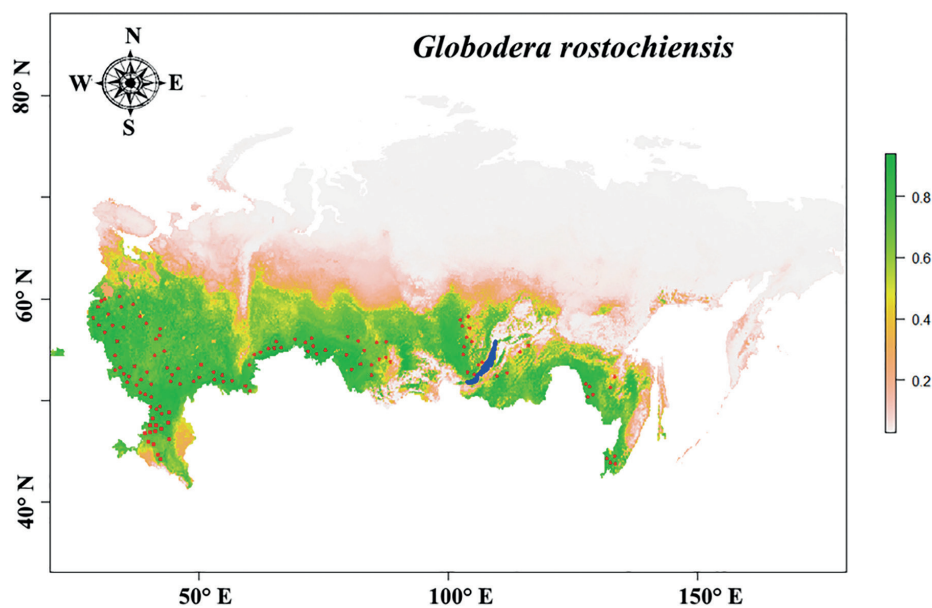


Рис. 6. Потенциальный ареал *Globodera rostochiensis* в условиях текущего климата (красные точки – набор точек находок, которые использовались для построения ESDM; синим цветом представлено оз. Байкал). Шкала в легенде (от 0 до 1.0) отображает вероятность пригодности местообитания: 0–0.55 – значения вероятности обнаружения вида для непригодных мест произрастания хозяина, 0.56–0.72 и свыше 0.73 – вероятность, соответственно, для пригодных и оптимальных местообитаний.

годные местообитания расположены в Центрально-Чернозёмной зоне в Европейской части России. Очень ограниченные местообитания присутствуют в Республике Адыгея, в северных районах Карачаево-Черкесской, Чеченской, Дагестанской республиках и в Северной Осетии. В Калмыкии и Астраханской обл. пригодные местообитания в основном расположены в западных районах указанных субъектов РФ. Наблюдается разрыв пригодных местообитаний на границе Азиатской и Европейской части России. Например, в Свердловской обл. все местообитания не высоко пригодные, а в Челябинской обл. высоко пригодные местообитания расположены на юге. Определённый разрыв ареала также замечается за оз. Байкал в Республике Бурятия. В целом эта карта достаточно хорошо согласуется с ТН и литературными данными [Справочник..., 2020].

Количественные оценки изменения ареала вида под влиянием глобальных изменений климата. Сравнительный анализ оценок приобретения (Gain) пригодных местообитаний растения-хозяина показывает, что значения этого показателя по времени зависят от группы моделей ($F = 126, P \ll 0.001, R^2 = 99.5\%$, рис. 7А). Из рисунка видно, если Gain в начальный период в 2040 г. не различаются для всех групп моделей, то для низко чувствительных (Lsens) моделей этот показатель статистически значимо отличается ($p < 0.05$) с 2080 г. от моделей Hsens. Статистически значимое различие всех индексов между собой наблюдается только в 2100 г. Усреднённые значения показателей Gain по моделям показывают, что различие этих показателей по четырём сценариям статистически значимо ($F = 95; P < 0.01$) с 2080 г. (рис. 7В). Оценки влияния разных факторов показывают,

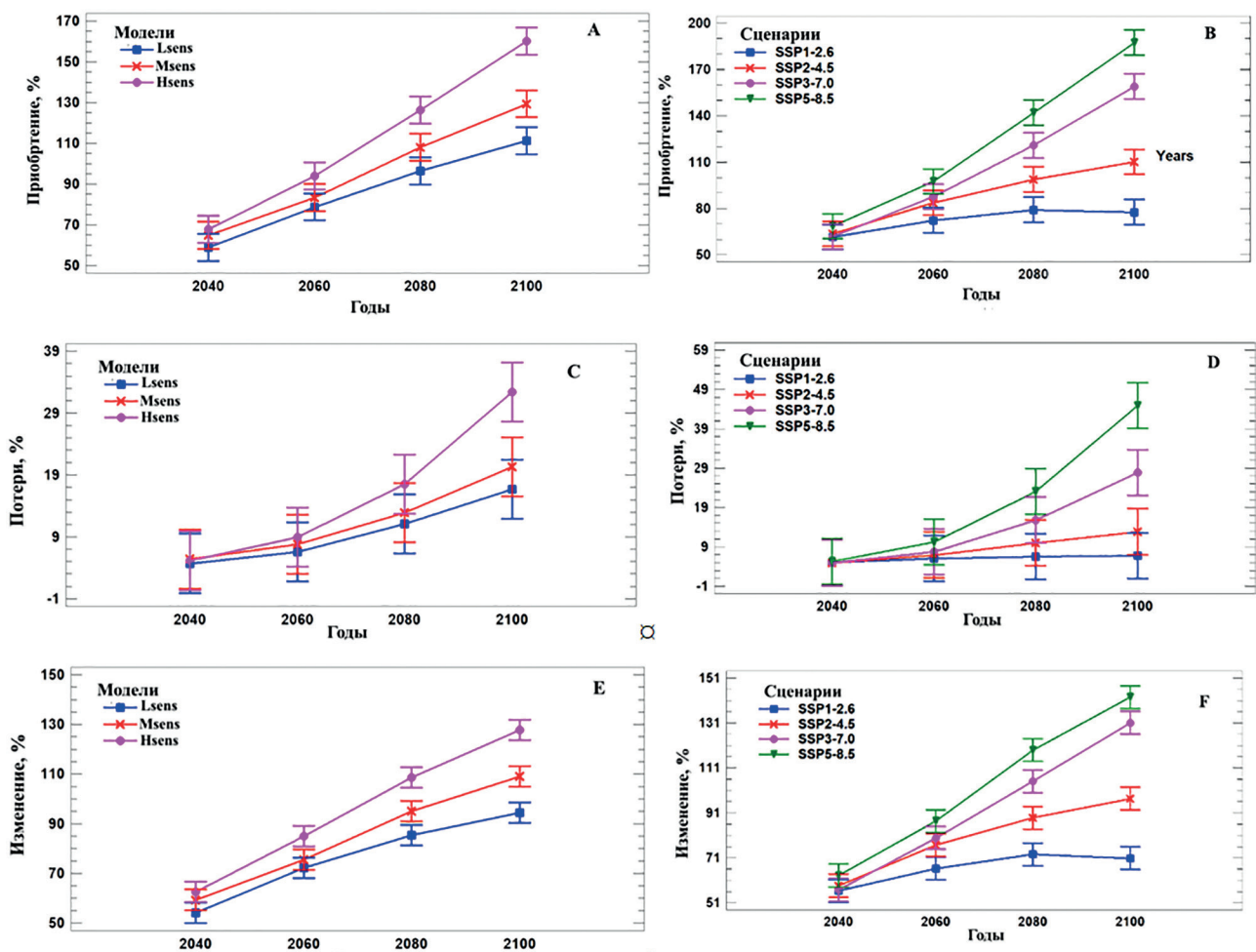


Рис. 7. Сравнительный анализ изменения показателей приобретения (Gain), потери (Loss) и изменения (Change) местообитаний *G. rostochiensis* в рамках трёх групп моделей и четырёх сценариев изменения глобального климата с применением трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Средние значения представлены с 95-процентными доверительными интервалами Тьюки.

что на приобретение новых местообитаний влияют основные факторы (Models, Senarios, Years; для всех факторов $P \ll 0.01$), а также их взаимодействия (Models \times Senarios: $F = 3.5$, $P = 0.02$; Models \times Years: $F = 13.0$, $P \ll 0.01$; Senarios \times Years: $F = 50$, $P \ll 0.01$). В отличие от Gain, потери Loss местообитаний не значительно слабо выражены ($F = 16.4$, $P \ll 0.01$, $R^2 = 96.4\%$), поскольку статистически значимое различие не выявляется по взаимодействию основных двух факторов Models \times Senarios ($F = 2.3$, $P = 0.08$). Среднее значение потери местообитаний по всем моделям Lsens, Msens, Hsens составляет 12.5% (± 0.5) (рис. 7 С, D). Из рисунков 7С, 7D следует, что наибольшие потери местообитаний 16% (± 0.9) наблюдаются для высоко чувствительных моделей (Hsens) вне зависимости от реализации сценария SSPx-у. При реализации сценария SSP5-8.5 для высоко чувствительных моделей (Hsens) к 2100 г. потери местообитаний составляют 44.95% (± 2.1) (рис. 7D), а средние потери по всем сценариям составляют 32.4% (± 1.8) (рис. 7С).

Сравнительные оценки индекса Change показывают, что статистически значимые различия выявляются как по основным факторам (Models: $F = 155$, $P \ll 0.01$; Senarios: $F = 304$, $P \ll 0.01$; Years: $F = 617$, $P \ll 0.01$), так и по взаимодействиям факторов (Models \times Years: $F = 13$, $P \ll 0.01$; Senarios \times Years: $F = 55.0$, $P \ll 0.01$) (рис. 7Е). Взаимодействие факторов Models \times Senarios не значимо ($F = 2.5$, $P = 0.06$). Средние значения изменения площади ареалов по всем моделям и сценариям вида в России к 2100 г. составляют 85.8% (± 0.5). Для группы моделей Lsens, Msens, Hsens изменения площади ареала вида к 2100 г. составляют 94.4% (± 1.6), 109.3% (± 1.6) и 127.8% (± 1.6), соответственно. Упорядочивание изменений площади ареалов по сценариям SSPx-у (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) показывает, что наибольшее значение достигается для SSP5-8.5 (103.8%), а наименьшее для SSP1-2.6 (66.5%), то есть наиболее агрессивный сценарий изменения климата (SSP5-8.5) приводит к изменению ареала в 1.5 раза больше по сравнению с умеренным сценарием (SSP1-2.6). Для других сценариев SSP2-4.5 и SSP3-7.0 эти показате-

тели занимают промежуточное положение и составляют 80.1% и 93.2%, соответственно. Временной сравнительный анализ изменения площади ареала вида показывает, что к 2100 г. изменение (110%) будет в 1.9 раза больше по сравнению с 2040 г. (58%). Изменения площади ареала к 2060 (78%) и 2080 (96%) будет увеличиваться в 1.3 и 1.7 раза по сравнению с 2040 г.

Изменения потенциального распространения *G. rostochiensis* с 2021 по 2100 г. в рамках трёх групп моделей СМIP6 разной чувствительности и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата показаны на рисунках 8, 9, 10. Эти модели предсказывают, что глобальное потепление будет способствовать расширению потенциально подходящих местообитаний *G. rostochiensis*. Более того, эти карты показывают, что центроид ареала вида будет двигаться с юга на север и с запада на восток. Оценки показывают, что максимальный сдвиг центроида ареала для высоко чувствительных моделей Hsens составляет 690 (± 18) км, а для других моделей Lsens, Msens – 486 (± 18) км и 564 (± 9) км, соответственно. Важно отметить, что сдвиги центроидов ареалов с запада на восток (Slong) и с юга на север различаются (Slat) (Hsens: Slong = 589 км, Slat = 407 км; Msens: Slong = 452 км, Slat = 357 км; Lsens: Slong = 385 км, Slat = 312) на 31%, 21% и 18%, то есть сдвиг центроидов по долготе больше, чем по широте.

Эти карты показывают, что потери местообитаний в рамках различных моделей и сценариев изменения климата преимущественно касаются южной и центральной частей Европейской России. Максимальные потери местообитания наблюдаются к 2100 г. для всех моделей при реализации сценариев SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5. Эти территории расположены на юге Европейской части России, а также в Центрально-Чернозёмной зоне, включая Белгородскую, Воронежскую, Курскую, Липецкую и Тамбовскую области (рис. 8, 9). Для низко чувствительных моделей (Lsens) при реализации сценария SSP1-2.6 потери местообитания для всего исследуемого периода 2040–2100 гг. преимущественно будут расположены в южной части Европейской России (рис. 10).

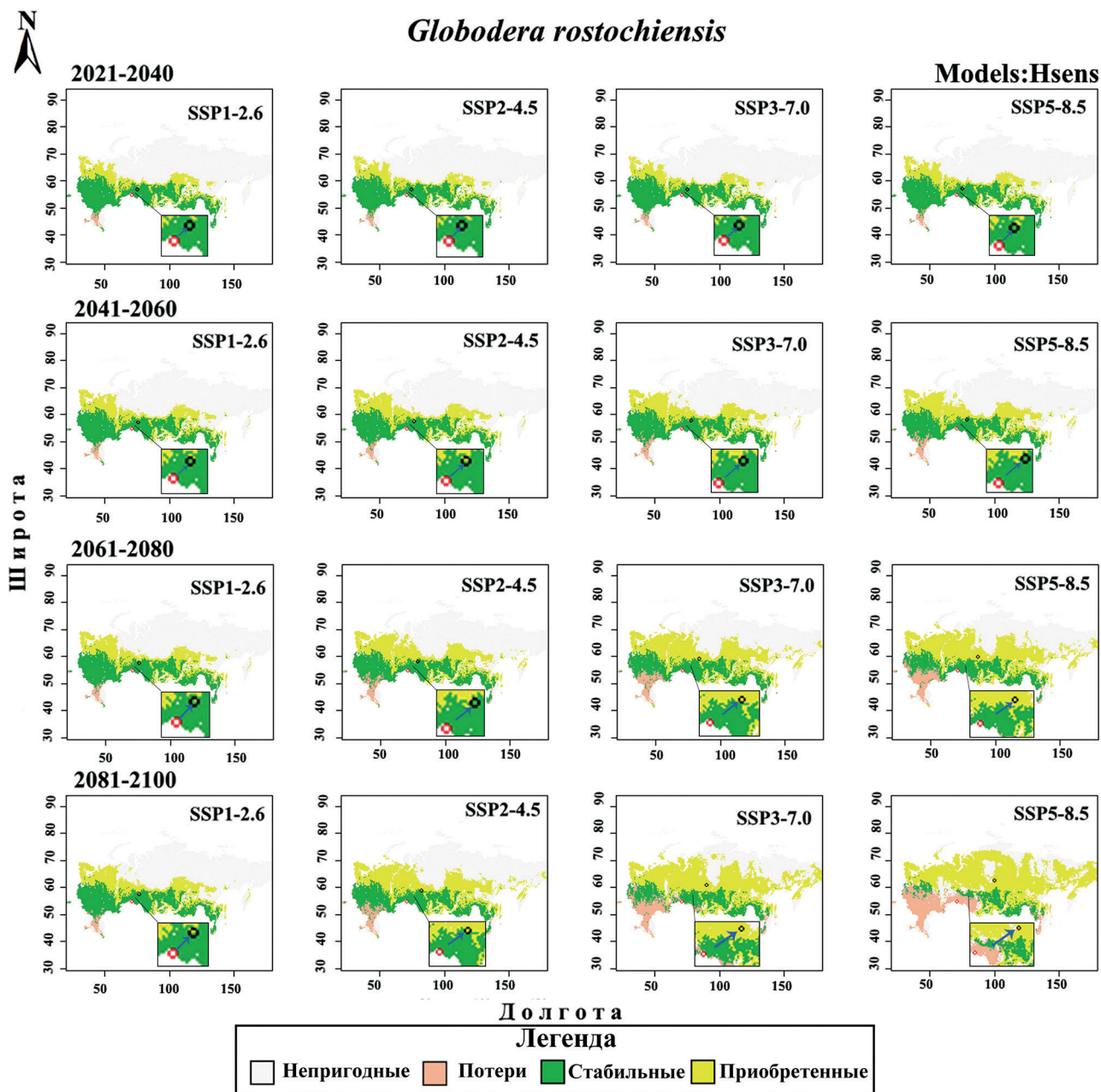


Рис. 8. Динамика потенциального ареала *Globodera rostochiensis* в России с 2021 по 2100 г. при реализации высоко чувствительных моделей (Hsens) и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Красные и чёрные точки показывают расположение центров современного ареала и при реализации сценариев изменения климата, чёрная стрелка указывает на направление смещения центра.

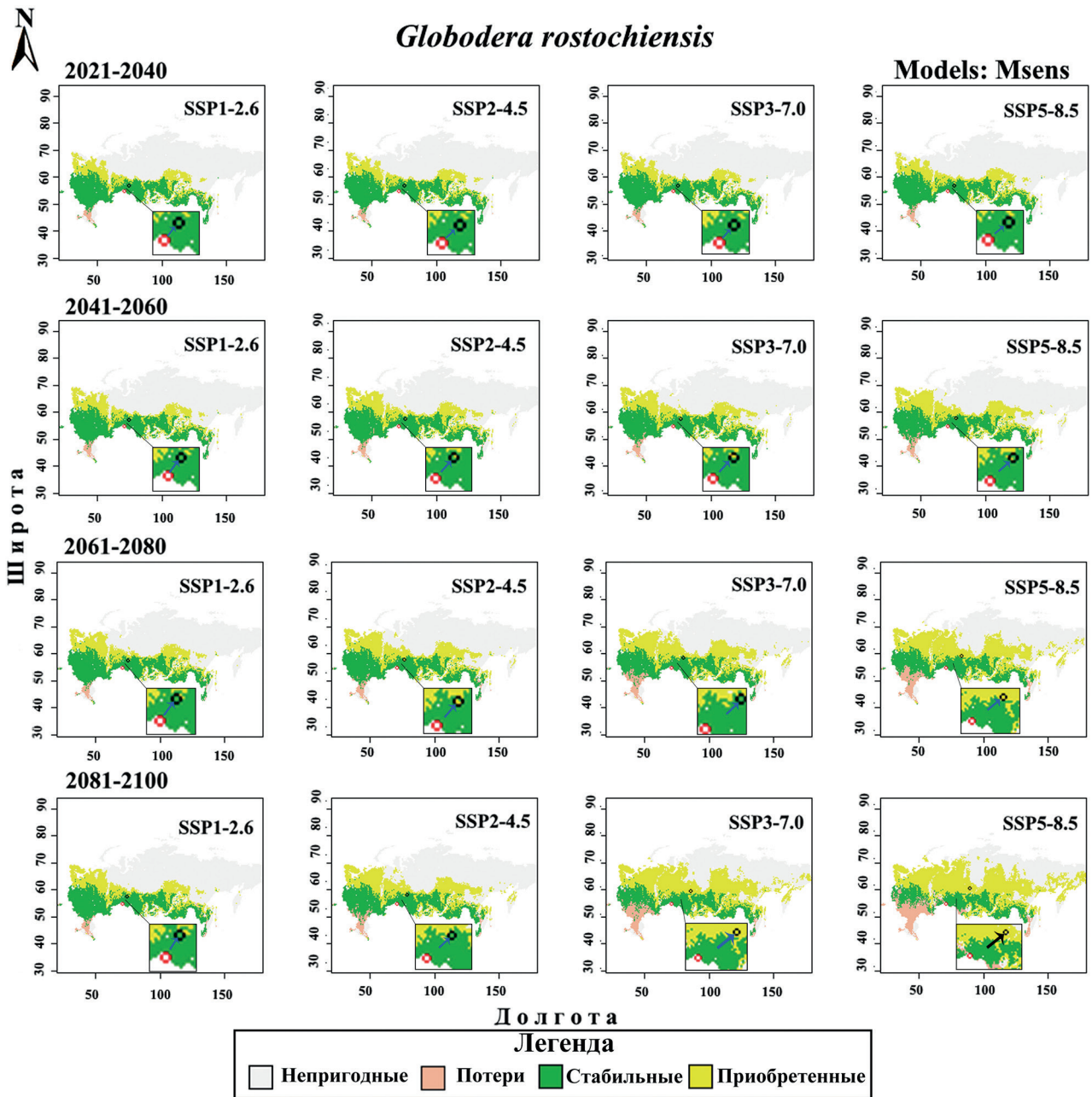


Рис. 9. Динамика потенциального ареала *Globodera rostochiensis* в России с 2021 по 2100 г. при реализации умеренно чувствительных моделей (Msens) и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Обозначения такие же как в рис. 8.

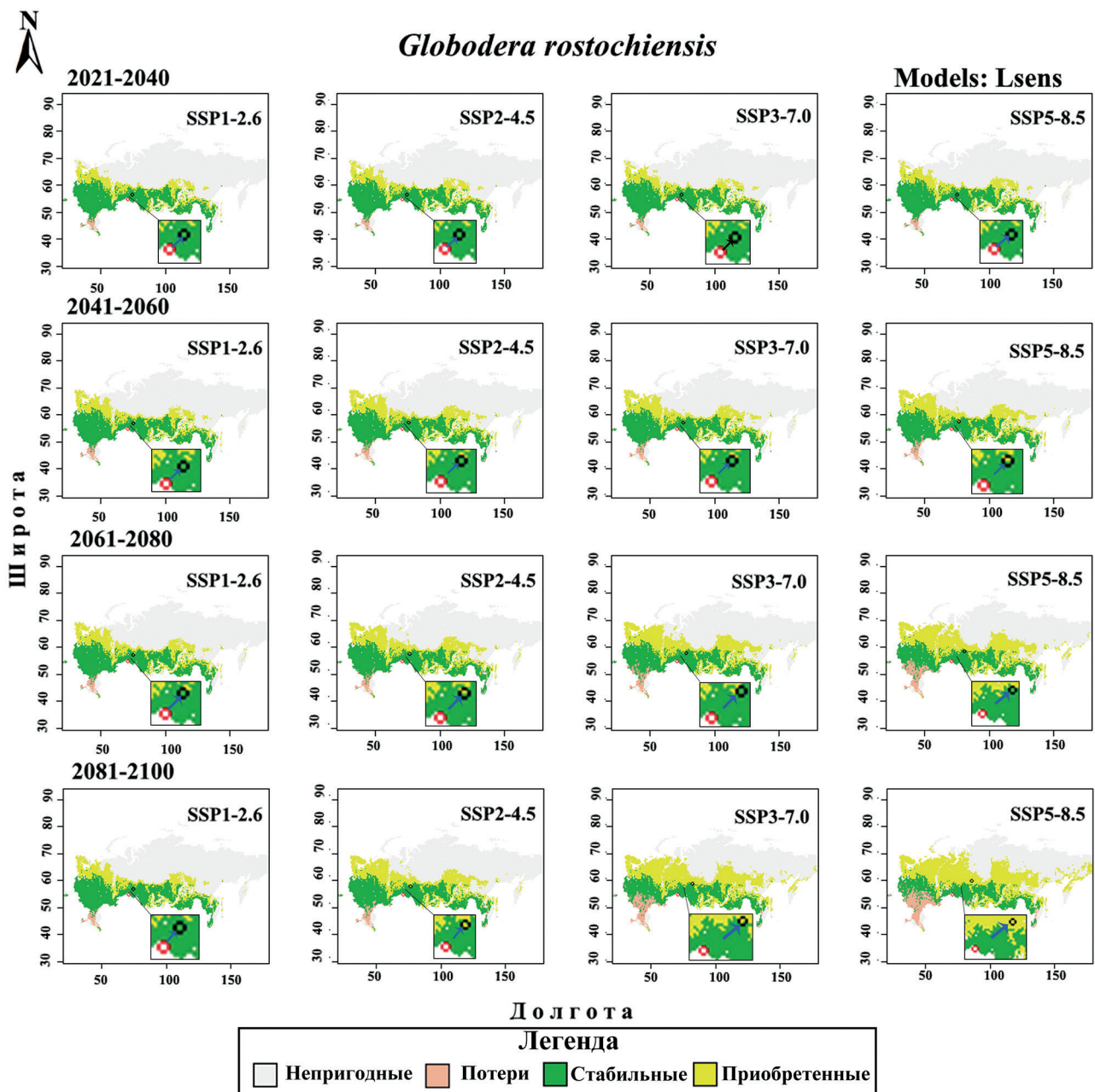


Рис. 10. Динамика потенциального ареала *Globodera rostochiensis* в России с 2021 по 2100 г. при реализации низко чувствительных моделей (Lsens) и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Обозначения такие же, как в рис. 8.

Обсуждение

В этом исследовании мы использовали ансамблевые ESDM модели для прогнозирования потенциального распространения *G. rostochiensis* с растением-хозяином в условиях текущего климата и будущих его изменений до конца XXI в. в России с применением глобальных данных о распространении вида. Несмотря на то, что вид *G. rostochiensis* завезён (случайно интродуцирован) вместе с картофелем в Россию относительно недавно

в 1949 г., он колонизировал все подходящие регионы обитания для растения-хозяина. Построенные нами карты в условиях текущего климата (рис. 6) хорошо согласуются с литературными данными по распространению вида [Справочник..., 2020]. Различие карт, представленных на рис. 4 и рис. 6, заключается в том, что если в рис. 4 представлены доли административных районов областей (%), где картофель поражён нематодой, то в рис. 6 более точно приведены потенциальные

границы распространения *G. rostochiensis*. Эта карта показывает, что наиболее благоприятные условия для выращивания картофеля и колонизации паразита имеются во многих природных зонах, включая Центрально-Чернозёмную, Поволжье, южные регионы Сибири, Урала и Дальний Восток. Из этого рисунка также следует, что на юго-западе и юго-востоке Европейской части России в областях степной зоны имеются преимущественно низко пригодные местообитания. Это объясняется тем, что растение-хозяин (картофель) плохо переносит летнюю жару, то есть отсутствует кормовая (или пищевая) база для колонизации паразитом. Наш анализ показал, что среди переменных, определяющих ансамблевую модель ESDM, три переменные являются наиболее важными – Bio01, Bio5, Bio12 (табл. 3). Важность этих переменных для растения хозяина подтверждается литературными данными [Лорх, 1948; Вавилов и др., 1986]. Например, показано, что, хотя зона толерантности вида к температуре почвы находится в пределах от 7–8 °С до 25 °С, тем не менее оптимальная температура почвы в умеренной зоне для картофеля составляет 16–19 °С, что соответствует температуре воздуха примерно 21–25 °С [Вавилов и др., 1986]. Продолжительная жара (выше 30 °С) становится причиной прекращения ассимиляционной деятельности листьев. Кроме этого также установлено, что урожай клубней картофеля разных сортов определяется атмосферными осадками в июле – сентябре [Лорх, 1948]. Важно отметить, что локальные аналоги предикторных переменных (Bio01, Bio05, Bio12, Bio14) с успехом были использованы при построении математической модели прогноза развития глободероза картофеля [Шестеперов, Лукьянова, 2018]. Высокие показатели адекватности созданной математической модели с использованием коэффициента корреляции (0.83) между результатом прогноза развития глободероза и фактическими данными подтверждают важность использования выбранных предикторных переменных для создания моделей разных типов. Выбранные нами предикторные переменные достаточно наглядно показывают дальнейшие потери местообитаний на юге Европейской России,

независимо от чувствительности моделей и сценариев изменения климата. Это связано с разницей темпов изменений температуры и осадков. Модельные оценки изменения климата показывают, что к 2040, 2060, 2080 и 2100 гг. температура повысится на 30%, 56%, 81% и 103%, однако осадки увеличатся лишь на 6%, 9%, 11% и 13%, соответственно, то есть происходит уменьшение степени увлажнения территорий и увеличение аридизации всей территории России. Этот вывод также согласуется с уменьшением индекса аридности Де Мартона (I_{DM}) [De Martonne, 1925]. Например, если в условиях текущего климата $I_{DM} = 8.3$, то значение индекса к 2040, 2060, 2080, 2100 гг. по всем моделям и сценариям будут составлять 6.86, 5.94, 5.27 и 4.8, соответственно. Хотя, для разных моделей и сценариев эти показатели отличаются от усреднённых значений, но общие закономерности сохраняются. По этой причине в степной зоне аридность регионов современного обитания вида повысится, и естественные местообитания станут не пригодны для возделывания картофеля, а орошение вряд ли будет экономически выгодно, то есть произойдёт потеря таких местообитаний (рис. 8–10). В целом наши результаты показывают, что подходящие области обитания вида *G. rostochiensis* как специализированного паразита картофеля в России распространены широко и в будущем они продолжают расширяться и продвигаться в северо-восточном направлении. Прогнозные общие тенденции расширения ареала вида вне зависимости от типа модели и сценария требуют усовершенствования мер борьбы. Современная стратегия борьбы с ЗКН, рекомендованная Европейским обществом по защите и карантину растений (ЕОЗКР) ещё в 1985 г., состоит в снижении численности её популяций до уровня экономического порога вредоносности, то есть до уровня, когда потери от вредоносности нематод не превышают затраты на защитные мероприятия. Основные составляющие успешной защиты, предотвращающей массовое распространение паразитических нематод, во всем мире сводятся к применению карантинных мероприятий, эффективных агротехнических приёмов и биологических методов борьбы

[Trudgill et al., 1987]. Химические средства защиты растений от нематод в России до недавнего времени отсутствовали. В настоящее время зарегистрирован единственный химический нематодцид для борьбы с ЗКН Видат 5Г™ (50 г/кг оксамилы) [Государственный каталог..., 2019]. У химических препаратов есть несомненные достоинства, однако их применение должно быть строго регламентировано и обосновано.

Из существующих биологических способов защиты картофеля от паразитических нематод можно отметить использование устойчивых сортов и растений-приманок., которые стимулируют выход личинок из яиц, но не являются субстратом для их размножения [Мироненко, 2020]. Таким видом-приманкой считается, например, паслён гулявниколистный *Solanum sisymbriifolium* (Lam.) [Timmermans et al., 2006].

Основным средством, ограничивающим распространение ЗКН, является возделывание устойчивых сортов. В результате сопряжённой эволюции *G. rostochiensis* с растениями картофеля в Южной Америке жизненный цикл паразита полностью синхронизирован с основными этапами развития растения-хозяина, что обеспечивает успешную инвазию и развитие, то есть восприимчивость растений. В результате исследований молекулярно-генетических и биохимических аспектов взаимоотношений в системе картофель – *G. rostochiensis* накоплен значительный материал об особенностях патогенеза и механизмах устойчивости растений к нематоде. В данной статье эти вопросы детально не рассматриваются, поскольку они подробно представлены в ряде публикаций [Zinovieva, 2014; Jaubert-Possamai et al., 2019; Kud et al., 2019; Sato et al., 2019; Price et al., 2021, Zheng et al., 2021; Siddique et al., 2022]. Такие исследования позволяют определить наиболее уязвимые этапы жизненного цикла паразита и факторы, подавляющие его развитие, которые могут быть полезными для оптимизации контроля численности *G. rostochiensis*, а также подбора растений для вовлечения в селекционные программы в качестве источников устойчивости к паразиту и создания на их основе устойчивых сортов картофеля

[Бирюкова и др., 2015]. Большинство сортов картофеля, устойчивых к ЗКН, являются потомством немногих исходных форм. Плановая селекция устойчивых к нематод сорта была начата после того, как среди форм *S. andigenum* был выделен устойчивый к нематод клон СРС 1673. На основе этого клона были получены первые устойчивые сорта в Германии (Антинема, Сагитта, Спекула), Голландии (Амарил, Интензо) и США (Пеконик) [Костина, Жолудева, 1980; Ross, 1986]. Также устойчивые сорта были получены от скрещивания устойчивых образцов диких видов *S. kurtzianum* и *S. vernei* с образцами культурных видов и селекционными клонами (Нидерланды, 1960) [Kubich, 1963]. Однако оказалось, что некоторые патотипы нематоды могут размножаться на корнях этих сортов. Это послужило началом изучения расового состава картофельной нематоды и поиска среди клонов диких видов источников комплексной устойчивости ко многим патотипам одновременно [Kort et al., 1977].

Наиболее известны два гена, контролирующей устойчивость картофеля к различным патотипам *G. rostochiensis* [Gebhardt, 2013; Ramakrishnan et al., 2015]. Это гены *H1* (обеспечивает устойчивость к патотипу Ro1) и *Gro1-4* (*npotiv namomunov* Ro1 – Ro4). Согласно литературным данным, доминантный аллель гена *H1* интрогрессирован в селекционные сорта от единичных устойчивых к нематод образцов *S. tuberosum ssp. andigenum* и *S. vernei* [Тохопеус, Huijsman, 1953], а ген *Gro1-4* – от образцов *S. spagazzinii* [Barone et al., 1990]. Механизм устойчивости сортов с этими генами обеспечивается реакцией сверхчувствительности. Она заключается в инкапсуляции питательной клетки растения, в которую внедрилась личинка нематоды, слоем некротических клеток с последующей дегенерацией питающего синтиция в течение недели. Устойчивость сверхчувствительного типа способствует снижению плотности популяции нематоды на 80%, однако создаётся опасность появления новых патотипов, поражающих ранее устойчивые сорта [Rice et al., 1985].

Поскольку в селекционные программы активно вовлекаются гены устойчивости, про-

блема разработки надёжных молекулярных маркеров для их идентификации остаётся актуальной [Бирюкова и др., 2008; Хютти и др., 2017]. Наиболее часто в маркер-ассоциированной селекции (MAS) на устойчивость к *G. rostochiensis* используется SCAR-маркер TG689 гена H1 [Milczarek et al., 2011]. В молекулярном скрининге активно используется маркер 57R [Milczarek et al., 2014], в том числе в России [Бирюкова и др., 2015; Антонова и др., 2016]. Для идентификации гена *Grol-4* был разработан одноимённый внутригенный SCAR-маркер *Grol-4* [Gebhardt et al., 2006]. Позже, путём выравнивания последовательностей генов семейства *Grol* (*Grol-1*, *Grol-2*, *Grol-3*, *Grol-5*, *Grol-6*, *Grol-8*, *Grol-10*, *Grol-11*, *Grol-12* и *Grol-14*) был разработан дополнительный, более специфичный маркер *Grol-4-1* [Asano et al., 2012].

Результатом длительной селекции картофеля на устойчивость в мире стала серия сортов, генетически защищённых от наиболее распространённых патотипов цистообразующих картофельных нематод. В России в Госреестре селекционных достижений зарегистрировано 455 сортов картофеля, 254 (55.8%) из них устойчивы к ЗКН [Мироненко и др., 2020]. При создании российских сортов картофеля в качестве источников устойчивости к *G. rostochiensis* активно использовались зарубежные устойчивые к нематод селекционные сорта, а также образцы диких видов *S. chacoense* и *S. vernei* [Бирюкова и др., 2015].

Одним из наиболее эффективных способов борьбы является четырёх-пятипольный севооборот с применением невосприимчивых к глободерозу полевых культур. В качестве предшественников используются не поражаемые нематодой культуры: зерновые (включая кукурузу), зернобобовые, бобово-злаковые и злаковые смеси, а также чистый пар [Шестеперов, Савотиков, 1995]. Хорошие результаты даёт и двухлетнее выращивание бобовых и крестоцветных трав как отдельно, так и в смеси (например, люпина и рапса, люпина и горчицы) в очаге заражения с последующей высадкой на третий год устойчивого к нематод сорта картофеля. Соблюдение таких севооборотов гарантированно обеспечивает высокую (90–95%) биологическую эффек-

тивность в борьбе с картофельной нематодой [Бутенко, Синайко, 2002; Бутенко, 2003]. Эффективным является возделывание устойчивых сортов картофеля (Латона, Ред Скарлет, Розара, Сантэ, Симфония, Мелодия и др.), уничтожение послеуборочных остатков и заражённых клубней и корней. Однако при применении устойчивых сортов на высоком инвазионном фоне (30 и более цист на 100 см³ почвы) в результате массового внедрения инвазионных личинок в корни происходит снижение урожая устойчивого сорта; потери могут достигать 25%. Существует также вероятность появления более агрессивных патотипов.

Недавние исследования с помощью компьютерных экспериментов на основе модели прогнозирования плотности популяции ЗКН в почве после выращивания устойчивых к глободерозу сортов картофеля в 10-польном севообороте показали, что при выращивании этих сортов потребуется 8–9 лет для полного уничтожения популяции нематоды в почве при благоприятных или средних многолетних условиях выращивания картофеля и других культур [Shesteperv et al., 2021]. Это означает, что при неблагоприятных условиях выращивания сельскохозяйственных культур и устойчивых к глободере сортов картофеля, личинки ЗКН остаются в почве более 10 лет.

В личных подсобных хозяйствах на небольших площадях, где нет возможности использовать многолетние севообороты для существенного подавления численности картофельной нематоды можно применить однолетний «укрытый» пар. Эффективность метода зависит и от типа почвы: на суглинистых и среднесуглинистых почвах она выше (может достигать 95–97%), чем на песчаных и супесчаных, где она не превышает 85–90%. Если устойчивый сорт высаживается и на третий год, то численность нематод снижается до хозяйственно неощутимого уровня.

Наш анализ показал, что размещение и площадь пригодных для растения-хозяина и *G. rostochiensis* различаются для разных моделей и SSPx-у сценариев, что указывает на рост неопределённости характера и скорости распространения вида *G. rostochiensis* при изменении климата. С другой стороны,

это означает, что для понимания процессов инвазии вида и для выявления наиболее чувствительных регионов вторжения нельзя ограничиваться единичными моделями и сценариями глобального изменения климата. Различия между разными сценариями SSPx-у в основном связаны с изменениями концентраций парниковых газов, особенно с влиянием концентрации CO₂ на температуру [Riahi et al., 2017]. Реализация сценария SSP1-2.6 или в худшем случае SSP2-4.5 максимально замедлит экспансии *G. rostochiensis* (рис. 8–10). С другой стороны, рост высокого потребления ископаемого топлива (SSP3.70, SSP5-8.5) приведёт к очевидной экспансии *G. rostochiensis* к 2100 г. на северо-запад при широкомасштабном выращивании картофеля в личных подсобных хозяйствах на небольших площадях при отсутствии севооборота, смены сортов картофеля и не соблюдении основных технологий возделывания и меры борьбы, представленной выше.

Заключение

С момента первого обнаружения на территории России *G. rostochiensis* площадь её распространения возросла более чем в 2000 раз с 1949 по состоянию на 2020 г. Вид хорошо адаптировался и, не смотря на карантинные мероприятия по предотвращению распространения, локализации и ликвидации очагов золотистой картофельной нематоды, ареал её продолжит расширяться и продвигаться в северо-восточном направлении. По результатам полевого мониторинга и лабораторной диагностики выяснилось, что площадь участков, заселённых данным видом паразита, растёт, а степень заражённости отдельных районов не снижается в условиях текущего климата. Причём скорость расширения ареала в значительной степени зависит от сценария изменения климата. Поэтому способом контроля продолжают оставаться химические средства защиты – в нашей стране Видат 5Г™ (50 г/кг оксамилла). Основной мерой по ограничению численности и распространению паразита наряду с карантинными мероприятиями является возделывание сортов картофеля с устойчивостью к ЗКН – экологически наи-

более безопасный и экономически выгодный способ предотвращения эпифитотий. Для практической селекции устойчивых сортов необходимы сведения о патотипном составе возбудителей, эффективных методах определения устойчивости, генетическом разнообразии устойчивости картофеля к этим патогенам. Успешный результат для предотвращения и массового распространения картофельной нематоды *G. rostochiensis* в условиях глобального изменения климата может быть достигнут в случае строгого выполнения разработанной системы мероприятий, которая включает комплекс карантинных мер, возделывание устойчивых сортов, агротехнические приёмы, биологические методы борьбы. Регулярный мониторинг полей даст возможность, в случае инвазии, быстро выявить и локализовать очаг, а также будет препятствовать дальнейшему распространению вида *G. rostochiensis* и позволит сократить площади заражённых земель.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (Esri Sales Order number 3128913; Esri Delivery number 81833751, User custome rnumber 535452).

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН темы № FFER-2021-0010, АААА-А18-118042490055-7, АААА-А18-118042490057-1. Статистический анализ, интерпретация полученных результатов, подготовка рисунков и основы статьи выполнены в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

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

- Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Новикова Л.Ю., Шувалов О.Ю., Костина Л.И., Клименко Н.С., Шувалова А.Р., Гавриленко Т.А. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 5. С. 596–606.
- Бирюкова В.А., Шмыгля И.В., Абросимова С.Б., Запекина Т.И., Мелешин А.А., Митюшкин А.В., Мананков В.В. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКС с использованием молекулярных маркеров // Защита картофеля. 2015. № 1. С. 3–7.
- Бирюкова В.А., Журавлёв А.А., Абросимова С.Б., Костина Л.И., Хромова Л.М., Шмыгля И.В., Морозова Н.Н., Кирсанова С.Н. Использование молекулярных маркеров генов H1 и Gro1 устойчивости к *Globodera rostochiensis* // Докл. РАСХН. 2008. С. 22–26.
- Бутенко К.О. Бобовые и крестоцветные культуры помогают бороться с нематодой // Картофель и овощи. 2003. № 4. С. 17.
- Бутенко К.О., Синайко И.С. Опыт применения системы мероприятий в борьбе с золотистой картофельной нематодой на заражённом поле в МУП «Талашкино» Смоленской области // Матер. докл. науч.-практич. конф. «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». М., 2002. Вып. 3. С. 102–105.
- Буторина Н.Н., Зиновьева С.В., Чижов В.Н., Приданников М.В., Субботин С.А., Рысс А.Ю., Хусаинов Р.В. Паразитические нематоды России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 381 с.
- Вавилов П.П., Гриценко В.В., Кузнецов В.С., Третьяков Н.Н., Шатилов И.С. Растениеводство. 5-е изд. / Ред. П.П. Вавилов. М.: Агропромиздат, 1986. 512 с.
- Васютин А.С., Тряхов А.Н. Распространённость золотистой картофельной нематоды в России // Проблемы нематологии. Тез. докл. межд. симп. по круглым червям. СПб., 1999. Т. 280. С. 92.
- Глобальные климатические модели (Электронный ресурс) // (https://www.worldclim.org/data/cmip6/cmip6_clim2.5m.html). Проверено 14.08.2020.
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешённых к применению на территории Российской Федерации / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации М.: Минсельхоз России, 2019. 878 с.
- Займль-Бухингер В.В., Матвеева Е.М. Экспрессия и функциональная характеристика генов у картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. на различных этапах жизненного цикла // Известия РАН. Серия Биологическая. 2019. № 3. С. 236–245. doi: 10.1134/S0002332919030147
- Зиновьева С.В., Петросян В.Г. *Globodera rostochiensis* – Золотистая картофельная нематода // В кн.: 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. С. 251–259.
- Инструкция по выявлению золотистой и бледной картофельных нематод и мерам борьбы с ними / Гос. агропром. ком. СССР. М.: Агропромиздат, 1988.
- Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука, 1971. Т. 2. 522 с.
- Костина Л.И., Жолудева З.П. Сорты картофеля, устойчивые к картофельной нематоды *G. rostochiensis* W. // Бюллетень ВИР. Л., 1980. Вып. 105. С. 16–20.
- Лорх А.Г. Динамика накопления урожая картофеля. М.: Сельхозгиз, 1948. 192 с.
- Матвеева Е.М. Диагностика цистообразующих нематод рода (Nematoda: Tylenchida) // Паразитические нематоды растений и насекомых. М.: Наука, 2004. 320 с.
- Матвеева Е.М., Сущук А.А., Калинкина Д.С., Займль-Бухингер В.В. Методические основы изучения фитопаразитических нематод: Учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 61 с.
- Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Хютти А.В., Афанасенко О.С. Потенциально опасные для отечественного картофелеводства карантинные виды и патотипы нематод: изменчивость популяций и генетика устойчивости картофеля // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. Т. 24 (7). С. 705–721. doi 10.18699/VJ20.665
- 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
- Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию Российской Федерации на 1 января 2020 г. М.: МСХ РФ, Госинспекция по карантину растений РФ, ВНИИ карантина растений, 2020. 102 с.
- Федеральная служба государственной статистики (Электронный ресурс) // (<https://rosstat.gov.ru/>). Проверено 14.08.2022.
- Хютти А.В., Антонова О.Ю., Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Афанасенко О.С. Устойчивость картофеля к карантинным болезням // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 1 (1). С. 51–61. doi 10.18699/VJ17.22
- Шестеперов А.А. Картирование эпифитотических очагов глободероза картофеля // Защита и карантин растений. 2002. № 7. С. 38–40.
- Шестеперов А.А. Эпифитотиология нематодных болезней растений / Ред. М.В. Арисов, Е.Н. Индюхова. М.: Наука, 2021. 446 с.
- Шестеперов А.А., Лукьянова Е.А. Принципы и методы моделирования прогноза развития глободероза картофеля от агрометеорологических условий // Российский паразитологический журнал. 2018. Т. 12. № 2. С. 95–103. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2018-12-2-95-103>
- Шестеперов А.А., Савотиков Ю.Ф. Карантинные фитогельминтозы. М.: Колос, 1995. 447 с.
- Allsopp P.G. Sequential sampling plans for nematodes affecting sugar cane in Queensland, Australia // J. Agric. Sci. 1990. Vol. 41. P. 351–358.
- Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for

- potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading in potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan // *Breed. Sci.* 2012. Vol. 62. P. 142–150. doi:10.1270/jsbbs.62.14
- Bairwa A., Venkatasalam E.P., Sudh R., Umamaheswari R., Singh B.P. Techniques for characterization and eradication of potato cyst nematode: a review // *J. Parasit. Dis.* 2017. Vol. 41. P. 607–620. doi 10.1007/s12639-016-0873-3
- Barone A., Ritter E., Schachtschabel U., Debener T., Salamini F., Gebhardt C. Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* // *Mol. Gen. Genet.* 1990. Vol. 224 (2). P. 177–182. doi 10.1007/BF00271550
- Beniers J.E., Been T.H., Mendes O., Van Gent Pelze M.P.E., Van der Lee T.A.J. Quantification of viable eggs of the potato cyst nematodes (*Globodera* spp.) using either trehalose or -specific Real-Time PCR *Nematology*. 2014. Vol 16. P. 1219–1232. <https://doi.org/10.3725/jjn.49.19>
- Boucher O., Servonnat J., Albright A.L., Aumont O., Balkanski Y., Bastrikov V., et al. Presentation and evaluation of the IPSL-CM6A-LR climate model // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2020. Vol. 12 (7). e2019MS002010. <https://doi.org/10.1029/2019MS002010>
- Bulman S.R., Marshall J.W. Differentiation of Australasian potato cyst nematode (PCN) populations using the polymerase chain reaction (PCR) // *New Zealand J. Crop and Horticultural Science*. 1997. Vol. 25. P. 123–129. <https://doi.org/10.1080/01140671.1997.9513998>
- CABI (Centre for Agricultural Bioscience International). Datasheets: *Globodera rostochiensis*. Crop Protection Compendium. Last modified 16 January 2019 // (<http://www.cabi.org/cpc/>) Accessed 22 January 2019. CAB International 2019. Wallingford, UK.
- Castelli L., Ramsay G., Bryan G., Neilson S.J., and Phillips M.S. New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the Commonwealth Potato Collection // *Euphytica*. 2003. Vol. 129. No. 3. P. 377–386. doi:10.1023/A:102226411109
- Christoforou M., Orford M., Tsaltas D. Molecular diagnostic tools for nematodes chapter from the book *nematology – concepts, diagnosis and control* // Published by INTECH. 2017. P. 37–50 // Available at: (<http://www.intechopen.com/books/nematology-conceptsdiagnosis-and-control>).
- De Martonne E. *Traité de Géographie Physique*. 11. Paris: Colin, 1925. 496 p.
- Döscher R., Acosta M., Alessandri A., Anthoni P., Arneth A., Arsouze T., Bergmann T., Bernadello R., Boussetta S., Caron L.-P., Carver G., Castrillo M. et al. The EC-Earth3 Earth Stem Model for the Climate Model Intercomparison Project 6 // *Geosci. Model Dev. Discuss.* [preprint], <https://doi.org/10.5194/gmd-2020-446>, in review, 2021
- EPPO. PM 7/129 (1) DNA barcoding as an identification tool for a number of regulated pests // *EPPO Bulletin*. 2016. Vol. 46. P. 501–537.
- EPPO A1 and A2 Lists of pests recommended for regulation as quarantine pests pm 1/2(30) 2021. Paris, France // (<https://www.eppo.int>). Проверено 10.08.2022.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute) (2017): ArcGIS Desktop 10.4.1 – ESRI, Redlands, California.
- Evans K., Franco J., De Scurrah M.M. Distribution of species of potato cyst-nematodes in South America // *Nematologica*. 1975. Vol. 21. P. 365–369.
- Evans K., Rowe J.A., Distribution and economic importance // *The Cyst Nematodes* / Ed. S.B. Sharma. London: Chapman & Hall, 1998. P. 1–30.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (Электронный ресурс) // (gbif.org). Проверено 14.08.2022.
- Gebhardt C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato // *Trends in Genetics*. 2013. Vol. 9 (4). P. 248–256. doi 10.1016/j.tig.2012.11.006
- Gebhardt C., Bellin A., Henselewski A., Lehmann W., Schwarzfischer A., Valkonen J. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato // *Theor. Appl. Genet.* 2006. Vol. 112. P. 1458–1464. DOI 10.1007/s00122-006-0248-8
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. *Habitat suitability and distribution models*. Cambridge University Press, 2017. 496 p. <https://doi.org/doi.org/10.1017/9781139028271>
- Hajima T., Watanabe M., Yamamoto A., Tatebe H., Noguchi M.A., Abe M., Ohgaito R., Ito A., Yamazaki D., Okajima H., Ito A., Takata K., Ogochi K., Watanabe S., and Kawamiya M. Development of the MIROC-ES2L Earth system model and the evaluation of biogeochemical processes and feedbacks // *Geosci. Model Dev.* 2020. 13. 2197–2244. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-2197-2020>
- Handoo Z.A., Subbotin S.A., Taxonomy, Identification and Principal Species // *Cyst Nematodes* / Perry R.N., Moens M., Jones J.T. (eds). CAB INTERNATIONAL, England, 2018. P. 365–398.
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan, Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2006.05.017>
- Hockland S., Niere B., Grenier E., Blok V., Phillips M., Den Nijs L., Anthoine G., Pickup G. and Viaene N. An evaluation of the implications of virulence in non-European populations of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* for potato cultivation in Europe // *Nematology*. 2012. Vol. 4. P. 1–13.
- IPCC. Sixth Assessment Report of the IPCC Working Group I. 2021 // (<https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6/>). Проверено 14.08.2022.
- Jaubert-Possamai S., Nouredine Y., Favery B. MicroRNAs New Players in the Plant – Nematode Interaction // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. 1180. doi: 10.3389/fpls.2019.01180
- Kawai H., Yukimoto S., Koshiro T., Oshima N., Tanaka T., Yoshimura H. and Nagasawa R. Significant improvement of cloud representation in the global climate model MRI-ESM2 // *Geosci. Model Dev.* 2019. Vol. 12. P. 2875–2897. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-2875-2019>
- Kelley M., Schmidt G.A., Nazarenko L.S., Bauer S.E., Ruedy R., Russell G.L., et al. GISS-E2.1, Configurations and climatology // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2020. Vol. 12. e2019MS002025. <https://doi.org/10.1029/2019MS002025>

- Kort J., Ross H., Rumpfenhorst H.J., Stone A.R. An International Scheme for Identifying and Classifying Pathotypes of Potato Cyst-Nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallid* // *Nematologica*. 1977. Vol. 3 (3). P. 333–339. doi: 10.1163/187529277X00057
- Kubich A. Pytanie matwiku ziemniaczanum w Hollandui // *Ochrona Roslin*. 1963. Vol. 4. P. 11–13.
- Kud J., Wang W., Gross R., Fan Y., Huang L., et al. The potato cyst nematode effector RHA1B is a ubiquitin ligase and uses two distinct mechanisms to suppress plant immune signaling // *PLOS Pathog*. 2019. Vol. 15. 1007720.
- Lilley C.J., Atkinson H.J., Urwin P.E. Molecular aspects of cyst nematodes // *Mol. Plant Pathol*. 2005. Vol. 6. No. 6. P. 577–588.
- Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L., Afanasenko O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry // *Plant Breeding*. 2014. Vol. 133 (5). P. 660–665.
- Michibata T., Suzuki K., Sekiguchi M. & Takemura T. Prognostic precipitation in the MIROC6-SPRINTARS GCM: Description and evaluation against satellite observations // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. Vol. 11. P. 839–860. https://doi.org/10.1029/2018MS001596
- Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. // *Am. J. Potato Res*. 2011. Vol. 88. P. 245–255. doi 10.1007/s12230-011-91
- Milczarek D., Przetakiewicz A., Kaminski P., Flis B. Early selection of potato clones with the H1 resistance gene – the relation of nematode resistance to quality characteristics // *Czech J. Genet. Plant Breeding*. 2014. Vol. 50 (4). P. 278–284.
- Nikitin M.M., Statsyuk N.V., Frantsuzov P.A., Pridannikov M.V., Golikov A.G. Rapid and simple detection of two potato cyst nematode species by real-time multiplex PCR using preserved microarray-based test systems // *Russian Journal of Nematology*. 2017. Vol. 25 (1). P. 51–60.
- Núñez M.A., Medley K.A. Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17. P. 703–713. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00772.x
- OEPP/EPPO. PM 7/40 (4) *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* // *OEPP/EPPO Bulletin*. 2017. Vol. 47 (2). P. 174–197.
- Plantard O., Picard D., Valette S., Scurrah M., Grenier E., Mugniery D. Origin and genetic diversity of western European populations of the potato cyst nematode *Globodera pallida* inferred from mitochondrial sequences and microsatellite loci // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. P. 2208–2218. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03718.x
- 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 dahlia* and Its Parental Bixexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8 (8). 1329. https://doi.org/10.3390/math8081329
- Price J.A., Coyne D., Blok V.C., Jones J.T. Potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallid* // *Mol Plant Pathol*. 2021. Vol. 22 (5). P. 495–507. https://doi: 10.1111/mpp.13047
- Ramakrishnan A.P., Ritland C.E., Blas Sevillano R.H., Riesenman A. Review of potato molecular markers to enhance trait selection // *Am. J. Potato Res*. 2015. Vol. 92 (4). P. 455–472. DOI 10.1007/s12230-015-9455-7
- Riahi K., van Vuuren D.P., Kriegler E., Edmonds J., O'Neill B.C., Fujimori S., Bauer N., Calvin K., et al. The Shared Socioeconomic Pathways and Their Energy, Land Use, and Greenhouse Gas Emissions Implications: An Overview // *Global Environ. Change*. 2017. Vol. 42. P. 153–168. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.05.009
- Rice S.L., Leadbeater B.S.C., Stone A.R. Changes in cell structure in roots of resistant potatoes parasitized by potato cyst-nematodes. I. Potatoes with resistance gene H1 derived from *Solanum tuberosum* ssp. // *Andigena, Physiol. Plant Pathol*. 1985. Vol. 27 (2). P. 219–234. doi 10.1016/0048-4059(85)90069-4.
- Ross H. *Potato Breeding / Ross, Problems and perspectives*. Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg, 1986. 240 S.
- Saint-Martin D., Geoffroy O., Voldoire A., Cattiaux J., Brient F., Chauvin F., et al. Tracking changes in climate sensitivity in CNRM climate models. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2021. Vol. 13. e2020MS002190. https://doi.org/10.1029/2020MS002190
- Sato K., Kadota Y., Shirasu K. Plant Immune Responses to Parasitic Nematodes // *Front. Plant Sci*. 2019. Vol. 10. P. 1165. doi: 10.3389/fpls.2019.01165
- Séférian R., Nabat P., Michou M., Saint-Martin D., Voldoire A., Colin J., et al. Evaluation of CNRM Earth-System model, CNRM-ESM2-1: role of Earth system processes in present-day and future climate // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. https://doi.org/10.1029/2019MS001791
- Shesteporov A.A., Shubaderov V.Ya., Vasileva T.A. Experiments on dialog models of prognosis of the population density of *Globodera rostochiensis* in soil at different types of crop rotation // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2021. 839. 032047. https://doi.org/10.1088/1755-1315/839/3/032047
- Siddique S., Coomer A., Baum T., Williamson V.M. Recognition and Response in Plant – Nematode Interactions // *Annu. Rev. Phytopathol*. 2022. Vol. 60. 7.1–7.20. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-020620-102355
- Sirca S., Geric S.B., Strajnar P., Urek G. CR-RFLP diagnostic method for identifying *Globodera* species in Slovenia // *Phytopathologia Mediterranea*. 2010. Vol. 49. P. 361–369.
- Spears J.F. *The golden nematode Handbook*. Survey, Laboratory, Control, and Quarantine Procedures // *Agriculture Handbook*. 1968. Vol. 353. P. 81.

- Stehfest E., van Vuuren D.P., Kram T., Bouwman L., Alkemade R., Bakkenes M., Biemans H., Bouwman A., den Elzen M., Janse P., van Minnen J., Muller C., Prins A. IMAGE by IMAGE 3.0. Netherlands Environmental Assessment Agency. The Hague, The Netherlands. 2014.
- Subbotin S.A., Mumdo-Ocampo M., Baldwin J.G. Systematics of cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae). Leiden: Koninklijke Brill W.V., 2010. Vol. 8A. 351 p.
- Subbotin S.A., Franco J., Knoetze R., Roubtsova T.V., Bostock R.M., Cid Del Prado Vera I. DNA barcoding, phylogeny and phylogeography of the cyst nematode species from the genus *Globodera* (Tylenchida: Heteroderidae) // *Nematology*. 2020. Vol. 22. P. 269–297.
- Sun C., Zuo J., Shi X., Liu X., Liu H. Diverse Inter-Annual Variations of Winter Siberian High and Link With Eurasian Snow in Observation and BCC-CSM2-MR Coupled Model Simulation. *Front. // Earth Sci.* 2021. 9:761311. doi: 10.3389/feart.2021.761311.
- Swart N.C., Cole J.N.S., Kharin V.V., Lazare M., Scinocca J.F., Gillett N.P., Anstey J., Arora V., Christian J.R., Hanna S., Jiao Y., Lee W.G., Majaess F., Saenko O.A., Seiler C., Seinen C., Shao A., Sigmond M., Solheim L., von Salzen K., Yang D. and Winter B. The Canadian Earth System Model version 5 (CanESM5.0.3) // *Geosci. Model Dev.* 2019. Vol. 12 (11). P. 4823–4873. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-4823-2019>
- Taylor L. R. Aggregation, variance and the mean // *Nature*. 1961. Vol. 189. P. 732–735.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Ara_ujo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
- Timmermans B.G.H., Vos J., Stomph T.J., Van Nieuwburg J., Van der Putten P.E.L. Growth duration and root length density of *Solanum sisymbriifolium* (Lam.) as determinants of hatching of *Globodera pallida* (Stone) // *Ann. Appl. Biol.* 2006. Vol. 148. P. 213–222.
- Toxopeus H.J., Huijsman C.A. Breeding for resistance to potato root eelworm. I. Preliminary data concerning the inheritance and the nature of resistance // *Euphytica*. 1953. Vol. 2 (3). P. 80–186. doi 10.1007/BF00053725
- Trudgill D.L., Phillips M.S., Alphey T.J.W. Integrated control of potato cyst nematode // *Outlook on Agriculture*. 1987. Vol. 16 (4). P. 167–178.
- Václavík T., Kupfe J.A., Meentemeyer R.K. Accounting for multi-scale spatial autocorrelation improves performance of invasive species distribution modeling (iSDM) // *Journal of Biogeography*. 2012. Vol. 39. P. 42–55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02589.x>
- Voldoire A., Saint-Martin D., Sénési S., Decharme B., Alias A., Chevallier M., et al. Evaluation of CMIP6 DECK experiments with CNRM-CM6-1 // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. 11. 2177–2213. <https://doi.org/10.1029/2019MS001683>.
- Volodin E.M., Mortikov E.V., Kostykin S.V., Galin V.Y., Lykosssov V.N., Gritsun A.S., Diansky N.A., Gusev A.V., Iakovlev N.G., Shestakova A.A., Emelina S.V. Simulation of the modern climate using the INM-CM48 climate model // *Russian J. Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2018. Vol. 33 (6). P. 367–374. <https://doi.org/10.1515/mam-2018-0032>.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. 33: 607–611, doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Wollenweber H.W. Krankheiten und Berschadigungen der Kartoffel // *Arb. Forschungsinst. Kärtoffelbau*. 1923. Vol. 7. S. 52.
- Zheng Q., Putker V., Goverse A. Molecular and Cellular Mechanisms Involved in Host-Specific Resistance to Cyst Nematodes in Crops // *Front. Plant Sci.* 2021. Vol. 12. 641582. doi: 10.3389/fpls.2021.641582.
- Zinovieva S.V. Co-adaptation mechanisms in plant-nematode systems // *Parazitologiya*. 2014. Vol. 48 (2). P. 110–130.

RANGE DYNAMICS OF POTATO CYST NEMATODE *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLLENWEBER, 1923) (NEMATODA, HETERODERIDAE) UNDER CONDITIONS OF GLOBAL CLIMATE CHANGE IN RUSSIA

© 2022 Pridannikov M.V.^{a, b}, Zinovieva S.V.^{a, *}, Khudyakova E.A.^c, Limantseva L.A.^a, Osipov F.A.^a, Dergunova N.N.^a, Petrosyan V.G.^a

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

^b K.A. Timiryazev Russian State Agrarian University, Moscow, 127550, Russia;

^c All-Russian Plant Quarantine Center, Ramenskoye, Bykovo, Moscow Region, 140150, Russia

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Globodera rostochiensis is one of the 100 most dangerous invasive species in Russia, causing significant damage to agriculture. In Russia, this nematode was first founded in Kaliningrad Region in 1949. In this study, we used ensemble modeling (ESDM) methods to predict the potential distribution of *G. rostochiensis* in Russia and found that with changes in global climate and land use in the future, there would be a tendency to expand the range in two directions - from the south to the north and from the west to the east. The history of the distribution of the species on the territory of Russia, the current and potential ranges of the species from 2020 to 2100 with a step of 20 years in the implementation of various models and scenarios of climate change and land use are presented. Information on native range, features of biology, signs of host plant damage and injuriousness of *G. rostochiensis*, methods of pathotypes identification, invasion vectors, and control measures are shown. The predicted ranges of the species are important for the development of measures to minimize future invasion of *G. rostochiensis* and their negative consequences.

Keywords: *Globodera rostochiensis*, climate change, invasive species, land use change, species distribution models, ISDM, ESDM.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТЕПЕНИ НАТУРАЛИЗАЦИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *EUONYMUS* (CELASTRACEAE) В СРЕДНЕЙ РОССИИ И НА КАВКАЗЕ: ИТОГИ И ДАЛЬНЕЙШИЕ ТЕНДЕНЦИИ

© 2022 Савинов И.А.

ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева»,
Москва, 127550, Россия
e-mail: savinovia@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2022. После доработки 13.08.2022. Принята к публикации 21.08.2022

В статье сделана попытка оценить степень натурализации ряда видов рода *Euonymus* в условиях Средней России (для *E. europaeus* L., *E. nanus* M. Bieb., *E. maackii* Rupr. и *E. pauciflorus* Maxim.) и на Кавказе (для *E. japonicus* Thunb. и *E. fortunei* (Turcz.) Hand-Mazz.). Критический анализ имеющихся данных позволил установить, что виды дичают из мест изначального культивирования (старые усадебные парки, сады), длительное время сохраняются в заброшенных усадьбах, нередко дают самосев и размножаются вегетативным путём (сорничают), распространяются по полуестественным и синантропным местообитаниям (лесополосы и лесопосадки, лесопарки, у жилья, обочины дорог); иногда «уходят» в леса. По времени иммиграции все виды являются неофитами; по вектору инвазии – эргазиофитами; по степени натурализации – колонофитами (большинство видов) или даже гемиепокофитами (*E. europaeus*); имеют статус потенциально инвазионных. Также рассмотрены «факторы успеха» этих видов, во многом связанные с особенностями их биологии, а также близостью границ их природных ареалов. Отмечено увеличение степени адаптации отдельных видов при продвижении в более северные районы и области Центра и Северо-Запада России, в связи с чем необходим мониторинг состояния их популяций.

Ключевые слова: *Euonymus*, натурализация, «факторы успеха», Средняя Россия, Кавказ.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-160-167

Введение

Бересклеты давно используются в декоративном садоводстве и в озеленении городов и других населённых пунктов. Несмотря на популярность бересклетов (используются в групповых и одиночных посадках, в качестве почвопокровных растений, в рокариях, бордюрах, живых изгородях, лесополосах и пр.), интродуцированных во многие страны, в том числе в Россию [Шухободский, 1958], к настоящему времени опубликовано совсем немного работ, в которых делается попытка оценить их способность к натурализации и поведение в условиях вторичного ареала [Макридин, 1989; Игнатов и др., 1990; Полякова, 1992; Макридин и др., 1993; Солтани, 2003; Цвелёв, 2004; Нотов, 2005; Савинов, 2009; Тимухин, Туниев, 2010; Майоров и др., 2012, 2013; Файвуш, Таманян, 2014].

Род *Euonymus* L. насчитывает, по разным оценкам, от 130 до 200 и более видов [Леонова, 1974; Ма, 2001; Савинов, Байков, 2007], распространённых преимущественно в Северной Америке и Евразии, с основным центром их разнообразия в Восточной Азии (Китае). В Европейской России (включая Крым) и на Кавказе род представлен 5 природными видами: *E. europaeus* L., *E. latifolius* (L.) Mill., *E. leiophloeus* Stev., *E. nanus* M. Bieb., *E. verrucosus* Scop.

В литературе отмечена натурализация ряда видов рода *Euonymus*. Так, *E. europaeus* L. считается сорняком в природных экосистемах Финляндии, Австралии, Новой Зеландии и США; интенсивно развивается на вырубках; необходим мониторинг его распространения [Файвуш, Таманян, 2014]. При этом данный вид входит в состав природной флоры Армении (обычен в подлеске лесов на севере респу-

блики) и одновременно широко используется в озеленении. Сходным образом бересклет европейский ведёт себя в Сибири, парковой части Новосибирского Академгородка [Зыкова, 2019; собств. наблюдения], где иногда наблюдается также дичание другого вида, – *E. pauciflorus* Maxim. В сводке С.Р. Майорова с соавторами [2012] со ссылками на первоисточники для Московской обл. отмечены такие дальневосточные виды, как *E. taackii* Rupr. и *E. pauciflorus* Maxim., которые пока, по-видимому, не склонны к натурализации: наблюдается лишь их случайное проникновение. Про второй вид авторами справедливо отмечено ошибочное определение собранных образцов [Майоров и др., с. 34, 212].

Большое участие древесных растений в формировании адвентивной фракции флоры Колхиды было отмечено ещё М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым [1972]. Однако в этой работе нет сведений о дичании и натурализации бересклетов, хотя общий список видов – 94 весьма приличный. Отсутствует эта информация и в свежей сводке «The alien flora of Georgia» [Kikodze et al., 2010]. Вместе с тем, район Черноморского побережья Кавказа является одним из возможных пунктов натурализации для многих теплолюбивых видов.

Материал и методика

Объектами исследования стали виды рода *Euonymus*, встречающиеся в условиях Средней России и на Кавказе и обнаруживающие склонность к натурализации. (Средняя Россия – в понимании авторов «Флоры Средней России...» [1998].) Автор использовал, в первую очередь, собственный опыт наблюдений и изучения особенностей биологии отдельных видов в природных местообитаниях (многие области и районы Средней полосы и Северо-Запада России, Кавказа, Крыма) и в условиях городского озеленения, при знакомстве с коллекциями ботанических садов, парков, дендрариев и питомников. Многие аспекты биологии отдельных видов в условиях культуры изучены при регулярной работе с коллекцией Дендрария ГБС РАН (1995–2021 гг.). Также были проанализированы архивные материалы и литературные источники, касающиеся начальных этапов интродукции бе-

ресклетов в России. При выявлении степени натурализации и инвазийности использована современная терминология и шкала оценки [Нотов и др., 2010].

Дополнительно были проанализированы конкретные местонахождения видов на севере Европейской России и на Кавказе с помощью платформы GBIF [2022] и данные из базы DAISIE [2022]; изучены гербарные материалы из LE (частично), МНА и MW.

Результаты и их обсуждение

Критический анализ литературных источников, базы DAISIE и данные собственных наблюдений позволяют заключить, что к натурализующимся в Средней России и на Кавказе видам рода *Euonymus* можно отнести следующие: *E. europaeus* L., *E. nanus* M. Bieb., *E. japonicus* Thunb., *E. fortunei* (Turcz.) Hand.-Mazz. (рис. 1, 2, 3). Как правило, эти виды дичают из мест их изначального культивирования (старые усадебные парки, сады), длительное время сохраняются в заброшенных усадьбах, нередко дают самосев и размножаются вегетативным путем (сорничают), распространяются по полустественным и синантропным местообитаниям (лесополосы и лесопосадки, лесопарки, у жилья, обочины дорог); иногда «уходят» в леса. При изучении такого вида, как *E. europaeus*, важно учитывать тот факт, что в ряде областей и районов Средней России (например, в Калужской, Московской, Пензенской, Самарской, Саратовской областях) он может одновременно расти в природных условиях и использоваться в озеленении [Савинов, 2020]. По ряду характеристик (в частности, по способности сохраняться в течение ряда лет в местах прежней культуры) к названным видам приближаются некоторые дальневосточные, такие как *E. pauciflorus* Maxim. (дичание этого вида пока не подтверждено гербарным материалом; цитированные рядом авторов сборы – МНА0055432 и МНА0055433 принадлежат *E. verrucosus* Scop., поскольку листовые пластинки образцов не имеют обратнойцевидной формы и оттянутой верхушки, а также являются почти голыми с нижней стороны) и *E. taackii* Rupr. Основные результаты суммированы в таблице.

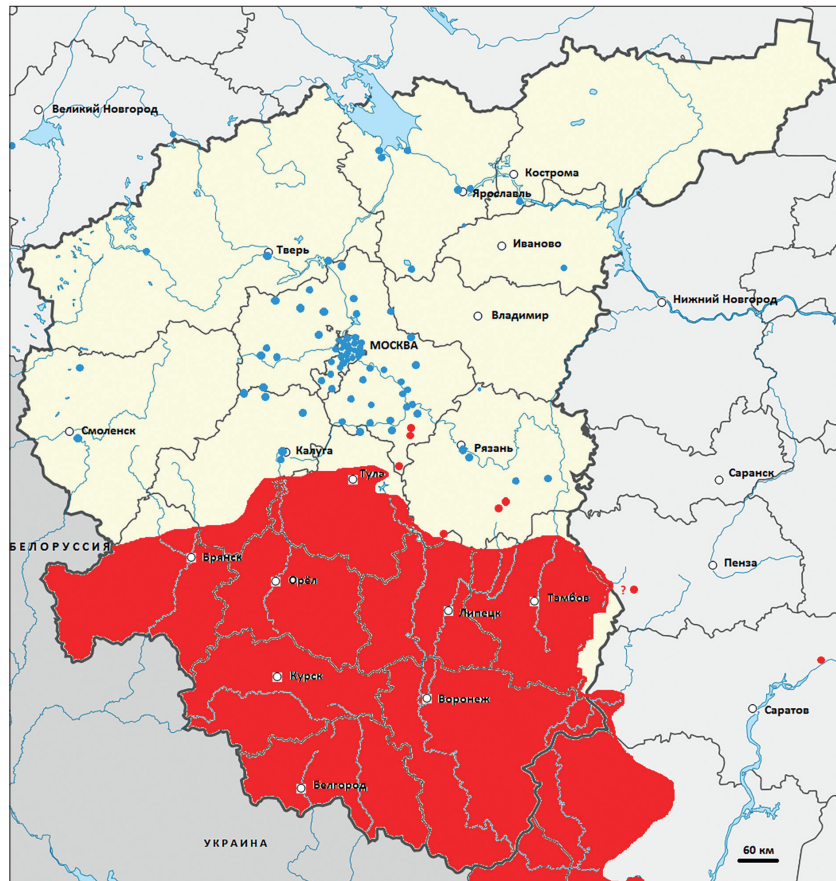


Рис. 1. Карта северо-восточной окраины природного (первичного) ареала *Euonymus europaeus* L. (красным цветом, по: [Савинов, 2020]) и формирование вторичного ареала вида в Средней России (синим цветом).

При оценке степени адвентивности видов здесь использована система трёх координат, нашедшая широкое применение, например, во «Флоре Липецкой области» [1996]. По времени иммиграции все бересклеты Средней России и Кавказа можно отнести к неофитам, поскольку достоверно известная история интродукции этих растений в регионе начинается с первой половины XIX в. Так, именно с этого времени в старинных парках северо-запада и Средней России культивируется и сохраняется *E. nanus*; а *E. japonicus* и *E. fortunei* – на Кавказе (однако сейчас созданы многочисленные культивары и формы двух последних видов, успешно выращиваемые в Средней России в открытом грунте). Широкое использование других видов в озеленении в СССР приходится на вторую половину XX в., после интенсивных опытов по гуттоносности (1940–1950-е гг., Брянск, Воронеж, ЛОСС, Сочи, юго-восток Европейской России и др.), что стало источником их расселения. Так, для *E. japonicus* известна история об отборе вы-

сокугуттоносных форм с целью продвижения вида в более холодные и северные районы (Сочинская НИЛОС). Таким образом, за последние 150–200 лет у каждого из изученных видов рода *Euonymus* сформировался обширный культивенный ареал в понимании Б.Н. Головкина [1988] как результат многолетней преднамеренной интродукции, а также массового культивирования отдельных видов в качестве декоративных растений, однако далеко не все они при этом одинаково склонны к дичанию. По вектору инвазии бересклеты можно отнести к эргазиофитам, поскольку их дичание наблюдается в местах прежнего выращивания. По степени натурализации – к колонофитам (большинство видов) или даже гемиепофитам (*E. europaeus*), поскольку они умудряются время от времени закрепляться, размножаться вегетативно или семенным путём, давать начало устойчивым во времени популяциям. Названные виды имеют, преимущественно, 4-ю категорию статуса – потенциально инвазионных (по шкале [Нотов и др.,

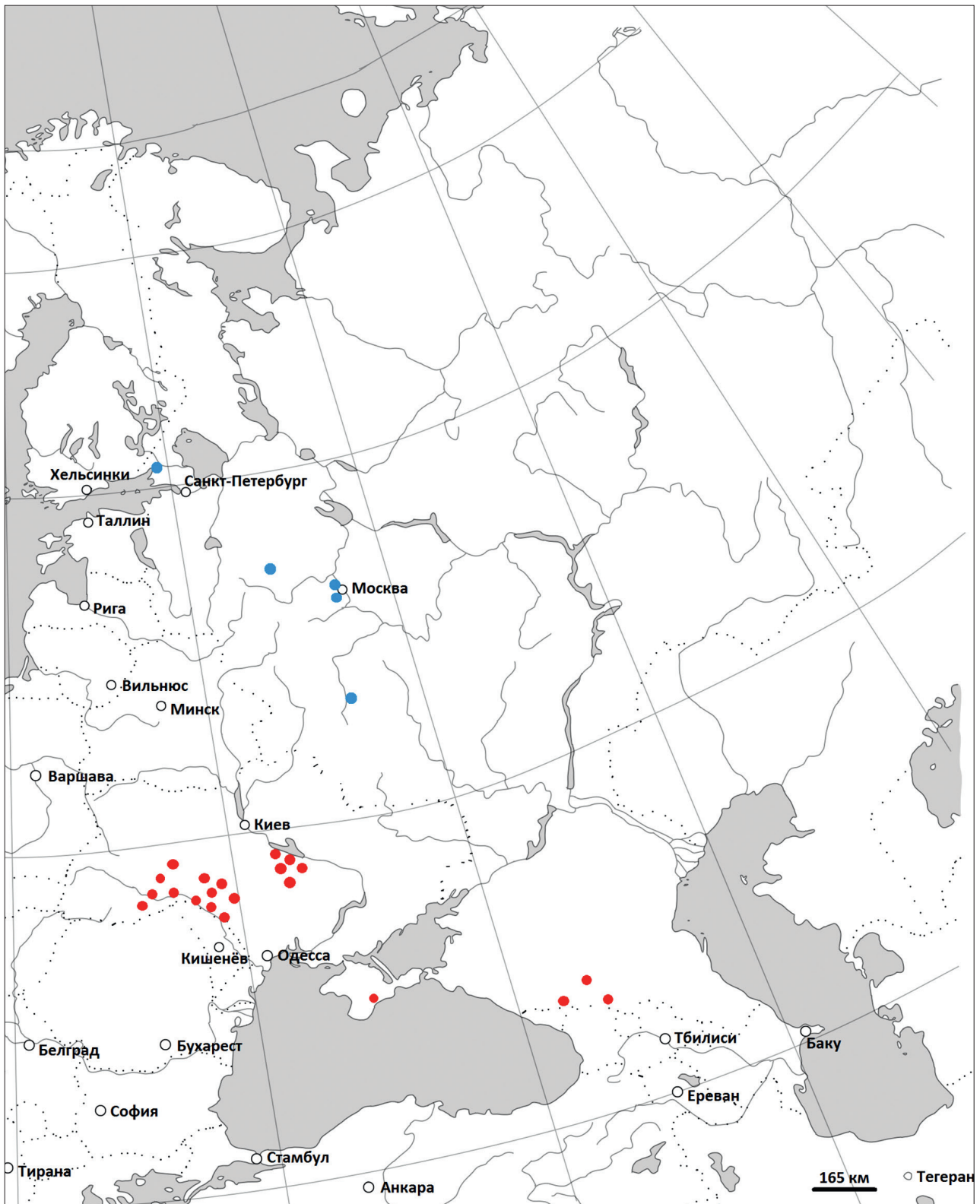


Рис. 2. Карта кавказского и восточно-европейского секторов природного ареала *Euonymus nanus* M. Vieb. (красным цветом) и формирование вторичного ареала вида в Средней России (синим цветом).



Рис. 3. Места дичания (синим цветом) *Euonymus japonicus* Thunb. и *E. fortunei* (Turcz.) Hand.-Mazz. и места их первичной интродукции (красным цветом) на Черноморском побережье Кавказа: Δ – *Euonymus japonicus*; \circ – *E. fortunei*.

2010]), что зависит от конкретного региона, его климатических условий и истории внедрения растения в культуру. Так, *E. europaeus* в условиях г. Москвы вполне ведёт себя как вид категории 3, внедряясь в нарушенные и полустественные местообитания.

«Факторы успеха» рассмотренных видов во многом связаны с особенностями их биологии. Для всех изученных видов рода *Euonymus* характерна высокая степень пластичности жизненной формы: прямостоячие или стелющиеся / простратные кустарники, иногда лиановидные; изредка – прямостоячие деревья; лабильность семенного возобновления, успешно чередующегося с вегетативным (у видов рода в той или иной степени выражена вегетативная подвижность), и даже явлением интегументальной эмбрионии и полиэмбрионии (данные Т.Н. Наумовой [1979]), при

условии отсутствия крайней специализации в области опыления цветка (так называемая мультипотентная стенофилия), иногда (хотя и крайне редко!) – вместе с самоопылением (*E. europaeus*, *E. nanus*). Следует добавить, что заложение цветков и соцветий у изученных видов происходит в зимующих почках в предыдущий вегетационный сезон, что определяет массовое цветение весной следующего года в течение двух-трёх недель (ориг. данные). Это повышает их репродуктивный потенциал. Формирование зародышей семян неполовой природы – довольно обычное явление среди бересклетов. Дополнительно можно добавить «природную» стратификацию семян в зимний период, способствующую появлению дружных всходов весной. В условиях посадок г. Москвы *E. europaeus* имеет преимущества перед аборигенным видом *E. verrucosus* Scop.

Таблица. Оценка степеней натурализации видов рода *Eiogyne* в Средней России и на Кавказе.

Виды	Регионы натурализации	Естественный ареал	Время начала интродукции (по: Шухободский, 1958)	Вторичный ареал (всегда – фрагментарный)	Особенности биологии, степень натурализации, адаптационный потенциал	Источники информации
<i>Eiogyne eigoraeus</i> L.		Центральная Европа, Северо-Западная Россия (Калининград), Украина, Беларусь, Кавказ, Крым, юг и юго-запад Средней полосы России	В культуре с давних времен	В садах и парках к северу от широтного отрезка долины р. Оки в Калужской и Московской обл.; точно, но в Москве часто	Листопадный кустарник или небольшое дерево. Дичает и сорничает. В старых парках даёт самосев. В Тверской обл., по данным А.А. Нотова [2005], ненаатурализующийся, адвентивный вид	Макридин, 1989; Игнатов и др., 1990; Полякова, 1992; Цвелёв, 2004; Нотов, 2005; Савинов, 2009, 2020; Майоров и др., 2012, 2013; собственные наблюдения
<i>E. napus</i> M. Bieb.	Средняя Россия	Восточная Европа (Румыния, Молдова, Украина, Крым), Кавказ, Северо-Западный Китай	1830 г.	Средняя и Северо-Западная Россия (Орловская, Московская, Тверская, Ленинградская обл. – Выборгский район), точно	Вечнозелёный кустарничек; длительное время сохраняется в старинных парках и усадьбах (иногда обильно плодоносит), во многом благодаря простратной жизненной форме: вегетативная подвижность. Зимует под снегом. В Тверской обл., по данным А.А. Нотова [2005], ненаатурализующийся, адвентивный вид	Полякова, 1992; Макридин и др., 1993; Цвелёв, 2004; Нотов, 2005; Савинов, 2009; собственные наблюдения
<i>E. taasekii</i> Rupr.		Даурия, российский Дальний Восток, Корея, СВ Китай	1883 г.	Точечно в крупных городах и близ питомников (достоверно – на территории ГБС РАН)	Листопадный кустарник; иногда дичает. По-видимому, ненаатурализующийся адвентивный вид	Майоров и др., 2012; МНА0055428 МНА0055429
<i>E. pauciflorus</i> Maxim.		Российский Дальний Восток, Корея, СВ Китай	1900 г.	Точечно в крупных городах и близ питомников (пока не подтверждено гербарными сборами)	Листопадный кустарник. Возможно дичание и встречи на опушках лесов	Цвелёв, 2004 (?); Майоров и др., 2012 (?)
<i>E. japonicus</i> Thunb.	Кавказ	Япония	1804 г.	Междуречье рек Сочи и Псоу, приморская полоса и далее к югу по побережью: Абхазия, Грузия (Багуми). Предполагается дичание в Крыму	Вечнозелёный кустарник (иногда стелющийся) или небольшое дерево; благоприятные почвенно-климатические условия района Большого Сочи, влажный и тёплый климат, мягкие зимы. В Багуми даёт самосев.	Шухободский, 1958; Солтани, 2003; Цвелёв, 2004; Тимухин, Туниев, 2010; собственные наблюдения
<i>E. fortunei</i> (Turcz.) Hand.-Mazz.		Восточная и Юго-Восточная Азия	1907 г.	Черноморское побережье и в других пунктах, часто	Вечнозелёный стелющийся (иногда лазающий) кустарничек, хорошо зимует под снегом. Более устойчив к заморозкам в сравнении с предельным видом	Цвелёв, 2004; собственные наблюдения

Прогнозируя дальнейшие тенденции у дичающих бересклетов важно подчеркнуть увеличение степени адаптации отдельных видов при продвижении в более северные районы и области Центра и Северо-Запада России (направление и тренд: южные районы → северные (северо-западные) районы; компонент природной флоры → потенциально инвазионный вид), что связано с близостью границ их естественного ареала (соответствие почвенно-климатическим показателям, близким к оптимуму), а также с некоторыми их биологическими особенностями (успешное прохождение критических периодов морфогенеза и феноритмов, сходных с природными), вследствие чего необходим тщательный мониторинг состояния таких популяций.

Выводы

1. Виды бересклета отличаются длительным периодом культивирования, богатым опытом интродукции в Центральной Европе и в России, что способствовало становлению их культивируемых ареалов.

2. Рассмотренные виды бересклета демонстрируют определённые тенденции и склонность к натурализации, которая заключается не только в их способности к дичанию, но и закреплению в прежних местах, активном вегетативном, а иногда и семенном возобновлении. Изученные виды относятся к неофитам, эргазиофитам, колонофитам или даже гемипекофитам.

3. Причины натурализации видов во многом связаны с особенностями их биологии: поливариантности жизненных форм, склонности к вегетативной подвижности, лабильности типов опыления и использования биотических агентов (различных насекомых), пластичности семенного возобновления (способности к формированию зародышей неполовой природы плюс полиэмбрионии), природной стратификации семян; а также близостью границ природных ареалов этих видов.

4. Наблюдается увеличение степени адаптации отдельных видов при продвижении на север и северо-запад, что вероятно отражает общепланетарную тенденцию к потеплению климата и увеличению значений средних температур.

Финансирование работы

Анализ данных по распространению видов и подготовка рукописи выполнены за счёт личных средств 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

- Головкин Б.Н. Культивируемый ареал растений. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Новосибирской области // *Acta Biologica Sibirica*. 2019. Т. 5 (4). С. 127–140.
- Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // *Флористические исследования в Московской области* / Отв. ред. А.К. Скворцов. М.: Наука, 1990. С. 5–105.
- Леонова Т.Г. Бересклеты СССР и сопредельных государств. Л.: Наука, 1974. 132 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Сравнительный анализ заносной одичавшей флоры Колхиды // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1972. Т. 77, вып. 1. С. 128–138.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. 412 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. М.: Фитон XXI, 2013. 160 с.
- Макридин А.И. Самовозобновление древесных интродуцированных растений в ряде областей Нечерноземья // В сб.: *Проблемы изучения синантропной флоры СССР*. М.: Наука, 1989. С. 15–17.
- Макридин А.И., Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. О натурализации бересклета карликового в старинных парках Средней России // *Бюлл. Главного ботан. сада РАН*. 1993. Вып. 167. С. 26–29.
- Наумова Т.Н. Эмбриология представителей семейства Celastraceae. Значение интегументальной эмбрионии в эволюции рода *Euonymus* // В сб.: *Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных*. Л.: Наука, 1979. С. 46–57.
- Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Часть 1. Высшие растения. Тверь: ООО «Издательство ГЕРС», 2005. 214 с.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // *Российский журнал биол. инвазий*. 2010. № 4. С. 54–68.
- Полякова Г.А. Флора и растительность старых парков Подмосковья. М.: Наука, 1992.

- Савинов И.А. Таксономический обзор семейства Celastraceae R.Br. во флорах России и Украины // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 2. С. 58–68.
- Савинов И.А. Новые данные о распространении *Euonymus europaeus* L. (Celastraceae) в Средней России // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. 14. № 1. С. 55–61.
- Савинов И.А., Байков К.С. Анализ филогенетических связей в роде *Euonymus* L. (Celastraceae R.Br.) с помощью метода SYNAP // Turczaninowia. 2007. Т. 10. № 3–4. С. 36–50.
- Солтани Г.А. Натурализация интродуцентов на Черноморском побережье Кавказа и возможности их использования: Автореф. дис. ... к. б. н. Майкоп, 2003. 22 с.
- Тимухин И.Н., Туниев Б.С. Современная экспансия инвазивных видов флоры сосудистых растений в Сочинском Причерноморье // В сб.: Изучение флоры Кавказа. Тезисы докл. Междунар. научн. конф. (Пятигорск, 27 сентября – 01 октября 2010 г.). Пятигорск: РИА – КМВ, 2010. С. 106–107.
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. Инвазивные и экспансивные виды растений Армении. Ереван: Институт ботаники НАН РА, 2014. 272 с.
- Флора Липецкой области / К.И. Александрова, М.В. Казакова, В.С. Новиков, Н.А. Ржевуская (Вьюкова), В.Н. Тихомиров, при участии А.Я. Григорьевской, Н.Ю. Хлызовой; под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Аргус, 1996. 375 с.
- Флора Средней России: Аннотированная библиография / Тихомиров В.Н., Губанов И.А., Калиниченко И.М., Лозарь Р.А. М.: Рус. университет, 1998. 199 с.
- Цвелёв Н.Н. Сем. Celastraceae R.Br. – Древогубцевые // Флора Восточной Европы / Ред. Н.Н. Цвелёв. СПб.: Наука, 2004. Т. 11. С. 437–449.
- Шухободский Б.А. Род *Euonymus* // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции / Ред. С.Я. Соколов. М.; Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1958. Т. 4. С. 358–390.
- DAISIE (Электронный ресурс) // (<https://www.gbif.org/ru/dataset/39f36f10-559b-427f-8c86-2d28afff68ca>). Проверено 16.08.2022.
- GBIF (Электронный ресурс) // (<https://www.gbif.org/ru/species/3169131>; <https://www.gbif.org/ru/species/3169137>). Проверено 16.08.2022.
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Mueller-Schaerer H. The alien flora of Georgia. Second ed. Tbilisi, 2010. 36 p.
- Ma J.-S. A revision of *Euonymus* (Celastraceae) // *Thaiszia – J. Bot.* 2001. Vol. 11 (1/2): 1–264.

PRELIMINARY ANALYSIS OF THE DEGREE OF NATURALIZATION IN SOME *EUONYMUS* SPECIES (CELASTRACEAE) IN CENTRAL PART OF EUROPEAN RUSSIA AND THE CAUCASUS: RESULTS AND FURTHER TRENDS

© 2022 Savinov I.A.

Department of Botany, Breeding and Seed Technology of Horticultural crops, Russian Timiryazev State Agrarian University, Moscow, 127550, Russia;
e-mail: savinovia@mail.ru

The degree of naturalization of a number of the *Euonymus* species in the conditions of Central part of European Russia (for *E. europaeus* L., *E. nanus* M. Bieb., *E. maackii* Rupr. and *E. pauciflorus* Maxim.) and in the Caucasus (for *E. japonicus* Thunb and *E. fortunei* (Turcz.) Hand-Mazz.) is analyzed. Critical analysis of the revealed data to establish that species run wild from the places of cultivation (old estate parks, gardens), for a long time are storing in abandoned estates, often give self-sowing and reproduce vegetatively (weed), occur in semi-natural and synanthropic habitats (forest belts and forest plantations, forest parks, near housing, roadsides); sometimes go into the forests. By the time of immigration, all species are neophytes; according to the vector of invasion – by ergasiophytes; according to the degree of naturalization – colonophytes (most species) or even hemiepecophytes (*E. europaeus*); have the status of potentially invasive. The “success factors” of these species, largely related to the peculiarities of their biology, as well as the proximity of the boundaries of their natural ranges, are also considered. An increase in the degree of adaptation of certain species was noted when moving to more northern regions of the Center and North-West of European Russia, and therefore it is necessary to monitor the state of their populations.

Key words: *Euonymus*, naturalization, «success factors», Central part of European Russia, Caucasus.

ДИНАМИКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ТРЕМАТОД В ДВУХ ПОСТОЯННЫХ ПОСЕЛЕНИЯХ ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (С. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIDAE) НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2022 Тютин А.В.^{а, *}, Медянцева Е.Н.^{а, **}, Морозова Д.А.^{а, b, ***}, Тютин В.А.^с

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

^б Дарвинский государственный природный биосферный заповедник,
Борок, Вологодская обл., 162723, Россия;

^с Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, 150003, Россия
e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **medyantseva@ibiw.ru; ***darya.a.morozova@gmail.com

Поступила в редакцию 05.03.2021. После доработки 19.08.2022. Принята к публикации 24.08.2022

Пресноводный брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) – один из наиболее успешных видов-вселенцев в водоёмах бассейна р. Волги. К числу негативных последствий его расселения следует отнести расширение ареала ряда видов трематод, некоторые из которых отличаются высокой патогенностью для рыб, рыбадных птиц и млекопитающих. Цель исследования – анализ особенностей формирования фауны трематод в поселениях *L. naticoides*, расположенных на северо-восточной границе ареала (Рыбинское водохранилище). Установлено, что формирование первого постоянного поселения *L. naticoides* произошло в 2005–2010 гг. на прибрежных мелководьях в нижней части Волжского плёса водохранилища. Быстрого расселения моллюска по всей акватории водоёма вне зоны действия относительно высокоминерализованной волжской воды не произошло. Однако, в 2011–2019 гг. отмечено формирование нового крупного поселения *L. naticoides* в верхнем участке Волжского плёса, который отличается большей проточностью. Относительно невысокая плотность взрослых особей в данных поселениях *L. naticoides* (до 50 экз./м²) даёт возможность реализации жизненных циклов не менее пяти видов трематод: *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). Встречаемость паразитов отдельных видов зависит от уровня режима водохранилища, но суммарная заражённость *L. naticoides* может превышать 90%. Для слабопроточного нижнего участка Волжского плёса характерно доминирование *P. markewitschi* и трематод рода *Apophallus*, для близкого к речному типу верхнего участка – *N. skrjabini* и *S. volgensis*. В перспективе можно ожидать натурализацию в Рыбинском водохранилище других видов трематод, ассоциированных с *L. naticoides* в пределах его ареала.

Ключевые слова: чужеродные виды, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, динамика поселений, паразиты, Trematoda, бассейн р. Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-168-177

Введение

Расширение ареала понто-азовского брюхоногого переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) в XIX и первой половине XX в. было связано с формированием в западной и центральной Европе сети крупных судоходных каналов. В настоящее время *L. naticoides* может считаться одним из наиболее успешных гидробионтов-вселенцев в бассейнах многих крупных европейских рек [Bij de Vaate et al., 2002; Panov et al., 2009; Yakovlev et al., 2010; Arbačiauskas

et al., 2011; Butkus et al., 2014]. Как правило, появление новых постоянных поселений *L. naticoides* приводит к быстрому расширению ареалов некоторых патогенных для рыб и рыбадных животных трематод, что повышает практическую значимость наблюдений за его расселением [Odening, 1970; Falniowski, 1987; Stanevičiūtė et al., 2008; Perova et al., 2018]. Известно, что этот реофильный моллюск предпочитает биотопы со слабозаиленными песчаными или каменистыми грунтами, поэтому его распределение в водоёме часто име-

ет мозаичный характер. Препятствиями для натурализации этого вида также могут быть неблагоприятный температурный режим, дефицит кислорода или недостаток кальция, необходимого для формирования раковины. На примере водоёмов Франции, где *L. naticoides* натурализовался только в восточной части страны, показано, что численность краевых популяций может испытывать значительные колебания, поскольку продолжительность жизни моллюсков в таких условиях не превышает 15 месяцев [Mouthon, 2007]. Массовая элиминация взрослых особей после первого нереста в возрасте 1+ отмечена и для бассейна р. Волга [Yakovlev et al., 2010].

На территории России *L. naticoides* включён в число наиболее опасных инвазионных видов гидробионтов [Самые опасные..., 2018]. В южную часть бассейна р. Волги моллюск был непреднамеренно интродуцирован после сооружения в 1952 г. Волго-Донского канала [Пирогов, 1972]. Однако интенсивное расселение *L. naticoides* на север по каскаду волжских водохранилищ началось только в 1990-х гг., на фоне значительного повышения среднегодовых значений температуры [Yakovlev et al., 2010]. Быстрое формирование новых поселений *L. naticoides* отмечали на участках водоёмов с антропогенно обеднённой местной фауной: в местах проведения берегоукрепительных работ, перегрузки и открытого хранения речного песка, портовых сооружений [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Уже на начальных этапах расселения *L. naticoides* в низовьях р. Волги в 1970-х гг. было зарегистрировано формирование очагов гельминтозов, вызываемых некоторыми ассоциированными с этим видом трематодами [Ivanov, 2008]. К 1997 г. у *L. naticoides* были выявлены партениты не менее 13 видов трематод, точное систематическое положение большинства из которых ещё не выяснено [Бисерова, 2005, 2010]. Наиболее заметным было развитие очагов апофаллэза и россикотремоза, связанное с постепенным ростом численности популяций *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919). На стадии метацеркарии эти гельминты способны паразитировать у широкого

круга пресноводных рыб, а во взрослом состоянии патогенны для многих рыбацких птиц и млекопитающих. В дельте Волги, где на некоторых участках в годы с благоприятными погодными условиями численность *L. naticoides* возрастала до 1180 экз./м², высокую степень распространения этих разновидностей «чёрно-пятнистого» заболевания у рыб выявили уже при росте заражённости моллюсков партенитами с 0.1–0.3% до 2.1–15.0% [Ivanov, 2008]. К 1999 г. круг вторых промежуточных хозяев для *A. muehlingi* увеличился до 15 видов рыб (при встречаемости метацеркарий 20.0–100.0%), для *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus* – до 5 видов (при встречаемости 62.4–73.4%). В отдельных участках дельты Волги заражённость моллюсков партенитами этих трематод превышала 90% [Бисерова, 2005]. При дальнейшем расселении *L. naticoides* в водохранилищах р. Волги достаточно успешным вселенцем оказалась трематода *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), паразитирующая на стадии метацеркарии у ракообразных отряда Amphipoda, а на стадии мариты – у широкого круга рыб [Zhokhov et al., 2006, 2019]. Однако даже в низовьях Волги максимальная заражённость моллюсков партенитами этого вида не превышала 11% [Бисерова, 2010].

К 2005 г. в ареал *L. naticoides* вошли водохранилища Средней Волги, что привело к синхронному расширению ареалов пяти видов трематод: *A. muehlingi*, *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus*, *N. skrjabini*, *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947 [Tyutin, Slynko, 2010]. Практически сразу произошло расселение *L. naticoides* и натурализация некоторых ассоциированных с ним трематод в водохранилищах Верхней Волги [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Izvekova, Tyutin, 2011; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Perova et al., 2018]. В Ивановском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах метацеркарии рода *Apophallus* были отмечены у рыб уже в 2004–2005 гг. В 2015 г. зарегистрировано появление этих трематод в популяции *L. naticoides* в Угличском вдхр. [Perova et al., 2018]. Следует отметить, что для поселений относительно теплолюбивого и реофильного *L. naticoides* на северо-восточной границе

ареала характерны неравномерное распределение в акваториях водоёмов и относительно невысокая плотность поселений. Максимальная численность этого моллюска, выявленная на некоторых участках Угличского вдхр., не превысила 200–520 экз./м².

По нашему мнению, наибольший интерес представляет исследование самой северной постоянной популяции *L. naticoides*, сформировавшейся в Рыбинском вдхр. Этот крупный озеровидный водоём был создан в 1941–1947 гг. и отличается большим разнообразием биотопов [The river Volga..., 1979]. При нормальном подпорном уровне (отметка 102.0 м БС) площадь водного зеркала достигает 4550 км², протяжённость сложной береговой линии составляет 2.47 тыс. км. Значительную часть его дна занимают песчаные отложения. Наблюдающаяся в последние десятилетия тенденция к снижению уровня антропогенного загрязнения водохранилища создаёт хорошие предпосылки для успешного развития гельминтов со сложными циклами развития [Тютин и др., 2019].

Цель исследования – анализ общих закономерностей и особенностей формирования фауны трематод в поселениях *L. naticoides*, расположенных на границе ареала.

Материал и методы

Для описания начального этапа формирования паразитофауны *L. naticoides* использованы частично опубликованные ранее результаты исследования проб моллюсков, собранных в 2005–2010 гг. в нижней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Новые данные по этому поселению *L. naticoides* получены при исследовании выборок особей, собранных летом 2011 г. (координаты географического центра поселения – 58°06' с. ш., 38°41' в. д.). Впервые исследованы выборки моллюсков из нового крупного поселения *L. naticoides*, собранные в летние месяцы 2011 г. и 2019 г. в верхней части Волжского плёса водохранилища (примерные координаты географического центра поселения – 57°47' с. ш., 38°28' в. д.). Исследовали взрослых особей с высотой раковины 4.0–9.0 мм (всего 1069 экз.). Отдельно дано

описание небольшой выборки *L. naticoides*, собранной в конце сентября 2020 г. в верхней части Волжского плёса (n = 43). Из-за небольшого объёма и не совпадения сроков сбора она не пригодна для корректного статистического сравнения с другими пробами, но даёт представление о влиянии трематод на выживаемость *L. naticoides* в посленерестовый период.

Сбор и исследование проб проводили по стандартным методикам, использованным ранее [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Оценку плотности поселений *L. naticoides* проводили путём прямого подсчёта. Уровень заражённости моллюсков оценивали по эмиссии церкарий из живых моллюсков или по наличию партенит при вскрытии. Поскольку на стадии редии и церкарии дифференцировка трематод из рода *Apophallus* затруднена, для уточнения степени распространения *A. muehlingi* и *A. (=Rossicotrema) donicus*, дополнительно было проведено исследование метацеркарий из молоди трёх массовых видов рыб, отловленной в 2019 г. в месте сбора гидробиологических проб. Всего методом неполных гельминтологических вскрытий исследовано 85 экз. сеголетков речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 с длиной тела до конца чешуйного покрова 35–75 мм, 16 экз. сеголетков тупоносого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937) с длиной тела 16–30 мм и 6 экз. сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) с длиной тела 28–43 мм. Для сравнения использованы результаты выполненного ранее паразитологического исследования других видов рыб из пелагических тралов в акватории Волжского плёса водохранилища [Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018].

При работе использовали световые микроскопы МБС-9, МБС-10, МБИ-3. Обработка результатов выполнена по стандартным методикам [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. В качестве основного показателя использовали встречаемость паразитов в выборках моллюсков (доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки, P±SE). Принимая во внимание относительно небольшие объёмы выборок, оценку достоверности различий между ними проводили по χ^2 -кри-

терию Пирсона (хи-квадрат) на уровне значимости $p < 0.05$ и менее. Расчёты значений критерия выполнены с учётом Yates-коррекции. При анализе данных использованы возможности программных пакетов STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

За всё время проведения исследований в литорали Рыбинского вдхр. не было выявлено точек с экстремально высокой плотностью поселений *L. naticoides*. Как правило, в местах сбора проб в прибрежье Волжского плёса средняя численность взрослых особей моллюска составляла около 40 экз./м², слабо варьируя от 30 экз./м² до 50 экз./м². По нашим наблюдениям, натурализация *L. naticoides* в Рыбинском вдхр. произошла не позднее 2005 г. в отличающейся наличием больших мелководных (< 2 м) участков нижней части Волжского плёса вблизи г. Рыбинска. В 2006–2008 гг. здесь регистрировали рост числа небольших локальных поселений моллюска, которые в 2009–2011 гг. слились в крупное постоянное поселение. К этому времени плотность взрослых особей *L. naticoides* (до 50 экз./м² в прибрежной зоне) и площадь, занимаемая поселением, оказались достаточными для реализации жизненных циклов пяти видов трематод (табл. 1). Наиболее благоприятными условия оказались для быстрого роста численности *A. muehlingi* и *A. donicus*. Однако в данном случае необходимо отметить статистически достоверные межгодовые различия в значениях встречаемости редий с церкари-

ями этого рода. Заражённость *L. naticoides* была минимальной на фоне относительно низкого уровня водохранилища и повышенных значений температуры воды (> 25 °С) в летние месяцы 2010 г. В 2011 г. численность *Apophallus* spp. практически восстановилась.

В условиях нижней части Волжского плёса для редий с церкариями *P. markewitschi* и спороцист с короткохвостыми церкариями *N. skrjabini* отмечены относительно низкие значения встречаемости со статистически не достоверными межгодовыми различиями. В то же время к 2011 г. заметное место в сообществе трематод занял вид *S. volgensis*. Учитывая, что возраста 2+ могут достигать только отдельные особи *L. naticoides*, межгодовые колебания встречаемости трематод не столь велики, как можно было ожидать. Небольшие размеры гонад и пищеварительной железы *L. naticoides* препятствуют полноценному развитию микрогемипопуляций партенит двух или более видов, поэтому случаи смешанного заражения (*Apophallus*+*Parasymphylodora*) были отмечены только у единичных экземпляров. Примечательно, что сходное по структуре сообщества трематод и плотности поселение *L. naticoides* было ранее описано в средневолжском Чебоксарском вдхр. В 2005 г., вблизи устья р. Ока, в выборке моллюсков с высотой раковины 5.0–9.0 мм (n=110) были зарегистрированы партениты тех же видов с близкими значениями встречаемости: *Apophallus* spp. (34.5%), *P. markewitschi* (15.5%), *N. skrjabini* (1.8%), *S. volgensis* (3.6%) [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013].

Таблица 1. Межгодовые различия встречаемости (P±SE, %) партенит трематод в выборках *Lithoglyphus naticoides* из нижней части Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Вид трематод	Период сбора проб и объём выборок моллюсков			Достоверность различий
	2009 г., июль – август, n=223	2010 г., август, n=163	2011 г., июль – август, n=238	
<i>Apophallus</i> spp.	63.68±3.22	10.43±2.39	47.48±3.24	$\chi^2=110.9504$, $p<0.00001$ *
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	12.11±2.18	7.98±2.12	11.34±2.2	$\chi^2=1.8257$, $p>0.4013$
<i>Nicolla skrjabini</i>	0.45±0.45	0.61±0.61	0.42±0.42	$\chi^2=0.0832$, $p>0.9592$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	0	1.84±1.05	5.46±1.47	–

Примечание. n – число исследованных моллюсков, экз. * – различия P±SE статистически достоверны на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). «–» – недостаточный объём данных для статистической обработки.

Быстрого расселения моллюска по всей акватории Рыбинского вдхр. вне зоны действия относительно высокоминерализованной волжской воды не произошло. Однако в пределах Волжского плёса в 2011–2019 гг. наблюдали существенное увеличение зоны распространения *L. naticoides*, и смещение очагов некоторых гельминтозов в более проточный верхний участок, близкий по гидрологическим характеристикам к речному типу. Уже к лету 2011 г. в прибрежной зоне верхнего участка Волжского плёса у г. Мышкин сформировалось достаточно крупное поселение *L. naticoides*, удалённое от первого примерно на 80 км. При близких значениях численности моллюсков в данных поселениях (около 40 экз./м²) структура сообществ трематод отличалась (табл. 2). При одинаковом видовом составе паразитов на начальном этапе формирования сообщества трематод в условиях речного участка плёса доминировала *N. skrjabini*. В 2011 г. встречаемость её партенит в поселении *L. naticoides* около г. Мышкин была статистически достоверно выше по сравнению с нижним участком плёса ($\chi^2=200.6365$, $p<0.00001$). При этом встречаемость *Apophallus* spp. оказалась на порядок ниже ($\chi^2=47.2193$, $p<0.00001$). Отсутствовали статистические различия по заражённости редиями *P. markewitschi* ($\chi^2=1.9514$, $p>0.1624$) и спороцистами *S. volgensis* ($\chi^2=0.011$, $p>0.9179$). Следует отметить, что из общего объёма выборки (n=102) только у 7 особей не были выявлены партениты трематод. Суммарная заражённость моллюсков составила

93.14±2.50%. У 4 экз. обнаружено смешанное заражение *Nicolla+Parasymphylodora*, у 5 экз. одновременно присутствовали спороцисты *Nicolla+Sanguinicola*. Все случаи смешанного заражения зарегистрированы у особей <6.9 мм, что свидетельствует о низкой выживаемости таких моллюсков.

Вероятно, структуру сообщества трематод, сформировавшуюся в этом поселении к 2019 г., уже можно рассматривать как характерную именно для речных участков верхневолжских водохранилищ. Некоторое влияние на численность доминирующих видов могло оказать проведение в 2013–2014 гг. масштабных берегоукрепительных работ при создании городской набережной у г. Мышкин, которые могли изменить условия для реализации жизненных циклов трематод. В наименьшей степени это затронуло виды гельминтов, церкарии которых способны к активному плаванию. При сохранении плотности поселения *L. naticoides* на том же уровне, к 2019 г. показатели встречаемости партенит статистически значимо снизились в 3–4 раза у *P. markewitschi* и *N. skrjabini* и выросли в 3–6 раз у *Apophallus* spp. и *S. volgensis*. Хотя большинство спороцист, отнесенных нами к роду *Sanguinicola*, в *L. naticoides* имеет форму близкую к сферической, заметный рост встречаемости фуркоцеркарий позволяет предположить, что некоторые случаи заражения могут быть связаны с развитием *S. armata* Plehn, 1905 или *S. inermis* Plehn, 1905. В 2019 г. зарегистрирован только один случай смешанного заражения *Nicolla+Sanguinicola* у особи

Таблица 2. Межгодовые различия встречаемости (P±SE, %) партенит трематод в выборках *Lithoglyphus naticoides* из верхней части Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Вид трематод	Период сбора проб и объём выборок моллюсков		Достоверность различий
	2011 г., июль, n=102	2019 г., июнь – август, n=343	
<i>Apophallus</i> spp.	7.84±2.66	23.62±2.29	$\chi^2=11.2574$, $P<0.0008^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	17.65±3.77	5.54±1.24	$\chi^2=13.5721$, $p<0.0003^*$
<i>Nicolla skrjabini</i>	69.61±4.55	18.37±2.09	$\chi^2=95.6683$, $p<0.00001^*$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	5.88±2.33	35.28±2.58	$\chi^2=31.8831$, $p<0.00001^*$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

с высотой раковины 5.5 мм. По сравнению с 2011 г. доля незаражённых моллюсков была выше и варьировала от 10.71±2.39% в июне до 22.86±3.17% в августе.

Следует отметить, что в норме в летние месяцы соотношение размерных групп мелких (4.0–6.9 мм) и крупных (7.0–9.0 мм) особей в популяции *L. naticoides* Рыбинского вдхр. варьирует в небольшом диапазоне (от 1.2 до 1.5). В осенней пробе моллюсков, собранной в 2020 г. в верхней части Волжского плёса, пропорция была обратной (0.43) при суммарной заражённости 97.67±2.30%. Вероятно, это связано с массовой миграцией мелких моллюсков от уреза воды при сезонном снижении температуры. Как следствие, значения встречаемости трематод существенно отличались от характерных для летних проб моллюсков: *Apophallus* spp. (69.77±7.01%), *P. markewitschi* (13.95±5.28%), *N. skrjabini* (9.31±4.43%), *S. volgensis* (6.98±3.88%). Единственный случай смешанного заражения *Apophallus*+*Parasymphylodora* выявлен у особи с высотой раковины 7.5 мм. По нашему мнению, это свидетельствует об относительно низкой патогенности для хозяина партенит *Apophallus* spp. и *P. markewitschi*, по сравнению с *N. skrjabini* и *S. volgensis*.

При сравнении инвазионного потенциала *A. muehlingi* и *A. donicus* по литературным данным, можно отметить, что первый вид должен иметь заметное преимущество. Более успешному распространению *A. muehlingi* может способствовать не только более широкий круг вторых промежуточных хозяев, включающий практически любые виды карповых рыб, но и более широкий круг известных дефинитивных хозяев, способных совершать протяжённые миграции [Odening, 1970; Бисерова, 2005; Ivanov, 2008; Yakovleva et al., 2016]. В Волжском плёсе Рыбинского вдхр. метацеркарии *A. muehlingi* массово встречались уже к 2011 г. у отловленных пелагическими тралами взрослых особей уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) (до 16.7%), синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) (до 12.0%), плотвы *R. rutilus* (0.5%), чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) (1%), черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840 (0.4–1.3%) [Tyu-

tin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018]. Для *A. donicus* ранее был отмечен только факт натурализации – по единичным находкам метацеркарий у речного окуня *P. fluviatilis* и тупоносового бычка *P. semilunaris*. Исследование молоди этих рыб, выловленной в 2019 г. в границах поселения *L. naticoides*, свидетельствует о существенном росте численности популяции *A. donicus*. Заражённость сеголетков окуня составила 96.47±2.01%, при интенсивности инвазии 3–215 экз. и индексе обилия 63.35±5.96 экз. Сеголетки тупоносового бычка проявляют устойчивость к заражению этим паразитом: только у одной особи обнаружено две метацеркарии *A. donicus*. В то же время бычок играет значительную роль в поддержании численности *N. skrjabini*. Встречаемость у него мариит данного вида составила 68.75±11.59% при интенсивности инвазии 2–31 экз. и индексе обилия 6.19±2.08 экз. Напротив, у сеголетков окуня они были найдены только у двух особей с интенсивностью инвазии 1–2 экз. Метацеркарии *A. muehlingi* были обнаружены только у трёх из шести исследованных сеголетков плотвы с низкой интенсивностью инвазии (1–19 экз.).

Следует отметить, что по сравнению с численностью популяций рыб общая численность популяции *L. naticoides* в Рыбинском вдхр. невелика. Как следствие, суммарная заражённость *L. naticoides* партенитами трематод в близкие к климатической норме годы может достигать высоких значений. Отмеченные нами значительные различия в показателях заражённости моллюсков в двух достаточно близко расположенных поселениях, как и существенные межгодовые колебания численности отдельных видов трематод, в значительной степени связаны с небольшой продолжительностью жизни *L. naticoides*. Структуру сообщества трематод, выявленную в нижнем участке Волжского плёса Рыбинского вдхр., можно считать наиболее типичной для крупных водоёмов с достаточно высокой численностью рыбающих птиц. По литературным данным, в водохранилище на р. Неман (Литва) у литоглифа были выявлены партениты не менее восьми видов трематод, хотя их общая встречаемость не превысила 30% [Stanevičiūtė et al., 2008]. При этом

встречаемость *A. muehlingi* (доминирующий вид) составила всего 18.77%. Ещё ниже была встречаемость завершающих развитие в рыбах *N. skrjabini* (0.05%) и *Sanguinicola* sp. (2.81%). У отдельных особей (0.05–3.87%) в прибалтийских поселениях *L. naticoides* были также зарегистрированы партениты с церкариями *Palaeorchis* sp., *Notocotylus* sp., *Echinochasmus* sp., *Xiphidiocercaria* sp. I, *Xiphidiocercaria* sp. II. Из 688 заражённых особей *L. naticoides* только у 4 экз. было отмечено смешанное заражение партенитами двух видов: *Apophallus*+*Sanguinicola*, *Apophallus*+*Nicola*, *Palaeorchis*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Xiphidiocercaria*. Доминирование партенит *Apophallus* spp. характерно и для дельты р. Волги. Их встречаемость после формирования очагов апофаллёза и россикотремоза в разные годы может варьировать от 8.1 до 55.6%, а *N. skrjabini* – от 3.0 до 5.0% [Бисерова, 2005, 2010]. При этом в результате многолетних исследований выявлено всего несколько случаев смешанного заражения партенитами двух видов *Sanguinicola* spp.+*Apophallus* spp.

Негативный эффект от вселения *L. naticoides* в Рыбинское вдхр. снижен из-за отсутствия крупных поселений этого вида в глубоководной зоне Волжского плёса и в других плёсах водоёма. Первое может быть связано с неблагоприятным кислородным режимом в придонном слое воды в зимний период. Причины, по которым *L. naticoides* не сформировал крупные постоянные поселения в более северных участках Рыбинского вдхр. и не продвинулся дальше по Волго-Балтийскому судоходному пути, не ясны. Возможно, для молодых особей *L. naticoides*, развивающихся в коконах на поверхности раковин взрослых моллюсков, требуется более высокое содержание катионов (например – кальция) или более оптимальное их соотношение, чем в относительно слабоминерализованной воде северных водоёмов. Взрослые особи *L. naticoides* из популяции Рыбинского вдхр. способны сохранять подвижность и жизнеспособность в воде с относительно низким содержанием катионов, что не препятствует их расселению [Martemyanov, 2013].

В целом, потенциал адаптации *L. naticoides* к обитанию в зарегулированных водоёмах

можно оценить как относительно высокий. Это подтверждается, в частности, натурализацией данного вида в азиатской части России – в Бухтарминском водохранилище на р. Иртыш [Yanugina, 2016]. По результатам исследования поселений *L. naticoides* в средневожском Куйбышевском вдхр., он способен обитать фактически во всех типах биотопов с разными типами грунтов [Yakovlev et al., 2010]. При этом его встречаемость в гидробиологических пробах, собранных на прибрежном мелководье Куйбышевского вдхр. с глубиной менее 1.5 м, обычно не превышает 23.1% при численности 18.1 экз./м², но в условиях защищённого от ветра и волн залива этот показатель может повышаться до 346.8 экз./м². Частота встречаемости *L. naticoides* в удаленных от берега участках этого водоёма с глубинами до 15 м находится в пределах 39.6–46.7% при средней численности от 158.5 экз./м² до 168.4 экз./м² и максимальной плотности 1739.2 экз./м². Повышение численности *L. naticoides* в Рыбинском вдхр. до таких значений может существенно ухудшить паразитологическую ситуацию. Все пять выявленных в популяции *L. naticoides* из этого водоёма трематод, вероятно, могут быть отнесены к числу видов, свободноживущие стадии которых (мирацидий и церкария) устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды. Учитывая снижение антропогенного загрязнения Рыбинского вдхр. [Тютин и др., 2019], при повышении среднегодовых значений температуры нельзя исключать появление в водохранилище других видов трематод, ассоциированных с *L. naticoides* в других частях его ареала.

Заключение

Результаты проведённого исследования не противоречат наблюдениям, выполненным ранее. Расселению моллюска *L. naticoides* за пределами исходной зоны обитания (низовья рек Черноморско-Азовского бассейна) способствует судоходство, поэтому новые поселения этого вида нередко формируются вблизи портовых сооружений, а также в местах проведения берегоукрепительных работ, перегрузки и открытого хранения речного песка.

В целом, фауна трематод краевой популяции *L. naticoides* из Рыбинского вдхр. остаётся относительно бедной. Своёобразным индикатором появления постоянного поселения *L. naticoides* может служить регистрация у местных рыб вызывающих «чёрно-пятнистое» заболевание метацеркарий трематод *A. muehlingi* и *A. (=Rossicotrema) donicum*, мариты которых развиваются в кишечнике рыбоядных птиц и млекопитающих. Кроме них доминирующее положение в сообществе трематод иногда могут занимать *N. skrjabini* и *S. volgensis*. Встречаемость *P. markewitschi* обычно не столь высока и относительно слабо варьирует по годам. Перечисленные виды трематод можно включить в число наиболее эврибионтных паразитов *L. naticoides*, ассоциированных с моллюском в пределах его ареала.

Поскольку небольшие размеры *L. naticoides* препятствуют одновременному развитию партенит двух или более видов, быстрый рост численности одного вида трематод приводит к снижению встречаемости других сопутствующих видов. Вероятно, при монозаражении у всех выявленных видов трематод отношения с первым промежуточным хозяином редко переходят в состояние выраженного антагонизма. Как следствие, высокий уровень заражённости *L. naticoides* не приводит к заметному сокращению его численности в Рыбинском вдхр.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания РФ (№ 121051100109-1, № 121051100100-8).

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

- Бисерова Л.И. Трематоды *Apophollus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Тютин А.В., Кияшко В.И. Паразиты рыб // В кн.: Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: РАН, Ин-т биологии внутр. вод, 2018. С. 294–297.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала обитания трематоды *Apophollus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2. Приложение. С. 41–46.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Гремячих В.А., Комов В.Т. Паразито-хозяйные отношения в системе плероцеркоиды *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda: Pseudophyllidea) – карповые рыбы и особенности аккумуляции ртути в мускулатуре заражённых хозяев // Паразитология. 2019. Т. 53. № 3. С. 241–250. DOI: 10.1134/S0031184719030062
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S., Rakauskas V. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystem. 2011. Vol. 402. P. 1201–1218. DOI: 10.1051/kmae/2011075
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. DOI: 10.1139/F02-098
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // The Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. No. 4. P. 575–583. DOI: 10.2307/3284227
- Butkus R., Šidagytė E., Rakauskas V., Arbačiauskas K. Distribution and current status of nonindigenous mollusc species in Lithuanian inland waters // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. No. 1. P. 95–103. DOI: 10.3391/ai.2014.9.1.08
- Falniowski A. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda) // Folia Malacologica. 1987. Vol. 1. No. 1. P. 11–122. DOI: 10.12657/folmal.001.001
- Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. No. 2. P. 136–139. DOI: 10.1007/s11184-008-2010-8

- Izvekova G.I., Tyutin A.V. Occurrence of partenites in mollusks and the influence that metacercaria of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) has on some biochemical parameters in fish // *Inland Water Biology*. 2011. Vol. 4. No. 3. P. 367–372. DOI: 10.1134/S1995082911030114.
- Martemyanov V.I. Threshold cation concentrations in water determining the range limits of alien gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* in the Rybinsk Reservoir // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 60–67. DOI: 10.1134/S2075111713010074.
- Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France) // *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*. 2007. Vol. 43. No. 1. P. 53–59. DOI: 10.1051/limn:2007027.
- Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // *Zeitschrift für Parasitenkunde*. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V.P., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 110–126. DOI: 10.1897/IEAM_2008-034.1
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165
- Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry. The principals and practice of statistics in biological research*. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kiselienė V. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinostomum* sp. cercaria // *Ekologija*. 2008. Vol. 54. No. 4. P. 251–255. DOI: 10.2478/v10055-008-0037-6.
- The river Volga and its life / Edited by F.D. Mordukhai-Boltovskoi. Hague; Boston; London: Springer, 1979. 473 p. DOI: 10.1002/iroh.19800650315.
- Tyutin A.V., Izvekova G.I. Infections of mollusks and fish by the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and its interrelations with intermediate hosts // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6. No 1. P. 52–56. DOI: 10.1134/S1995082912030157.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098.
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.S., Yakovleva A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev Reservoir // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. No. 4. P. 313–322. DOI: 10.1134/S2075111710040090.
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/s2075111716020144.
- Yanygina L.V. Regional features of alien macroinvertebrate invasion into the water ecosystems of the Ob River basin // *Contemporary Problems of Ecology*. 2016. Vol. 9. No. 3. P. 384–390. DOI: 10.1134/S1995425516030161
- 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. DOI: 10.1134/S1067413606050110.
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

THE DYNAMICS OF TREMATODE PREVALENCE IN TWO PERMANENT SETTLEMENTS OF THE PONTO-AZOV MOLLUSK *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) AT THE NORTH-EASTERN BORDER OF ITS RANGE

© 2022 Tyutin A.V.^{a,*}, Medyantseva E.N.^{a,**}, Morozova D.A.^{a,b,***}, Tyutin V.A.^c

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

^b Darwin State Biosphere Nature Reserve, Borok, 162723, Russia;

^c P.G. Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl 150003, Russia;

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **medyantseva@ibiw.ru; ***darya.a.morozova@gmail.com

The freshwater gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) is one of the most successful invasive species in waterbodies of the Volga River basin. One of the negative consequences of its spread is range expansion of trematode species, some of which are highly pathogenic for fish, fish-eating birds and mammals. The aim of this study is to analyze the formation features of the trematode fauna in settlements of *L. naticoides* at the north-eastern border of its range (the Rybinsk Reservoir). It is found that the formation of the first permanent settlement of *L. naticoides* took place in 2005–2010 in coastal shallow waters in the lower part of the Volga reach of the reservoir. There was no rapid spread of the mollusk throughout the entire water area of the reservoir outside the Volga reach zone with a relatively high mineral content of water. However, in 2011–2019, the formation of a new large settlement of *L. naticoides* was recorded in the upper part of the Volga reach characterized by faster flow. A relatively low density of mature individuals in the settlements of *L. naticoides* (up to 50 ind./m²) makes it possible for at least five trematode species to complete their life cycle: *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). The prevalence of parthenitae of certain species depends on the reservoir water level regime but the overall infection of *L. naticoides* can exceed 90%. The slow-flowing lower part of the Volga reach is characterized by the dominance of *P. markewitschi* and trematodes of the genus *Apophallus*, but *N. skrjabini* and *S. volgensis* dominate in the upper section, which is close to the river type. In the future in the Rybinsk Reservoir, we can expect naturalization of other trematode species associated with *L. naticoides* within its range.

Key words: alien species, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, settlement dynamics, parasites, Trematoda, Volga River basin.

ИНВАЗИОННЫЙ ВИД ХЕРМЕСА *PINEUS STROBI* (HARTIG, 1839) (HEMIPTERA: ADELGIDAE) НА *PINUS STROBUS* L. В ЦЕНТРАЛЬНЫХ ОБЛАСТЯХ РОССИИ

©2022 Ширнина Л.В.

ФГБУ «ВНИИЛГИСбиотех», Воронеж, 394087; Россия
e-mail: ilgis@lesgen.vrn.ru

Поступила в редакцию 30.04.2020. После доработки 09.06.2022. Принята к публикации 18.08.2022

В ходе лесопатологического мониторинга в насаждениях сосны веймутовой *Pinus strobus* L. в трёх областях центральной части России – Воронежской, Курской и Орловской – выявлен инвазионный вид вредителя сосны веймутовой – хермес *Pineus strobi* (Hartig 1839), установлены вектор инвазии хермеса на данной территории, степень и скорость распространения, локализация колоний на деревьях, динамика развития в производственных, опытных лесных культурах и архивах клонов. Источники распространения вредителя в Воронежской области – черенки сосны веймутовой из Орловской и Калининградской областей.

Ключевые слова: инвазия, хермес, сосна веймутова, мониторинг, распространение, локализация колоний, степень поражения, вредоносность.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-178-185

Введение

Интродукция растений сопровождается появлением и распространением видов, не свойственных аборигенной биоте, и сопутствующих им консументов. Пути и способы такого распространения различны. Введение растений-экзотов в новые регионы является осознанным действием и осуществляется путём прямого ввоза растений или их частей (семена, черенки, саженцы). Последствия таких действий могут быть совершенно непредсказуемыми [Гуцевич, 1963; Горленко, 1972; Масляков, Ижевский, 2011], поскольку с растениями-интродуцентами возможен случайный перенос вредных консументов, которые могут найти для себя очень благоприятные условия и оказаться в списке опасных вредителей и болезней новой родины.

Актуальность этой проблемы резко возросла в текущем тысячелетии [Гниненко, Сергеева, 2018]. Внедрение инвазивных видов относится, как правило, к категории непреднамеренной интродукции. Последствия такого рода инвазий очень опасны и наносят огромный ущерб лесному хозяйству, что свидетельствует о необходимости строгого контроля ввозимых материалов в случаях между-

народного обмена растительным материалом и его перемещения внутри страны.

Хермес *Pineus strobi* (Hartig 1839), представитель североамериканской фауны, является известным инвазивным вредителем сосны веймутовой. В середине XVIII в. с посадочным материалом сосны он попал в Западную Европу и распространился очень широко, повсеместно поражая интродуцированный американский вид – сосну веймутову [Steffan, 1972].

Вредитель имеет неполный одногодичный цикл развития, в течение которого даёт 3–4 поколения личинок. Зимует в стадии личинок, сроки выхода которых зависят от погодных условий и наблюдаются во временном диапазоне от середины марта до третьей декады апреля. Личинки весной высасывают клеточный сок из хвоинок, коры ветвей и стволов. Хермес сосны веймутовой имеет определённую степень вредоносности, вызывая усыхание хвои, мелких, а затем крупных ветвей, саженцев и молодых деревьев.

Большую роль в динамике плотности популяции вредителя играют энтомофаги. В Украине среди них преобладают личинки мух-серебрянок (*Chamaemyiidae*); и в ре-

зультате воздействия комплекса энтомофагов (всего 6 видов) вредоносность тли снижается до хозяйственно неощутимого уровня [Покозий, Драган, 1996].

В пределах бывшего СССР хермес известен в парковых насаждениях Центральной Украины [Дмитриев, 1960; Гордиенко, Брызгалов, 1981; Драган, 2013], в Беларуси [Тупик, 2014]. В России до 2011 г. не был отмечен академической наукой [Масляков, Ижевский, 2011], но в научно-популярной литературе начала XXI в. указан как широко распространённый вредитель во всём ареале интродукции сосны веймутовой [Боголюбов, Кравченко, 2002; Занимательная энтомология, 2022]. В 2011 г. вредитель обнаружен в с. Ильинка Шебалинского района Республики Алтай на хвое *Pinus sibirica* Du Tour [Stekolshchikov, Novgorodova, 2013].

Наше внимание хермес привлёк из-за широкого распространения и динамичного развития в насаждениях сосны веймутовой в центральных областях России, где эта древесная порода культивируется около 150 лет и широко представлена как в культурах лесхозов, так и в опытных насаждениях селекционеров.

Материал и методика

Наблюдения за развитием хермеса проводились автором в период 1977–1997 гг., 2004 и 2019 гг. на селекционных объектах сосны веймутовой, созданных сотрудниками лаборатории интродукции НИИЛГиС (в настоящее время ФГБУ «Всероссийский НИИ лесной генетики, селекции и биотехнологии»), в насаждениях лесничеств трёх областей РФ – Воронежской, Курской и Орловской [Белобородов, Русин, Ширяев и др., 1995].

Объекты исследований:

а) насаждения сосны веймутовой 15–130-летнего возраста в лесничествах Орловской (Моховское лесничество, координаты мест сбора материала: 53.005607° с. ш., 37.372233° в. д.) и Курской (Глушковское лесничество, 51.342309° с. ш., 34.566255° в. д.) областей;

б) опытные насаждения, созданные из семян лучших по ряду признаков деревьев с целью изучения их наследственных свойств – испытательные культуры (ИК) сосны вейму-

товой в возрасте от 4 до 20 лет, заложенные в Орловской обл. (координаты мест сбора материала 52.855355° с. ш., 37.437793° в. д.; 53.025965° с. ш., 36.078327° в. д.) семенным потомством деревьев лучших (плюсовые) и средних по основным показателям роста и развития;

в) вегетативное потомство сосны веймутовой (архивы клонов, АК; клон – вегетативное потомство одного дерева) в возрасте от 5 до 41 года; прививки черенками от плюсовых и средних деревьев на сеянцы сосны веймутовой, выращенные из семян, собранных с разных, случайных деревьев в насаждениях областей Воронежской (координаты мест сбора материалов 51.0914° с. ш., 39.2548° в. д.; 51.467903° с. ш., 39.010913° в. д.; 51.660781° с. ш., 39.200296° в. д.) и Орловской (координаты места сбора материалов 53.025965° с. ш., 36.078327° в. д.). АК созданы с целью сохранения генотипов сосны, обладающих определёнными селективными свойствами (рост, репродуктивная способность, устойчивость и др.);

г) несколько участков насаждений сосны веймутовой в урочище «Карыжский лес», Глушковского лесничества Курской обл. (с. Званное), на общей площади 1820 га. (координаты места сбора материалов 51.373056° с. ш., 34.500556° в. д.).

Общая оценка повреждаемости сосны веймутовой хермесом проведена методом визуальных учётов. Степень распространения вредителя рассчитана как доля повреждённых деревьев в процентах от общего числа учтённых. Для оценки степени развития колоний хермеса на деревьях использована оригинальная 5-балльная шкала, предложенная нами: 0 – вредитель отсутствует, 0.1 – единичные мелкие колонии, 1 – колонии мелкие или средних размеров, рассеяны по стволу, 2 – колонии вредителя крупные, занимают до 1/4 поверхности ствола, 3 – колонии вредителя крупные, занимают свыше 1/4 поверхности ствола, вплоть до сплошного покрытия.

Результаты и обсуждение

Развитие хермеса в производственных культурах сосны веймутовой. Впервые очаг хермеса был обнаружен нами в 1977 г., в лесных культурах сосны веймутовой в квартале

(кв.) 27, выделе (выд.) 7 Моховского лесхоза Орловской обл. (с. Моховое).

Хермес был хорошо заметен на стволах 77.7% из 85 деревьев. По степени поражения 55-летние деревья распределились следующим образом: 19 здоровых (22.3%); стволы 8 деревьев (9.4%) были поражены очень слабо единичными колониями вредителя; на 16 деревьях (18.8%) многочисленные колонии хермеса были рассеяны по стволу, не образуя сплошного покрытия; средняя степень поражения наблюдалась на 19 деревьях (22.3%) и у 23 деревьев (27.2%) поражение оценивалось как сильное.

Локализация колоний хермеса чётко выражена: плотность их поселения наиболее высока в основании пучков хвоинок, в местах развилок ветвей, мутовок и нижней поверх-

ности ветвей, а также на поверхности стволов с гладкой корой; при максимальной степени развития колонии сплошь покрывают ствол (рис. 1).

В 1980-е гг. в этом же лесхозе хермес был слабо распространён в кв. 27, выд. 1 и очень сильно поражал сосну в кв. 27, выд.1 и кв. 116, выд. 7 (табл. 1).

В 9 кварталах и 10 выделах этого лесничества, на постоянных пробных площадях, заложенных сотрудниками лаборатории интродукции НИИЛГиС, проведены детальные учёты (табл. 2). В кв. 140 хермес постепенно наращивал своё присутствие и развитие, а к 1988 г. сформировался второй его очаг.

Распределение хермеса в насаждениях оказалось неравномерным и определённо выражена зависимость от возраста сосны. На

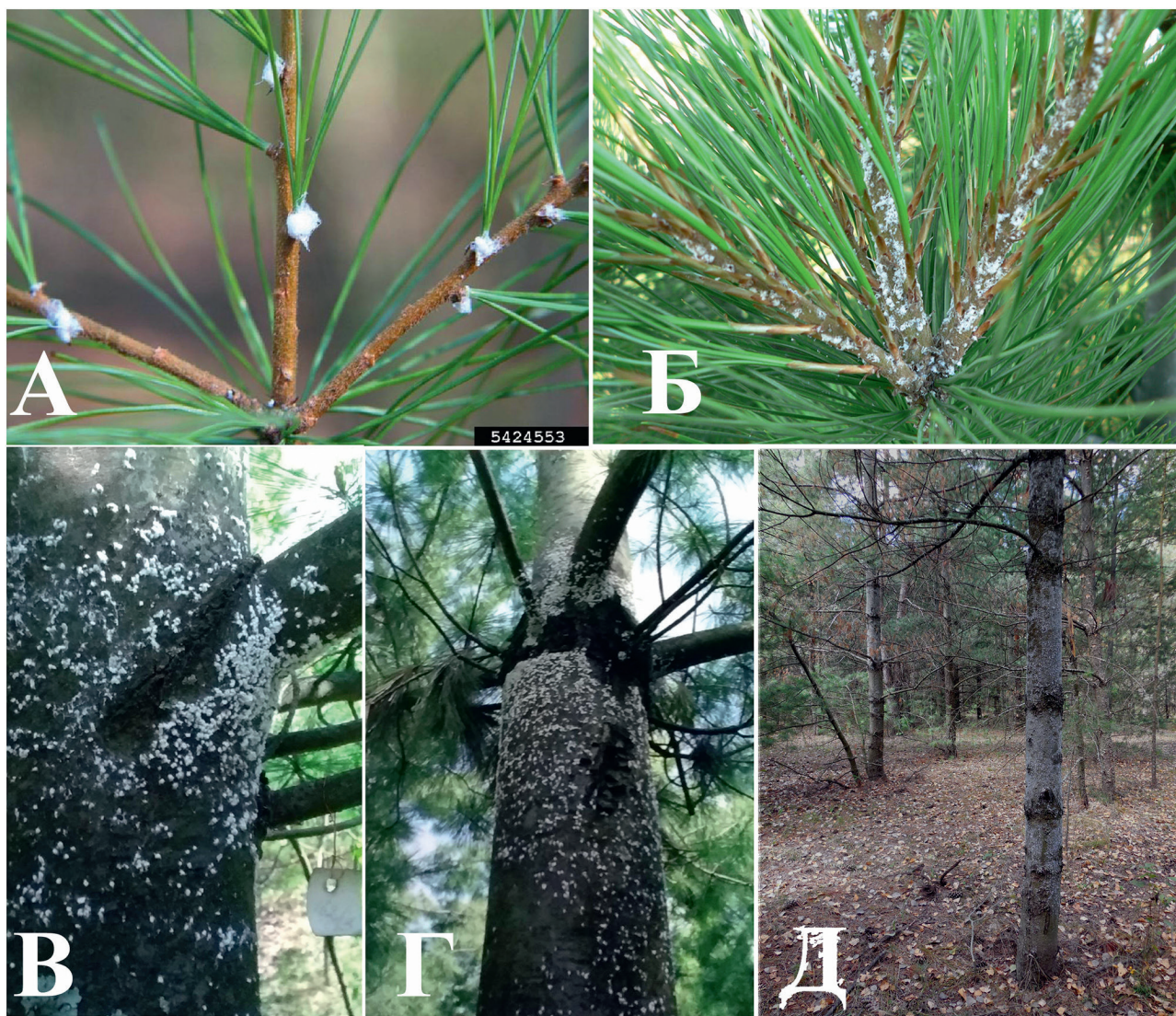


Рис. 1. Локализация колоний хермеса на сосне веймутовой. А – фото Tom Coleman, USDA Forest Service, Bugwood.org; Б, Д – фото Л.В. Ширниной; В,Г – фото В.А. Кострикина.

Таблица 1. Степень развития колоний хермеса на стволах сосны веймутовой в Моховском лесничестве Орловской области

Квартал, выдел (возраст сосны)	Доля повреждённых деревьев, %, со степенью повреждения, балл				
	0	0.1 (единичные колонии)	1 (колонии рассеяны по стволу)	2 (колонии покрывают до ¼ поверхности ствола)	3 (колонии покрывают более ¼ поверхности ствола)
1982 г.					
24, 10 (55)	17.3	6.7	1.9	2.9	71.2
27, 1 (40)	86.6	9.6	1.9	1.9	0
1984 г.					
116, 7 (20)	3.1	23.1	23.1	16.9	33.8

Таблица 2. Степень повреждения сосны веймутовой хермесом в разновозрастных культурах Глушковского лесничества Курской области

Квартал, выдел (возраст сосны)	Доля повреждённых деревьев, %, со степенью повреждения, балл				
	0	0.1	1	2	3
1982 г.					
128, 22 (72)	94.0	0.5	0	1.3	4.2
137, 15 (26)	5.3	30.6	19.6	8.9	35.6
138, 14 (18)	0	9.6	54.2	22.9	13.3
1983 г.					
131, 14 (37)	0	20.0	14.3	23.8	41.3
132, 8 (17)	2.6	13.0	28.6	18.2	37.6
140, 4 (35)	9.9	50.5	14.3	14.3	11.0

молодых деревьях с тонкой гладкой корой степень повреждения варьировала от очень слабой до сильной. В культурах старше 70 лет вредитель практически отсутствовал, вероятно из-за старения коры, которая с возрастом становится грубой, трещиноватой и потому недоступной для сосущих насекомых.

Динамика развития колоний хермеса на отдельных деревьях различна. В течение двух лет с момента обнаружения вредителя степень развития колоний отличается медленным темпом, но за 3–5-летний срок может резко возрасти от слабой до сильной.

Следует отметить, что в производственных корнесобственных культурах сосны веймутовой, выращенных из семян, произрастающих среди насаждений, смешанных с листовыми породами на территории Савальского лесхоза Воронежской обл., в кв. 31, выд. 12, в возрасте 57 лет, хермес отсутствовал.

В последующем выделенные лучшие и средние деревья из насаждений Глушковского и Моховского лесничеств стали основным источником семян и черенков для закладки

опытно-производственных селекционно-семеноводческих объектов сосны веймутовой в ЦЧР [Беляев, Юрьев, Усачёв, 1983].

Развитие хермеса в испытательных культурах (ИК). Самые молодые ИК находятся в окрестностях с. Давыдовка Воронежской обл. До 7 лет хермес на сосне веймутовой на данном участке отсутствовал, на 8-летних соснах были обнаружены единичные колонии. Дальнейшие учёты не проводились.

На территории Мезенского педагогического училища (Орловская обл.) 9-летние ИК повреждались слабо: хермес отмечен лишь в трёх семьях из десяти. Степень распространения вредителя в среднем составила 3.5%.

Наибольшее распространение хермеса наблюдалась в ИК на территории Хомутовского лесничества Орловской обл. (с. Хомутово). Анализ состояния и повреждённости семей сосны (семенного потомства конкретных деревьев), произрастающих на локальных участках с различными по составу почвами (табл. 3), показал, что в отдельных семьях плюсовых деревьев на участках с выщело-

Таблица 3. Динамика расселения хермеса на прививках сосны веймутовой в Гремяченском лесничестве Воронежской области

№ клона	Исходное число рамет в клоне, шт.	Количество прививок, повреждённых хермесом, %, по годам учётов						
		1988	1991		1997		2004	
		всего	всего	наиболее сильно*	всего	наиболее сильно	всего	наиболее сильно
1	32	0	90.6	15.6	93.0	13.8	78.1	12.5
3	23	0	100	9.5	60.0	0	52.2	4.3
4	46	2.2	93.5	23.9	90.0	26.8	60.7	78.6
5	13	7.7	92.3	8.3	91.0	16.7	38.5	0
6	10	5.5	100	5.5	100	33.3	60.0	6.2
7	32	0	87.5	25.0	86.7	60.0	62.5	25.0
13	10	0	80	20.0	77.8	22.2	70.0	0
14	10	0	70	20.0	70	50.0	20.0	0
15	18	0	77.8	5.9	100	17.6	66.7	33.3
16	22	9.1	86.4	14.3	90.0	30.0	59.1	23.1
21	17	5.9	100	12.5	82.3	17.6	52.9	11.1
26	8	12.5	100	12.5	100	12.5	75.0	16.7
30	19	42.1	94.7	57.9	94.5	50.0	68.4	92.3
31	16	18.7	87.5	18.7	93.4	60.0	50.0	37.5
32	21	4.8	90.5	33.3	100	15.0	57.1	16.7
38	6	0	83.3	33.3	60.0	20.0	66.7	100.0
Средние	–	6.5	89.6	19.3	88.6	27.8	58.6	28.6

Примечание: *наиболее сильно среди оставшихся рамет

ченным чернозёмом хермес был распространён гораздо шире (на 30.6–86.3% деревьев, в среднем – 51.9%), чем на карбонатном чернозёме (соответственно, 5.6–79.9; 34.3%) [Буданцев, Ширнина, 2007]. Вероятно, хермес предпочитает определённый химический состав тканей сосны, который, как показали специальные анализы, различается в зависимости от состава почв: в выщелоченном чернозёме, по сравнению с карбонатным, содержится больше азота, но меньше фосфора и калия.

Полученные материалы свидетельствуют о том, что хермес распространяется по мере роста сосны разными темпами: от 8 до 9 лет – число повреждённых деревьев возросло в 3.5 раза, а ещё через два года – в 11-летних ИК, увеличилось в 24 раза.

Развитие хермеса на корнесобственных (выращенных из семян) деревьях сосны веймутовой можно объяснить тем, что сеянцы, использованные для закладки ИК, произрастали в питомнике рядом с саженцами, которые были привиты черенками от заражённых маточных деревьев.

Сравнительная оценка повреждаемости хермесом семей плюсовых деревьев в испытательных культурах и прививок в клоновых архивах, осуществленная в 1990-х гг., показала, что вредитель отмечен во всех пунктах испытания сосны веймутовой, но чаще встречается и активнее развивается в архивах клонов.

Развитие хермеса в архивах клонов (АК). В АК вредитель был распространён и развит в различной степени.

В Хомутовском лесничестве Орловской обл. (с. Хомутово) хермес в 1994 г. на привитых 11-летних деревьях сосны веймутовой отсутствовал. При следующих учётах были поражены 27 семей из 28 (96.4%). Распространение вредителя в пределах семей варьировало от 2.4 до 78.9%. На территории дендрария ВНИИЛГИСбиотех в возрасте 14 лет деревья были заселены единичными колониями. Но в одном из гремяченских АК (Хохольский р-н Воронежской обл.) практически все 13-летние деревья сосны веймутовой были заселены вредителем, распространённым на 80.9%. Дальнейшие учёты в этих АК не проводились из-за гибели объектов по ряду причин.

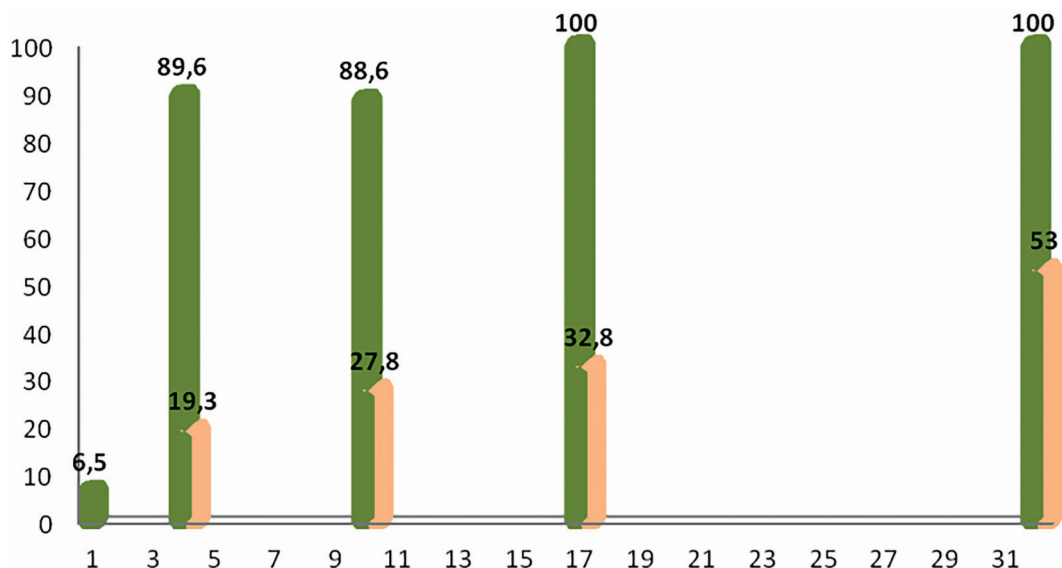


Рис. 2. Динамика распространения и развития хермеса в архиве клонов в течение 31 года (1988–2019 гг.); доля повреждённых деревьев (%) ■ – всего, ■ – наиболее сильно.

Наиболее детальные многолетние наблюдения за развитием хермеса проведены на участке архива, включающего 41 клон сосны веймутовой в течение 1988, 1991, 1997, 2004 и 2019 гг. Участок был заложен привитыми саженцами в 1982 г. (с дополнениями в 1983 г.) в кв. 46 Гремячского лесничества Новоусманского лесхоза Воронежской обл. на общей площади около 1 га, пройденной пожаром в 1978 г. (авторы д.б.н. А.Б. Беляев, канд. с.-х.н. В.М. Белобородов). Тип лесорастительных условий – свежая суборь (B_2). Содержание продуктивной влаги обусловлено только атмосферными осадками. Размещение клонов случайное, с расстоянием 3 м в ряду и 5 м между рядами. Число привитых растений в клонах от 2 до 45 штук. Черенки для прививок отобраны на деревьях двух селекционных категорий: в основном плюсовых, частично средних, в 4 областях – Воронежской, Калининградской, Курской и Орловской.

В таблице 3 приведены данные многолетних наблюдений за клонами, представленными более чем 5 прививками. Первая оценка степени распространения и развития колоний хермеса на 7-летних ракетах в 1988 г. показала, что вредитель редко встречался на единичных ракетах девяти клонов. Сразу стало очевидным, что источниками инвазии были черенки, отобранные в кв. 16 Моховского лесничества Орловской обл. (клон 30) и кв. 18 Придорожного лесничества Калининград-

ской обл. (клон 4). Именно от этих центров инвазии хермес стал распространяться в данном АК. При последующих учётах было подтверждено, что на ракетах этих клонов вредитель достиг наибольшей степени развития. Через три года лесопатологическая ситуация резко обострилась из-за массового расселения хермеса, который развивался в той или иной степени – от 0.1 до 3 баллов – на ракетах большинства клонов. Наиболее сильно колонии вредителя были развиты на 61 ракетах из 498 (19.3%). В 1997 г. общий уровень распространения хермеса остался практически на

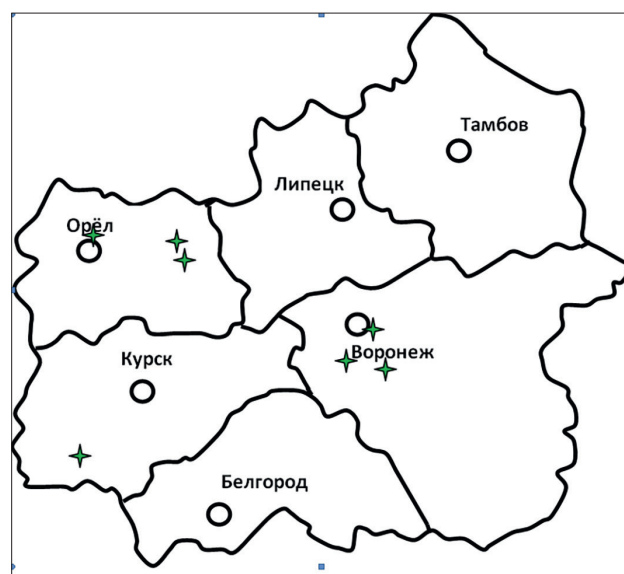


Рис. 3. Распространение хермеса сосны веймутовой на территории центральных областей России.

том же уровне, однако возросло число клонов с максимальным распространением хермеса. В последующие годы вредитель поражал все клоны, в том числе более половины их числа – в наибольшей степени.

Наглядной иллюстрацией процесса распространения и развития хермеса в АК служит рисунок 2.

Графическое представление о распространении хермеса сосны веймутовой в пределах обследованных нами областей отображено на рисунке 3.

Заключение

Хермес сосны веймутовой был впервые выявлен нами в 1977 г. в Моховском лесхозе Орловской обл. В последующие годы вредитель распространился и был обнаружен также в Воронежской и Курской областях.

Распространение хермеса носит очаговый характер, имеющий тенденцию к нарастанию по мере роста сосны. Чётко выражена приуроченность его колоний к наиболее молодым участкам коры деревьев, нижней поверхности ветвей, а также к местам развилок и мутовок ветвей, где их плотность достигает максимальной величины. Степень развития колоний вредителя увеличивается с возрастом деревьев.

Источник первичного появления хермеса в России неизвестен. Дальнейшее распространение вредителя в насаждениях сосны веймутовой произошло непреднамеренно, без учёта лесопатологического состояния деревьев, с черенками для вегетативного размножения лучших по росту и развитию деревьев, заселённых вредителем. Вторичный источник инвазии – черенки с повреждённых деревьев сосны веймутовой из кв. 16 Моховского лесничества Орловской обл. и кв. 4 Приморского лесничества Калининградской обл.

Вредоносность хермеса в производственных культурах невелика, и в них он не является предметом фитосанитарного риска. Напротив, в опытных культурах семенного и вегетативного происхождения хермес достиг широкого распространения и более вредоносен, что обусловлено более редким расположением деревьев и возможностью свободного переноса вредителя. Очень часто хермес

вызывает гибель молодых побегов. В отдельных случаях многолетнее развитие вредителя приводит к гибели крупных нижних ветвей и, при совместном поражении сосны пузырчатой ржавчиной, к гибели деревьев.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзадания Госкомитета СССР по лесу (1977 г.), Госкомитета СССР по лесному хозяйству (1978–1985 гг.), Федерального агентства лесного хозяйства (1986–1997) и по личной инициативе (2004, 2019 гг.).

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

- Белобородов В.М., Русин Н.С., Ширяев В.И., Беляев А.Б., Иванова И.И., Ширнина Л.В., Буданцев П.Б. Опытная база в исследованиях по селекции и семеноводству лесообразующих интродуцентов // Опытная база в лесной селекции. Воронеж: НИИЛГиС; «Квадрат», 1995. С. 55–65.
- Беляев А.Б., Юрьев А.Н., Усачёв А.И. Отбор плюсовых деревьев и выращивание материала для создания лесосеменных плантаций из интродуцентов // Лесная интродукция. Сб. науч. трудов. Воронеж: ЦНИИЛ-ГиС, 1983. С. 79–88.
- Боголюбов А.С., Кравченко М.В. Компьютерный цифровой атлас-определитель насекомых-вредителей лесных древесных пород средней полосы России. Экосистема, 2002.
- Буданцев П.Б., Ширнина Л.В. Влияние свойств почв на морфометрические, биохимические характеристики и лесопатологическое состояние сосны веймутовой // Русский чернозём: Юбил. сб. науч. работ. Воронеж: ФГОУ ВПО ВГАУ, 2007. С. 227–232.
- Гниненко Ю.И., Сергеева Ю.А. Разработка мер биологической защиты леса от инвазивных организмов // Recent advances in the researches and application of viruses and entomophages in forest health protection / Editors Yu.I. Gninenko and Xhang-Yong-an. VNIILM: Pushkino-Beijing, 2018. 142 p.
- Гордиенко А.З., Брызгалов А.Е. Хермесы хвойных пород и меры борьбы с ними // Эффективность защиты интродуцированных растений от вредных организмов. Киев, 1981. С. 32–36.

- Горленко М.В. Миграции фитопатогенных организмов. М.: МГУ, 1972. 108 с.
- Гуцевич С.А. Распространение иноземных грибов в связи с интродукцией высших растений // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 16–34.
- Дмитриев Г.В. Хермесы (Homoptera, Phylloxeridae) в искусственных насаждениях Украины // Энтомол. обозр. 1960. Т. 39, вып. 3. С. 529–544.
- Драган Г.И. К биологии *Pineus strobi* (Homoptera, Adelgidae) – вредителя сосны веймутовой в парковых насаждениях Центральной Украины / Г.И. Драган // Науковий вісник НЛТУ України. Биология, 2013. Вып. 23.5. С. 290–296.
- Занимательная энтомология // (<http://entomolog.info/>). Проверено 15.06.2022
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европеюскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 289 с.
- Покозий И.Т., Драган Г.И. К биологии и экологии хермеса веймутовой сосны *Pineus strobi* Hart. в Украине // Известия Харьковского энтомологического общества. 1996. Т. 4. Вып. 1-2. С. 80-84.
- Тупик П.В. Интродукция древесных видов: Курс лекций для студентов специальности 1-75 01 01 «Лесное хозяйство» специализации 1-75 01 01 06 «Лесовосстановление и питомническое хозяйство» / П.В. Тупик. Минск: БГТУ, 2014. 77 с.
- Steffan A.W. Unterordnung Aphidina, Blattlause // In: Die Forstschadlinge Europas. Hamburg: Parey, 1972. P. 162–386.
- Stekolshchikov A.V., Novgorodova T.A. New additions to the aphid fauna (Homoptera: Aphidinea) of Western Siberia // Zoosystematica Rossica, 22(1): 63–68. [Стекольников А.В., Новгородова Т.А. Новые дополнения к фауне тлей (Homoptera: Aphidinea) Западной Сибири // Зоосистематика России. 2013. Т. 22(1). С. 63–68].

INVASION SPECIES OF HERMES *PINEUS STROBI* (HARTIG 1839) (HEMIPTERA: ADELGIDAE) ON *PINUS STROBUS* L. IN CENTRAL REGIONS OF EUROPEAN RUSSIA

© 2022 Shirnina L.V.

Federal State Budgetary Institution “All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Selection and Biotechnology”. Voronezh, 394087, Russia; e-mail ilgis@lesgen.mail.ru

During forest-pathological monitoring in the plantings of Weymouth pine *Pinus strobus* L. in three regions of the central part of European Russia – Voronezh, Kursk and Oryol – an invasive species of Weymouth pine pest, Hermes *Pineus strobi* (Hartig 1839), was identified. The vector of hermes invasion in a given territory, degree and rate of spread, localization of colonies on trees, dynamics of development in industrial, experimental forest cultures and clone archives were established. Sources of distribution of the pest in the Voronezh Region are Weymouth pine cuttings from the Oryol and Kaliningrad regions.

Keywords: invasion, Hermes, Weymouth pine, monitoring, distribution, colony localization, degree of damage, harmfulness.

ЧЁРНЫЙ СПИСОК ФЛОРЫ ЧЕЧЕНСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

© 2022 Шхагапсоев С.Х.^{a,*}, Чадаева В.А.^{b,**}, Тайсумов М.А.^{c,***},
Шхагапсоева К.А.^{a,*}

^a Кабардино-Балкарский госуниверситет им. Х.М. Бербекова, Нальчик, 360000, Россия;

^b Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051, Россия;

^c Академия наук Чеченской Республики, Грозный, 364037, Россия;

e-mail: *safarbis@mail.ru; **v_chadayeva@mail.ru; ***musa_taisumov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2022. После доработки 21.07.2022. Принята к публикации 18.08.2022

Работа посвящена вопросу инвентаризации инвазионной фракции флоры Чеченской Республики. Составлен «чёрный список» флоры региона, включающий 79 видов инвазионных растений. Согласно рекомендациям по ведению региональных Чёрных книг, виды «чёрного списка» разделены на четыре группы соответственно их инвазионному статусу. Три вида способны изменять структуру и состав растительных сообществ (статус 1). 12 видов активно расселяются в естественных, полустепных и антропогенных местообитаниях (статус 2), 40 видов встречаются в антропогенных местообитаниях (статус 3). К потенциально инвазионным (статус 4) отнесены 24 вида. Статья вносит вклад в накопление сведений об инвазионных процессах на Кавказе и может быть использована для подготовки региональной Чёрной книги и проведения сравнительного анализа состава и структуры инвазионных флор регионов Российской Федерации.

Ключевые слова: инвазионные растения, чужеродные виды, «чёрный список», Чеченская Республика.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-186-200

Введение

Составление «чёрных списков» и региональных Чёрных книг по единой методике является одним из эффективных подходов к инвентаризации и сравнительному анализу инвазионных флор различных субъектов России. Данный этап накопления информации позволит в дальнейшем разработать универсальные подходы к исследованию инвазий растений [Tokhtar et al., 2021]. Инвентаризация инвазионной фракции флоры, разработка региональных «чёрных списков» и «Чёрных книг» в настоящее время активно проводятся во многих административных субъектах европейской части России, Сибири, Дальнего Востока, Урала [Vinogradova et al., 2021].

Северный Кавказ остаётся одной из наименее изученных территорий в области биологических инвазий растений. По результатам полевых и архивных исследований [Шхагапсоев и др., 2018; Чадаева и др., 2019; и др.], «Чёрная книга» флоры была составлена только для Кабардино-Балкарской Республики [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021]. Инвентари-

зация инвазионной фракции флоры проведена на Западном Кавказе (Краснодарский край и Республика Адыгея) [Tuniyev, Timukhin, 2017; Акатова, Акатов, 2019; и др.]. Отдельные сведения о распространении инвазионных видов представлены для Республики Северная Осетия – Алания [Москаленко, 2001; Комжа, 2004, 2011; Оказова, 2017], Ставропольского края [Москаленко, 2001; Утенкова, 2011], Карачаево-Черкесской Республики [Зернов, Онипченко, 2011], Республики Дагестан [Мисриева, Цахуева, 2015]. В Чеченской Республике списки чужеродных видов были составлены в рамках изучения синантропных растений региона [Тайсумов, Исраилова, 2013] и флоры г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Цель исследований – составить «чёрный список» флоры Чеченской Республики на основе данных биогеографических и эколого-фитоценологических исследований, анализа литературных источников. Представленная информация о 79 видах инвазионных растений может быть использована для подготовки региональной Чёрной книги.

Материал и методика

Чеченская Республика расположена в восточной части северного макросклона Большого Кавказа (между 42°28' – 44°00' с. ш. и 44°50' – 46°40' в. д.). Климат региона жаркий и сухой в северной равнинной части, тёплый и влажный в предгорьях, холодный и влажный в южных горных районах. Растительный покров характеризуется выраженной вертикальной поясностью: пояс полупустынь (северная равнинная часть), степей (разнотравно-злаковые и луговые степи), лесной пояс (дубовые, буково-грабовые, берёзовые, сосновые леса), пояс ореоксерофитов (растительность аридных котловин), субальпийский и альпийский пояса.

В работе использован один из современных подходов к классификации инвазионных растений, основанный на анализе интенсивности захвата новых территорий, способности к натурализации в различных по степени антропогенной трансформации сообществах, изменению их состава и структуры. В соответствии с данными критериями, согласно методическим рекомендациям для ведения региональных «Чёрных книг» [Нотов А., Нотов В., 2009; Виноградова, Майоров, Хорун, 2010; Нотов, Виноградова, Майоров, 2010; Виноградова, Майоров, Нотов, 2011; и др.], видам присвоен один из четырёх инвазионных статусов.

Полученные результаты и их обсуждение

Статус 1 – чужеродные виды, способные к натурализации в естественных, полустественных и антропогенных биоценозах с изменением их состава и структуры. На территории Чеченской Республики в данную группу включены сорго алеппское *Sorghum halepense* (L.) Pers., амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L., мелколепестник однолетний *Erigeron annuus* (L.) Pers.

Sorghum halepense – многолетнее растение азиатского (африканского) происхождения. В 1970-х гг. вид отмечен среди злостных сорняков на полях Чечено-Ингушетии [Галушко, 1975]. В настоящее время распространён в посевах [Макаева, Оказова, 2016], на границе с пахотными территориями и по

сорным местам населённых пунктов [Тайсумов, Астамирова, 2017] от равнин до низкогорий Чеченской Республики. Произрастает в составе луговых фитоценозов вдоль дорог (например, в окр. с. Шатой (42°53'03.0" с. ш., 45°41'44.0" в. д.)), у подножия склонов (окр. г. Грозного (43°14'05.9" с. ш., 45°42'34.1" в. д.)). Длительно удерживает захваченные территории, со временем вытесняя местные виды растений. В Чёрной книге Кабардино-Балкарской Республики [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021] вид также отмечен статусом 1. Внедряется в естественные луговые сообщества Карачаево-Черкесии [Зернов, Онипченко, 2011], на сельскохозяйственные поля Северной Осетии [Кожаяев, Адиньяев, 2013] и Дагестана [Мисриева, Цахуева, 2015], распространяется по сорным местам и вдоль дорог Черноморского побережья Кавказа [Чадаева, Пшегусов, 2021] и Ставрополя.

Ambrosia artemisiifolia – однолетнее североамериканское по происхождению растение. Вид массово распространён по сорным местам и неухоженным газонам населённых пунктов, окраинам полей, в посевах сельскохозяйственных культур, на залежах во всех административных районах от равнин до среднегорий (например, в с. Кенхи, 1500 м над ур. м. (42°38'19.8" с. ш., 45°57'02.2" в. д.)). Внедряется на сбитые пастбища, в луговые фитоценозы парков и скверов, придорожные луга. В местах вселения нередко формирует монодоминантные сообщества. Является видом-трансформером луговых сообществ Кабардино-Балкарии [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021], массово встречается по нарушенным местообитаниям и агроценозам во всех субъектах российской части Кавказа.

Erigeron annuus – однолетнее растение родом из Северной Америки. Вид широко распространён по пустырям, сорным местам, паркам и скверам населённых пунктов, обочинам дорог, залежам, садам от равнин до низкогорий. Встречается в пойменных лесах долины р. Фортанга [Умаров и др., 2012]. В предгорьях доминирует в составе остепнённых лугов на открытых склонах и в поймах рек, вытесняя местные виды растений. Также является доминантом остепнённых и субальпийских остепнённых лугов Кабардино-Бал-

карии [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021], распространён вдоль дорог, по опушкам и кордонам Кавказского биосферного заповедника [Акатова, Акатов, 2013], обочинам дорог и сорным местам населённых пунктов Адыгеи [Толстикова, Еднич, Куашева, 2015], Дагестана [Багандова, Ашурбекова, 2012] и Краснодарского края [Чадаева, Пшегусов, 2021].

Статус 2 – чужеродные виды, активно внедряющиеся в естественные, полуестественные сообщества и антропоценозы, не приводя к полному изменению их состава. К данной группе отнесены 12 видов: мелколепестник канадский *Erigeron canadensis* (L.) Cronquist, дурнишник колючий *Xanthium spinosum* L., орех грецкий *Juglans regia* L., шелковица белая *Morus alba* L., шелковица чёрная *M. nigra* L., абрикос обыкновенный *Armeniaca vulgaris* Lam, робиния лжеакация *Robinia pseudoacacia* L., гледичия трёхколючковая *Gleditsia triacanthos* L., аморфа кустарниковая *Amorpha fruticosa* L., айлант высочайший *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, клён американский *Acer negundo* L., девичий виноград пятилисточковый *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.

Erigeron canadensis – однолетнее североамериканское растение. Повсеместно произрастает на пустырях, газонах, сорных местах населённых пунктов, по огородам, сельскохозяйственным полям, залежам, обочинам дорог от равнин до среднегорий республики [Тайсумов, Исраилова, 2013; Умаров и др., 2014; Алихаджиев, Эржапова, 2017]. Встречается в составе остепнённых лугов, по опушкам, галечникам в поймах рек. Вид распространён по сорным местам, обочинам дорог, сбитым пастбищам и пойменным лугам Кабардино-Балкарии (статус 2) [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021], Краснодарского края [Чадаева, Пшегусов, 2021], по рудеральным и естественным (поляны, опушки) местообитаниям Кавказского биосферного заповедника [Акатова, Акатов, 2013] и Карачаево-Черкессии [Зернов, Онопченко, 2011].

Xanthium spinosum – однолетнее растение южноамериканского происхождения. Вид распространён по обочинам дорог, рудеральным местам, на пустырях населённых пун-

ктов [Тайсумов, Исраилова, 2013; Алихаджиев, Эржапова, 2017] от равнин до среднегорий. Встречается в составе прилесных лугов в окр. г. Грозного [Тайсумов, Астамирова, 2017], на сбитых пастбищах (например, в окр. с. Шатой (42°51'44.1" с. ш., 45°40'54.2" в. д.)). В Кабардино-Балкарии также встречается по нарушенным местообитаниям, остепнённым лугам от равнин до среднегорий (статус 2) [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021]. Отмечен на галечниках и песках Черноморского побережья Кавказа [Гергия, Абрамова, Айба, 2017], по сорным местам и вдоль дорог Северной Осетии [Комжа, 2011].

Juglans regia – древесное растение или кустарник, центры происхождения которого связаны с регионами Передней и Средней Азии, Китая. Высаживается во всех административных районах республики как орехоплодное растение, массово дичает на пустырях, вдоль дорог, в поймах рек, по опушкам и окраинам лесов (например, в окр. г. Грозного (43°14'15.2" с. ш., 45°40'19.7" в. д.)). Схожая картина распространения наблюдается также в Кабардино-Балкарии, Краснодарском крае, Адыгее, Ставрополье, Ингушетии, где вид масштабно культивировался в середине XX в. [Слепков, Слепкова, 2013].

Morus alba – древесное растение или кустарник, нативный ареал которого расположен в Китае. Повсеместно высаживается как плодородное растение, дичает на пустырях (г. Грозный (43°21'59.6" с. ш., 45°42'32.1" в. д.)), вдоль дорог, в поймах рек (например, в окрестностях сёл Шаами-Юрт (43°14'07.6" с. ш., 45°23'14.2" в. д.), Чечен-Аул (43°11'12.8" с. ш., 45°47'20.3" в. д.)), по берегам водоёмов, по остепнённым лугам, нарушенным склонам, опушкам, в лесополосах. Схожая картина распространения вида наблюдается во всех субъектах российской части Кавказа.

Morus nigra – древесное растение или кустарник родом из Ирана и Афганистана. Дикорастущие особи встречаются по берегам водоёмов, опушкам, поймам рек, в лесополосах, на пустырях и по обочинам дорог во всех административных районах республики. Нередко произрастает совместно с *Morus alba*.

Armeniaca vulgaris – плодово-декоративное древесное растение, родиной которого счи-

тают Памиро-Алай, Китай, Тянь-Шань. Повсеместно культивируется на приусадебных участках населённых пунктов, дичает. Встречается в поймах рек, на нарушенных известняковых склонах, опушках (например, в окр. г. Грозного [Тайсумов, Умаров, Астамирова, 2018]), по обочинам дорог, в заброшенных садах, лесополосах. Наибольшее распространение на Кавказе вид получил в Республике Дагестан, где, по мнению исследователей [Авдеев, 2016], могут произрастать природные популяции вида. Одиночные дикорастущие деревья встречаются по заброшенным садовым участкам, в лесах, вдоль дорог Кабардино-Балкарии (статус 2), Карачаево-Черкессии, Краснодарского края, Адыгеи.

Robinia pseudoacacia – листопадное дерево родом из Северной Америки. Высаживается как декоративное растение, в составе защитных лесных насаждений. Массово дичает по сорным местам населённых пунктов, вдоль дорог, на сухих склонах, по опушкам, поймам рек от равнин до низкогорий. Произрастает единичными особями или формирует небольшие рощицы. Массовое распространение вид получил в Краснодарском крае и Республике Адыгея [Акатов, Акатова, Шадже, 2016]. Встречается по сорным местам, нарушенным местообитаниям, лесополосам, в поймах рек и на подвижных субстратах в Кабардино-Балкарии (статус 2) [Шхагапсов, Чадаева, Шхагапсоева, 2021], Дагестане (например, на бархане Сарыкум (43°00'19.8" с. ш., 47°14'40.2" в. д.)), в Северной Осетии и Ставрополье.

Gleditsia triacanthos – древесный вид североамериканского происхождения. Выращивается как декоративное растение, даёт обильный самосев. Встречается в зелёной зоне г. Грозного [Тайсумов, Умаров, Астамирова, 2018], в поймах рек, по сорным местам населённых пунктов, вдоль дорог от равнин до низкогорий. Схожее распространение вид имеет на территории Кабардино-Балкарии (статус 2), Северной Осетии, Краснодарского края, Адыгеи.

Amorpha fruticosa – листопадный кустарник родом из Северной Америки. Используется для озеленения улиц, дичает по сорным местам и в зелёной зоне г. Грозного [Алихад-

жиев, Эржапова, 2017; Тайсумов, Умаров, Астамирова, 2018]. Наибольшее распространение получает вдоль дорог равнинной и предгорной зон, где массово произрастает по степным лугам, сухим склонам, в лесополосах. Плотные заросли вида встречаются по границе лесополос вдоль дорог Ставропольского и Краснодарского краёв, Адыгеи, реже – на территории Кабардино-Балкарии (статус 2).

Ailanthus altissima – листопадное дерево с нативным ареалом, охватывающим Северный и Восточный Китай. Используется для озеленения улиц, парков и скверов. Легко дичает в местах вселения, возобновляется семенами и корневыми отпрысками. Массово произрастает в лесополосах, вдоль дорог, по сорным местам населённых пунктов, сельским кладбищам, опушкам, в поймах рек предгорий и низкогорий. Повсеместно вид распространён по сорным местам населённых пунктов, вдоль дорог и лесополос, в поймах рек Краснодарского края и Адыгеи, в меньшей степени – в Кабардино-Балкарии (статус 2), Ставропольском крае, Северной Осетии и Дагестане.

Acer negundo – листопадное дерево североамериканского происхождения. Высаживается как декоративное растение, дичает по сорным местам, пустырям, паркам и скверам населённых пунктов. Распространяется вдоль дорог, по лесополосам, в поймах рек от равнин до низкогорий. Подрост нередко образует плотные заросли. Встречается в составе лесных фитоценозов Кабардино-Балкарии (статус 2), Краснодарского края [Литвинская, Савченко, 2016] и Адыгеи [Чернявская, Еднич, Толстикова, 2015], Карачаево-Черкессии [Зернов, Онипченко, 2011].

Parthenocissus quinquefolia – деревянистая лиана родом из Северной Америки. Декоративный вид, часто используется в озеленении. Дичает на пустырях, вдоль дорог, в заброшенных садах, встречается в зелёной зоне г. Грозного [Тайсумов, Умаров, Астамирова, 2018], редко – в пойменных лесах равнин и предгорий. Аналогичная картина распространения вида характерна для Кабардино-Балкарии (статус 2), Краснодарского и Ставропольского краёв, Карачаево-Черкессии, Северной Осетии и Дагестана.

Статус 3 – чужеродные виды, активно расселяющиеся в антропоценозах (рудеральные сообщества, урбо- и агроценозы). Данная группа представлена 40 видами: росячка кроваво-красная *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., ежовник рисовидный *Echinochloa oryzoides* (Ard.) Fritsch, ежовник бородчатый *E. phyllopogon* (Stapf) Kossenko, щетинник итальянский *Setaria italica* (L.) P. Beauv., сорго зерновое *Sorghum bicolor* (L.) Moench, сорго сахарное *S. saccharatum* (L.) Moench, просо посевное *Panicum miliaceum* L., кукуруза обыкновенная *Zea mays* L., ситник тонкий *Juncus tenuis* Willd., амброзия трёхраздельная *Ambrosia trifida* L., дурнишник калифорнийский *Xanthium californicum* Greene, дурнишник зобовидный *X. strumarium* L., галинсога четырёхлучевая *Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pav., галинсога мелкоцветковая *G. parviflora* Cav., ромашка пахучая *Matricaria discoidea* DC., симфиотрихум новоанглийский *Symphotrichum novae-angliae* (L.) G.L. Neson, циклахена дурнишниковидная *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., сизгембекия восточная *Sigesbeckia orientalis* L., календула лекарственная *Calendula officinalis* L., щирица белая *Amaranthus albus* L., щирица жминдовидная *A. blitoides* S. Watson, щирица багряная *A. cruentus* L., щирица маскированная *A. graecizans* L., щирица запрокинутая *A. retroflexus* L., кислица торчащая *Oxalis stricta* L., кислица рожковая *O. corniculata* L., молочай поникающий *Euphorbia nutans* Lag., молочай приземистый *E. humifusa* Willd., укроп пахучий *Anethum graveolens* L., портулак огородный *Portulaca oleracea* L., канатник Теофраста *Abutilon theophrasti* Medik., дурман обыкновенный *Datura stramonium* L., паслён рогатый *Solanum cornutum* Lam., дереза обыкновенная *Lycium barbarum* L., гибискус тройчатый *Hibiscus trionum* L., повилика полевая *Cuscuta campestris* Yunck., клоповник посевной *Lepidium sativum* L., редька дикая *Raphanus raphanistrum* L., редька посевная *R. sativus* L., хрен обыкновенный *Armoracia rusticana* P.G. Gaertn., В. Mey. & Scherb.

Digitaria sanguinalis – однолетнее злаковое растение, родиной которого считают Средиземноморье. Засоряет посевы пропашных культур лесостепной зоны [Макае-

ва, Оказова, 2016; Накаева, Оказова, 2016], произрастает по сорным местам, обочинам дорог от равнин до предгорий республики. Вид указан среди основных сорных растений газонов г. Ставрополя [Гречушкина-Сухорукова, 2019], встречается на песках и галечниках, обочинах дорог Республики Адыгея [Сиротюк, Остапенко, 2016], в прибрежных экосистемах низменного Дагестана [Солтанмурадова, Теймуров, 2012], засоряет рисовые поля Краснодарского края [Зеленская, 2013]. Произрастает по сорным местам, обочинам дорог и луговым фитоценозам Черноморского побережья Краснодарского края [Чадаева, Пшегусов, 2021], по рудеральным местам и обочинам дорог в предгорной зоне Кабардино-Балкарии.

Echinochloa oryzoides – однолетнее злаковое растение, предположительно, азиатского происхождения (Юго-Восточная Азия). Засоряет посевы сельскохозяйственных культур, произрастает по сорным местам, в составе нарушенных фитоценозов от равнин до предгорий республики [Тайсумов, Омархаджиева, 2012; Тайсумов, Исраилова, 2013].

Echinochloa phyllopogon – однолетнее злаковое растение, родиной которого, предположительно, является Япония. Спорадически встречается по окраинам сельскохозяйственных полей, нарушенным местообитаниям (обочины дорог, сорные места населённых пунктов и т. д.) [Тайсумов, Омархаджиева, 2012].

Setaria italica – однолетнее злаковое растение азиатского происхождения (Китай). Выращивается как декоративный вид, дичает. Встречается по сорным местам населённых пунктов (например, г. Грозного (43°18'14.2" с. ш, 45°43'07.5" в. д.)), по обочинам дорог, засоряет посевы от равнин до среднегорий.

Sorghum bicolor – однолетний злак африканского происхождения. Типично сорное растение, спорадически произрастающее в сельскохозяйственных посевах и по нарушенным местообитаниям, «беженец из культуры» [Тайсумов и др., 2012; Тайсумов, Умаров, Халидова, 2015].

Sorghum saccharatum – однолетний злак родом из тропической Африки. Одицавшее культурное растение, спорадически встреча-

ющеся по сорным местам населённых пунктов, окраинам сельскохозяйственных полей, берегам водоёмов [Тайсумов, Омархаджиева, 2012; Тайсумов, Умаров, Халидова, 2015].

Panicum miliaceum – однолетнее злаковое растение азиатского происхождения (Юго-Восточная Азия). Типично сорный вид, произрастающий в посевах, по окраинам сельскохозяйственных полей, нарушенным местообитаниям [Тайсумов и др., 2012]. Отмечен в урбанофлоре г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Zea mays – однолетний злак, родиной которого является Центральная (Южная) Америка. Широко возделываемая в республике сельскохозяйственная культура. В дикорастущем виде встречается по окраинам полей, огородам, сорным местам населённых пунктов, в том числе в г. Грозном [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Juncus tenuis – многолетнее травянистое растение родом из Северной Америки. Спорадически встречается по сорным местам в населённых пунктах, редко – по опушкам и влажным лугам в предгорьях республики. Произрастает по сорным местам населённых пунктов, лесным тропам, влажным лугам Кабардино-Балкарии (статус 2), на кордонах Кавказского биосферного заповедника [Акатова, Акатов, 2013], по обочинам дорог, берегам рек и опушкам лесов Адыгеи [Сиротюк, Остапенко, 2016].

Ambrosia trifida – однолетнее растение североамериканского происхождения. Впервые вид отмечен в 1989 г. в окр. г. Грозного [Терекбаев и др., 2017], хотя есть сведения о его нахождении на равнине и в предгорьях республики в 1974 г. [Никитин, 1983]. Широко распространён по сорным местам населённых пунктов, посевам, берегам рек, вдоль дорог от равнин до предгорий. Очаги вида обнаружены на полях Кабардино-Балкарии (статус 3), на обочинах дорог Ставропольского края, Северной Осетии [Москаленко, 2001].

Xanthium californicum – однолетнее растение североамериканского происхождения. Широко распространён на территории республики от равнин до среднегорий. Произрастает по обочинам дорог (например, в окрестностях городов Грозный (43°18'35.6" с. ш.,

45°39'34.1" в. д.), Урус-Мартан (43°09'37.9" с. ш., 45°33'19.9" в. д.), Гудермес (43°20'52.1" с. ш., 46°03'44.7" в. д.)), сорным местам населённых пунктов, по окраинам сбитых пастбищ.

Xanthium strumarium – однолетнее растение североамериканского происхождения. Широко распространён от равнин до среднегорий в составе нарушенных фитоценозов. Встречается на сильно сбитых пастбищах республики [Тайсумов и др., 2012], в урбанофлоре г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Galinsoga quadriradiata – однолетнее растение южно- и центральноамериканского происхождения. Встречается во всех административных районах республики от равнин до среднегорий. Произрастает по сорным местам населённых пунктов, на газонах, в посевах и огородах, вдоль дорог. Широко распространённый вид во всех субъектах российской части Кавказа.

Galinsoga parviflora – однолетнее растение южноамериканского происхождения. Засоряет посевы лесостепной зоны [Макаева, Оказова, 2016], встречается вдоль дорог, по сорным местам, газонам населённых пунктов от равнин до среднегорий республики. Широко распространённый вид во всех субъектах российской части Кавказа.

Matricaria discoidea – однолетнее растение североамериканского происхождения. В 1970–1980-х гг. на территории республики вид заготавливался в промышленных масштабах как лекарственное сырьё [Махлаюк, 1993]. Широко распространён во всех административных районах, произрастая в составе сорно-рудеральных сообществ [Абдурзакова и др., 2014], засоряя посевы [Макаева, Оказова, 2016]. Внедряется в нарушенные горные пастбища Кабардино-Балкарии (статус 2) [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021], Лагонакского нагорья Адыгеи [Акатова и др., 2009], встречается по сорным местообитаниям во всех субъектах российской части Кавказа.

Symphotrichum novae-angliae – многолетнее травянистое декоративное растение, родиной которого являются центральные и восточные районы Северной Америки. По-

всеместно используется для озеленения населённых пунктов. Вне культуры встречается по сорным местам, пустырям (например, в г. Грозном (43°20'39.1" с. ш., 45°43'45.3" в. д.)), редко – по обочинам дорог от равнин до предгорий. Массовое распространение вида вне культуры отмечено нами по обочинам дорог, сорным местам, пустырям, опушкам леса в Краснодарском крае, Республике Адыгея, по обочинам федеральной трассы в окр. г. Невинномысск Ставропольского края. В горных районах Карачаево-Черкессии произрастание *Symphotrichum novae-angliae* указано во влажном луговом сообществе в с. Теберда (1300 м над ур. м.) [Зернов, Онипченко, 2015]. В Кабардино-Балкарии дикорастущие популяции вида выявлены на пустырях в г. Тырнауз (43°23'51.8" с. ш., 42°55'20.1" в. д.) и в пойме р. Нальчик (43°29'10.4" с. ш., 43°38'33.8" в. д.).

Cyclachaena xanthiifolia – однолетнее растение североамериканского происхождения. В 2013 г. вид впервые обнаружен в сорном месте в окр. г. Грозного [Терекбаев и др., 2017]. Спорадически встречается на строительных площадках, по сорным местам населённых пунктов, вдоль дорог (например, в окр. с. Шатой (42°53'03.0" с. ш., 45°41'44.0" в. д.)) от равнин до предгорий республики. Спорадически произрастает по сорным местам, вдоль дорог и полей Кабардино-Балкарии (статус 3), на кордонах Кавказского биосферного заповедника [Акатова, Акатов, 2013].

Sigesbeckia orientalis – однолетнее травянистое растение родом из тропических регионов Америки, Африки, Евразии. Встречается спорадически во всех административных районах от равнин до среднегорий (например, в с. Кенхи, 1500 м над ур. м. [Умаров и др., 2014]) по обочинам дорог, сорным местам населённых пунктов, строительным площадкам, у подножия нарушенных склонов. На территории Кабардино-Балкарии вид распространён вдоль дорог, троп, по опушкам, берегам водоёмов и также имеет инвазионный статус 3 [Шхагапсоев, Чадаева, Шхагапсоева, 2021].

Calendula officinalis – однолетнее травянистое растение средиземноморского (Южная Европа) происхождения. Широко культивируется

как декоративный и лекарственный вид, дичает. Нередко встречается по обочинам дорог, сорным местам населённых пунктов, неухоженным газонам и клумбам.

Amaranthus albus – однолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Встречается спорадически в равнинной зоне республики, в основном по песчаным субстратам нарушенных местообитаний (пустыри, берега рек, строительные площадки, отвалы грунта). Вид отмечен во флоре г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017]. Произрастает в прибрежных экосистемах низменного Дагестана [Солтанмурадова, Теймуров, 2012], на рекультивируемых техногенных ландшафтах Центрального Предкавказья [Маренчук, 2009], на Черноморском побережье и северном макросклоне Западного Кавказа [Акатова, Акатов, 2019]. В Кабардино-Балкарии встречается спорадически, в основном по песчаным субстратам нарушенных местообитаний (например, на пустыре и отвалах грунта в пойме реки и по строительным площадкам, сорным местам г. Нальчика (43°29'06.5" с. ш., 43°38'18.2" в. д.)).

Amaranthus blitoides – однолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Спорадически произрастает по сорным местам населённых пунктов (например, в г. Грозном [Алихаджиев, Эржапова, 2017]), засоряет посевы [Макаева, Оказова, 2016] от равнин до низкогорий республики.

Amaranthus cruentus – однолетнее травянистое растение родом из Южной Америки. Широко используется в декоративном цветоводстве, дичает. Массово распространяется самосевом по цветникам, газонам и сорным местам в населённых пунктах, по обочинам дорог, нарушенным берегам рек от равнин до предгорий. Нами вид отмечен также по сорным местам городов Нальчик (43°29'06.5" с. ш., 43°38'18.2" в. д.), Чегем (43°34'30.4" с. ш., 43°35'21.4" в. д.), Баксан (43°40'23.0" с. ш., 43°31'49.8" в. д.) Кабардино-Балкарии.

Amaranthus graecizans – однолетнее травянистое растение. Спорадически встречается по сорным местам населённых пунктов, окраинам сельскохозяйственных полей, обочинам дорог от равнин до среднегорий республики [Тайсумов, Исраилова, 2013].

Amaranthus retroflexus – однолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Вид широко распространён во всех районах республики, произрастая по сорным местам населённых пунктов (пустыри, свалки, окрестности загонов для скота, ферм), на огородах, залежах, вдоль дорог, в посевах. Схожее распространение вид имеет во всех субъектах российской части Кавказа.

Oxalis stricta – многолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Спорадически встречается по газонам, пустырям, обочинам дорог, в трещинах асфальта на улицах населённых пунктов (например, г. Грозный (43°18'01.5" с. ш., 45°42'49.0" в. д.), с. Шатой (42°52'25.8" с. ш., 45°41'35.4" в. д.)) от равнин до предгорий. Схожее распространение вид имеет на территории Кабардино-Балкарии (статус 3) [Шагапсоев, Чадаева, Шагапсоева, 2021], Северной Осетии, Ингушетии, Адыгеи, Ставропольского и Краснодарского краёв.

Oxalis corniculata – многолетнее травянистое растение центральноамериканского происхождения. Спорадически встречается по газонам, паркам, цветникам, пустырям, обочинам дорог, в трещинах асфальта населённых пунктов от равнин до низкогорий.

Euphorbia nutans – однолетнее травянистое североамериканское растение. Вид впервые обнаружен в 2006 г. на Чернореченском водозаборе г. Грозного, а в 2011–2016 гг. широко распространился на полях и в декоративных посадках большинства районов республики [Терекбаев и др., 2017]. Встречается также по сорным местам населённых пунктов, галечникам на берегах водоёмов от равнин до среднегорий. Вид ограниченно распространён по сорным местам населённых пунктов Кабардино-Балкарии (статус 4). Массово встречается по Черноморскому побережью Кавказа (сорные места, обочины дорог, луговые сообщества) [Пшегусов, Чадаева, 2020], отмечен в Кавказском биосферном заповеднике [Акатова, Акатов, 2013].

Euphorbia humifusa – однолетнее травянистое стелющееся растение родом из Восточной Азии. Вид отмечен по обочинам дорог в Гудермесском и Натеречном районах, у водозабора в г. Грозном [Терекбаев, 2013]. Встречается

на пустырях, в трещинах асфальта, межплиточном пространстве тротуаров и площадей населённых пунктов от равнин до предгорий. Единичные находки вида отмечены по сорным местам населённых пунктов Кабардино-Балкарии (статус 4) [Шагапсоев, Чадаева, Шагапсоева, 2021]. Массово встречается по Черноморскому побережью Кавказа (например, по сорным местам в окр. Хостинской тисо-самшитовой рощи (43°31'27.0" с. ш., 39°52'22.2" в. д.)) [Пшегусов, Чадаева, 2020].

Anethum graveolens – однолетнее травянистое растение с сильным пряным запахом. Родиной вида, предположительно, является Средиземноморье (Египет, Малая Азия). Повсеместно возделывается в культуре. В дикорастущем виде встречается во всех районах республики около жилья, на пустырях, по обочинам дорог и окраинам посевов. Указан в списке дичающих чужеродных растений флоры г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017]. В Кабардино-Балкарии небольшие скопления вида отмечены нами на неухоженных газонах, вдоль дорог в г. Чегем (43°33'48.6" с. ш., 43°34'27.1" в. д.), в трещинах асфальтового покрытия и на пустырях в г. Нальчик (43°29'55.8" в. д., 43°36'29.8" в. д.), по сорным местам с. Эльбрус (1700 м над ур. м.) (43°15'29.7" с. ш., 42°38'44.5" в. д.).

Portulaca oleracea – однолетний вид ирано-туранского происхождения. Сорное растение на кукурузных полях лесостепной зоны республики [Макаева, Оказова, 2016]. Вид широко распространён по газонам, сорным местам, в трещинах асфальта, на огородах и приусадебных участках населённых пунктов от равнин до среднегорий. Массово произрастает по обочинам дорог и сорным местам населённых пунктов Краснодарского края и Адыгеи.

Abutilon theophrasti – однолетнее растение североамериканского происхождения. Рассеянно произрастает вдоль дорог и по окраинам полей (например, в окрестностях с. Шаами-Юрт (43°13'56.3" с. ш., 45°24'13.4" в. д.), с. Чечен-Аул (43°11'38.4" с. ш., 45°45'15.6" в. д.)), засоряет кукурузные посевы [Макаева, Оказова, 2016], встречается на пустырях и свалках населённых пунктов от равнин до

среднегорий. Схожее распространение вид имеет на территории Кабардино-Балкарии (статус 3), Северной Осетии, Краснодарского края, Карачаево-Черкессии.

Datura stramonium – однолетнее травянистое растение, родом, предположительно, из Центральной Америки. Произрастает по сорным местам населённых пунктов, обочинам дорог, отвалам грунта во всех районах республики, включая высокогорные. Схожее распространение вид имеет на территории Кабардино-Балкарии (статус 3).

Solanum cornutum – однолетнее растение родом из Мексики и юго-запада США. Засоряет сельскохозяйственные поля и огороды, периодически встречается по сорным местам населённых пунктов равнинной зоны республики. Вид внедряется в посевы, на нарушенные луга и пастбища степной и предгорной зон Кабардино-Балкарии (статус 2), Ставропольского края, Дагестана. Ограниченно распространён на территории Карачаево-Черкессии [Зернов, Онипченко, 2011]. Встречается на отвалах грунта, в нарушенных степях, на галечниках Краснодарского края.

Lycium barbarum – кустарниковое растение родом из Китая. Выращивается как декоративный вид, дичает. Рассеянно встречается по сорным местам населённых пунктов, в том числе в черте г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Hibiscus trionum – однолетнее растение, предположительно, восточно-средиземноморского происхождения. Засоряет посевы пропашных культур от равнин до низкогорий республики, встречается на степных склонах и залежах в окр. г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017]. Распространён на полях, по обочинам дорог, сорным местам Кабардино-Балкарии (статус 3), Карачаево-Черкессии [Зернов, Онипченко, 2011].

Cuscuta campestris – однолетнее стеблевое паразитное растение североамериканского происхождения, поражающее дикорастущие и культурные травянистые растения. Спорадически встречается на равнине и в предгорьях – по окраинам сельскохозяйственных полей, в цветниках и на газонах населённых пунктов (например, г. Грозный (43°18'55.3" с. ш., 45°42'08.3" в. д.)). Вид отмечен по со-

рным местам населённых пунктов Кабардино-Балкарии (статус 3), среди сорных растений на полях Ставропольского [Утенкова, 2011] и Краснодарского [Зеленская, 2013] краёв, в Северной Осетии [Оказова, 2017].

Lepidium sativum – однолетнее травянистое растение родом из Египта. Широко культивируется как листовая овощная культура, дичает. Встречается по обочинам дорог, окраинам сельскохозяйственных полей и огородов, по сорным местам населённых пунктов [Тайсумов, Омархаджиева, 2012; Тайсумов, Умаров, Халидова, 2015].

Raphanus raphanistrum – однолетнее травянистое растение, предположительно, средиземноморского происхождения. Засоряет сельскохозяйственные посевы, встречается на залежах, пустырях и по обочинам дорог населённых пунктов во всех районах республики [Тайсумов, Омархаджиева, 2012]. Вид отмечен в урбанофлоре г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Raphanus sativus – одно- или двулетнее травянистое растение, предположительно, азиатского происхождения. Широко возделывается как овощная культура, дичает. Встречается по окраинам сельскохозяйственных полей, огородов, сорным местам населённых пунктов, в том числе в черте г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Armoracia rusticana – многолетнее травянистое растение, предположительно, европейского происхождения (Южная и Средняя Европа). Выращивается как пищевая (пряность) и лекарственная культура, дичает. Широко встречается в огородах, по сорным местам, у заборов, вдоль дорог, в скверах и парках населённых пунктов.

Статус 4 – потенциально инвазионные виды, встречающиеся единично в естественных, полустественных сообществах и антропоценозах, способные к возобновлению в местах вселения. Среди них 24 вида: комелина обыкновенная *Commelina communis* L., рейнутрия японская *Reynoutria japonica* Houtt., акалифа южная *Acalypha australis* L., молочай Давида *Euphorbia davidii* Subils, энотера двулетняя *Oenothera biennis* L., ипомея пурпурная *Ipomoea purpurea* (L.) Roth., амброзия голометельчатая *Ambrosia psilostachya*

DC., подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L., фацелия пижмолистная *Phacelia tanacetifolia* Benth., шалфей отогнутый *Salvia reflexa* Hornem., никандра физалисовидная *Nicandra physalodes* (L.) Gaertn., пробосцидея луизианская *Proboscidea louisiana* (Mill.) Thell., экбалиум пружинистый *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich., нарцисс поэтический *Narcissus poeticus* L., недотрога желёзноносная *Impatiens glandulifera* Royle, ценхрус длинноколочковый *Cenchrus longispinus* (Hack) Fern., маклюра яблоконосная *Maclura pomifera* (Raf.) C.K. Schneid., жимолость татарская *Lonicera tatarica* L., бурачник лекарственный *Borago officinalis* L., подофилл щитовидный *Podophyllum peltatum* L., паслён трёхцветковый *Solanum triflorum* Nutt., паслён Каролинский *S. carolinense* L., паслён линейнолистный *S. elaeagnifolium* Cav., камписис крупноцветковый *Campsis grandiflora* (Thunb.) K. Schum.

Commelina communis – однолетнее травянистое растение восточноазиатского происхождения. Встречается на пустырях (например, г. Гудермес (43°20'19.0" с. ш., 46°06'18.8" в. д.)), вдоль дорог, по неухоженным газонам, на отвалах грунта и свалках населённых пунктов равнинной и предгорной зон республики. Вид отмечен в рудеральных местообитаниях на территории Кабардино-Балкарии (статус 4), Карачаево-Черкессии [Зернов, Онопченко 2011], по сорным местам и под пологом лесов Краснодарского края [Акатова, Акатов, 2013; Пшегусов, Чадаева, 2020; Чадаева, Пшегусов, 2021].

Reynoutria japonica – многолетнее травянистое растение азиатского происхождения (Япония, Корея, Китай). Встречается по обочинам дорог, неухоженным газонам, скверам и пустырям, отвалам грунта в населённых пунктах равнинной и предгорной зон республики. Активно расселяется по антропогенным местообитаниям Кабардино-Балкарии (статус 3), Краснодарского края, Карачаево-Черкессии, Северной Осетии.

Acalypha australis – однолетнее растение южноамериканского происхождения. Редкий вид, встречающийся по сорным местам, обочинам дорог, в трещинах асфальта населённых пунктов (г. Грозный (43°18'55.3" с. ш., 45°42'08.3" в. д.)). Активно расселяется по

сорным местам, неухоженным газонам населённых пунктов предгорной зоны Кабардино-Балкарии (статус 3). Массово встречается в придорожных сообществах Черноморского побережья Кавказа [Чадаева, Пшегусов, 2021]. Вид отмечен нами по сорным местам г. Владикавказа Северной Осетии (43°02'34.1" с. ш., 44°41'04.2" в. д.) и г. Пятигорска (44°01'49.3" с. ш., 43°04'18.2" в. д.) Ставропольского края.

Euphorbia davidii – однолетнее травянистое растение родом из Канады, США, Мексики. Нередко приводится под названием близкого вида – *Euphorbia dentata* Michx., не встречающегося на территории России [Гельтман, 2012]. Для республики вид известен с 1960–1970-х гг. на заброшенных полях с. Джалка, по сорным местам Наурского и Шелковского районов, а позднее – по обочинам дорог в Гудермесском и Натеречном районах, у водозабора в г. Грозном [Терекбаев, 2013]. Спорадически встречается на пустырях, по сорным местам, нарушенным берегам рек населённых пунктов от равнин до низкогорий. Редкое растение во флоре г. Нальчика Кабардино-Балкарии (статус 4).

Oenothera biennis – двулетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Выращивается как декоративный вид на приусадебных участках и клумбах, дичает. Отмечен по сорным местам г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017], в пойме р. Аргун (окр. с. Чечен-Аул (43°11'54.3" с. ш., 45°48'23.6" в. д.)), изредка встречается у подножия сухих склонов от равнин до низкогорий республики. Очаги произрастания вида отмечены также в поймах рек Чегем, Черек-Балкарский Кабардино-Балкарии (статус 4), на берегу р. Подкумок Ставропольского края [Серебряная, Галкин, 2014], вдоль дорог и рек, на сорных местах кордонов Кавказского биосферного заповедника [Акатова, Акатов, 2013], в пойменных лесах р. Белой [Литвинская, Савченко, 2016].

Ipomoea purpurea – однолетнее вьющееся растение, родиной которого считают тропические районы Америки. Выращивается как декоративный вид для вертикального озеленения, дичает. Редко встречается по галечникам и нарушенным берегам рек, по сорным местам, отвалам грунта, вдоль дорог от рав-

нин до низкогорий республики. Произрастает по сорным местам населённых пунктов Кабардино-Балкарии (статус 4) [Чадаева и др., 2019], отмечен нами в составе придорожных рудеральных фитоценозов из окрестностей Хостинской тисо-самшитовой рощи [Пшегу-сов, Чадаева, 2020].

Ambrosia psilostachya – многолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Впервые вид обнаружен в 2013 г. на кукурузном поле в пос. Гикало Грозненского района [Терекбаев и др., 2017], что до настоящего времени является единственной подтверждённой находкой на территории республики. На Кавказе вид отмечен в Краснодарском и Ставропольском краях, в Абхазии [Москаленко, 2001; Нецадим, 2014].

Helianthus annuus – однолетнее травянистое растение с одревесневающим стеблем, центром происхождения которого является Северная Америка. Ценная масличная и кормовая культура. Низкорослые дикорастущие особи до 30 см высотой встречаются вдоль дорог равнинной и предгорной зон. Произрастает также на свалках, по сорным местам в поймах рек от равнин до низкогорий республики. Аналогичное распространение вид имеет на территории Кабардино-Балкарии, Ставропольского и Краснодарского краёв. В гербарии МГУ им. М.В. Ломоносова хранятся образцы, собранные на обочинах дорог и степных склонах Карачаево-Черкессии (сборы А.С. Зернова, А.Ю. Анурова, 2007 г.) [Цифровой гербарий МГУ, 2022].

Phacelia tanacetifolia – однолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Культивируется как медоносный и декоративный вид, дичает. Изредка встречается по окраинам полей, сорным местам, вдоль дорог населённых пунктов предгорной зоны республики.

Salvia reflexa – однолетнее травянистое или полукустарничковое растение родом из США и Мексики. Изредка встречается по сорным местам и на обочинах дорог населённых пунктов, отвалах грунта в поймах рек от равнин до низкогорий.

Nicandra physalodes – однолетнее травянистое растение южноамериканского происхождения. Выращивается как декоративный

вид, дичает. Редко встречается по сорным местам, вдоль дорог, на заброшенных садовых участках равнинной зоны.

Proboscidea louisiana – однолетнее растение, родиной которого считают регионы США и Мексики. Выращивается как декоративный вид, дичает. Изредка встречается по сорным местам, на обочинах дорог в предгорной зоне республики.

Ecballium elaterium – одно- или многолетнее стелющееся растение азиатского происхождения. Выращивается как экзотический декоративный вид, дичает. Редко встречается по сорным местам, залежам, на заброшенных садовых участках, обочинах дорог в равнинной зоне республики.

Narcissus poeticus – многолетнее растение южноевропейского происхождения. Выращивается как декоративный вид, дичает. Встречается на заброшенных садовых участках, отвалах грунта в поймах рек, по сорным местам населённых пунктов от равнин до предгорий республики.

Impatiens glandulifera – однолетнее травянистое растение родом из Западных Гималаев. Встречается по сорным местам, обочинам дорог, у заборов, в поймах рек в населённых пунктах от равнин до предгорий республики.

Cenchrus longispinus – однолетнее злаковое растение родом из тропических районов Америки. В 2006 г. вид был найден в черте г. Грозного, в 2015 г. – на полях Гудермесского района, на Брагунском хребте [Терекбаев и др., 2017].

Maclura pomifera – листопадное древесное растение североамериканского происхождения. Используется в декоративном садоводстве, дичает. Встречается в составе защитных лесополос, по сорным местам населённых пунктов равнинной зоны.

Lonicera tatarica – кустарниковое растение азиатского (Сибирь, Алтай, Тянь-Шань) происхождения. Используется в озеленении приусадебных участков, парков и скверов населённых пунктов, иногда дичает. Встречается по сорным местам, берегам рек во всех зонах республики, в том числе в урбанофлоре г. Грозного [Алихаджиев, Эржапова, 2017].

Borago officinalis – однолетнее травянистое растение родом из Малой Азии. Выра-

щается как декоративная и лекарственная культура. Изредка встречается по сорным местам населённых пунктов, обочинам дорог в равнинной и предгорной зонах республики [Тайсумов, Исраилова, 2013].

Podophyllum peltatum – многолетнее травянистое корневищное растение североамериканского происхождения. Используется в декоративном садоводстве и как лекарственное сырьё, иногда дичает. Встречается по сорным местам населённых пунктов в равнинной зоне республики.

Solanum triflorum – однолетнее травянистое растение родом из Северной Америки. Карантинный сорный вид, ограниченно распространённый на территории Российской Федерации. В 2015 г. был впервые обнаружен в черте г. Грозного [Терекбаев и др. 2017], что является единственной известной находкой в республике.

Solanum carolinense – многолетнее корнеотпрысковое травянистое растение североамериканского происхождения. Карантинный сорный вид. Впервые был обнаружен в селитебной зоне г. Грозного в 2008 г. (единственная известная находка, очаг ликвидирован) [Терекбаев и др. 2017]. Нами локальный очаг произрастания данного вида отмечен на галечниковом пляже в черте г. Сухум (Республика Абхазия) (42°58'21.7" с. ш., 41°03'49.5" в. д.).

Solanum elaeagnifolium – многолетнее корнеотпрысковое травянистое растение родом из юго-западных районов США. Карантинный сорный вид. В 2008 и 2009 гг. обнаружен в селитебной зоне г. Грозного (единственная известная находка), после чего очаг вида был ликвидирован [Терекбаев и др. 2017].

Campsis grandiflora – многолетняя листопадная лиана родом из Японии и Китая. Декоративное растение, используется при озеленении населённых пунктов, изредка дичает. Встречается по сорным местам, кустам вдоль дорог, заброшенным строительным площадкам.

Заключение

Таким образом, во флоре Чеченской Республики достоверно установлено наличие

79 чужеродных видов растений с выраженным инвазионным потенциалом. Из них три вида-трансформера (статус 1), 12 видов активно внедряются в нарушенные, естественные и полустественные сообщества с расширением площади обитания (статус 2), 40 видов встречаются в нарушенных, рудеральных и сегетальных сообществах (статус 3), 24 потенциально-инвазионных вида растений (статус 4).

На долю семейства Asteraceae Dumort. приходится 21.5% выявленных видов, 12.7 и 7.6% представлены семействами Poaceae Baruh и Solanaceae Juss., по 5% – семействами Amaranthaceae Juss., Euphorbiaceae Juss. и Brassicaceae Burnett. Центром происхождения 39% видов является Северная Америка, около 27% видов имеют азиатское происхождение (Япония, Китай, Индия, Иран и пр.), с регионами Южной и Центральной Америки исторически связаны 14% видов. Внедрение на территорию республики инвазионных видов растений во многом обусловлено сельскохозяйственной деятельностью и декоративным садоводством. Дальнейшее расселение большинства из них происходит естественным способом: воздушными и/или водными потоками (*Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Gleditsia triacanthos*, *Acer negundo*, *Amaranthus albus*, *Euphorbia humifusa* и др.), за счёт активного вегетативного размножения (*Ailanthus altissima*, *Oxalis corniculata*, *Euphorbia humifusa* и др.), зоохории (*Xanthium spinosum*, *X. californicum*, *Juglans regia*, *Morus alba* и др.), а также на колёсах автомобилей и сельскохозяйственной техники (*Ambrosia artemisiifolia*, *A. trifida*, *Erigeron annuus*, *Juncus tenuis*, *Euphorbia nutans* и др.). Около 32% выявленных видов оказывают негативное воздействие на сельское хозяйство Чеченской Республики, 68% являются сорными растениями в инфраструктуре населённых пунктов, 18% – конкуренты для аборигенной рудеральной флоры, препятствующие естественной смене нарушенных сообществ. Пыльца *Ambrosia artemisiifolia*, *A. psilostachya*, *A. trifida*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Acer negundo*, *Ailanthus altissima* и *Sorghum halepense* во время массового цветения может вызвать аллергические реакции у населения.

Изложенные в работе сведения являются частью исследований инвазионных процессов на Кавказе и представляют интерес для сравнительного анализа состава и структуры инвазионной фракции флоры регионов Российской Федерации.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абдурзакова А.С., Тайсумов М.А., Астамирова М.А., Гадаева Т.З., Магомадова Р.С., Исраилова С.А., Ханчукаев А.Р., Хасуева Б.А. Географический анализ флоры г. Грозный и его окрестностей // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 3. С. 606–613.
- Авдеев В.И. Материалы к познанию дикорастущего абрикоса Центрального Дагестана // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2016. № 1(17). С. 94–106.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. *Robinia pseudoacacia* L. на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 2–23 [Akatov V.V., Shadzhe A.E., Akatova T.V. *Robinia pseudoacacia* L. in the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 105–118. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020028>].
- Акатова Т.В., Акатов В.В. Распространение адвентивных видов растений в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 84–109.
- Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 11–29 [Akatova T.V., Akatov V.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 3. P. 205–219. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030044>].
- Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на Западном Кавказе // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 2. С. 41–50.
- Алихаджиев М.Х., Эржапова Р.С. Итоги инвентаризации флоры города Грозного: систематическая и географическая структура // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19. № 2(2). С. 211–215.
- Багандова Л.Л., Ашурбекова Т.Н. Состояние ландшафтных систем в зоне производства строительного кирпича «Махачкала-Каспийск» // Проблемы развития АПК региона. 2012. № 5(9). С. 63–65.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Галушко А.И. Растительный покров Чечено-Ингушетии. Грозный: Чечено-Ингушское кн. изд-во, 1975. 118 с.
- Гельтман Д.В. Американский вид *Euphorbia davidii* Subils (Euphorbiaceae) во флоре Восточной Европы и Северного Кавказа // Turczaninowia. 2012. Т. 15. № 1. С. 37–39.
- Гергия Л.Г., Абрамова Л.М., Айба Э.А. Анализ адвентивной фракции семейства Asteraceae флоры Абхазии // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017. № 2. С. 90–94.
- Гречушкина-Сухорукова Л.А. Ассортимент дернообразующих злаков, используемых для создания декоративных газонов в г. Ставрополе // Вестник АПК Ставрополя. 2019. № 3(35). С. 38–41.
- Зеленская О.В. Анализ синантропной флоры рисовых систем Краснодарского края // Научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2013. № 93(09). С. 377–393.
- Зернов А.С., Онихченко В.Г. Сосудистые растения Карачаево-Черкесской Республики: Конспект флоры. М.: МАКС Пресс, 2011. 240 с.
- Зернов А.С., Онихченко В.Г. Новые и редкие виды во флоре Тебердинского заповедника (Карачаево-Черкесская Республика) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2015. Т. 120, вып. 3. С. 69–71.
- Кожаев В.А., Адиньяев Э.Д. Особенности засорённости посевов и продуктивность пропашных, озимых зерновых культур и многолетних трав в различных природных зонах РСО – Алания // Известия Горского государственного аграрного университета. 2013. Т. 50. 4. С. 17–21.
- Комжа А.Л. Новые адвентивные растения Центрального и Восточного Кавказа // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 1. С. 121–125.
- Комжа А.Л. Некоторые итоги изучения адвентивного компонента флоры Северной Осетии // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: Мат. I Международ. научн. конф. Санкт-Петербург, 2011. С. 122–125.

- Литвинская С.А., Савченко М.Ю. К вопросу об инвазивности флоры Западного Кавказа // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 23–35.
- Макаева А.З., Оказова З.П. Видовой состав сорных растений посевов основных полевых культур в лесостепной зоне Чеченской Республики // Успехи современного естествознания. 2016. № 7. С. 70–75.
- Маренчук Ю.А. Анализ адвентивного элемента антропофитов Центрального Предкавказья // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2009. № 4. С. 182–187.
- Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. Саратов: Приволжское книжное издательство, 1993. 534 с.
- Мисриева Б.У., Цахуева Ф.П. Применение гербицидов на картофеле с учётом таксономического анализа сорной флоры в агроценозах // Вестник Социально-педагогического института. 2015. № 1 (13). С. 22–33.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. М.: Росгоскарантин, 2001. 280 с.
- Накаева А.А., Оказова З.П. Флористический состав сорных растений пропашных культур лесостепной зоны Чеченской Республики // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 4. (Электронный ресурс) // (<https://www.science-education.ru/ru/article/view?d=24909>). Проверено 20.01.2022.
- Нещадим Н.Н. Предупреждение заноса и методы ликвидации очагов карантинных сорных растений. Краснодар: КубГАУ, 2014. 82 с.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. М.: Наука, 1983. 455 с.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Основные направления изучения генезиса адвентивного компонента флор // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия «Биология и экология». 2009. Вып. 14. С. 127–141.
- Оказова З.П. Распространение карантинных сорняков на территории Республики Северная Осетия – Алания // В сб.: Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: Мат. XIX Международ. науч. конф. Махачкала, 2017. С. 240–241.
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Распространение чужеродных видов растений в лесных сообществах Тисо-самшитовой рощи Кавказского государственного природного биосферного заповедника после гибели *Buxus colchica* Pojark. // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 4. С. 124–140 [Pshigusov R.H., Chadaeva V.A. Proliferation of Alien Plant Species in Forest Communities of the Khosta Yew-Boxwood Grove of the Caucasus Nature Reserve after the Destruction of *Buxus colchica* Pojark. // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. No. 1. P. 124–140. <https://doi.org/10.1134/S2075111721010124>].
- Серебряная Ф.К., Галкин М.А. К биологии рода энотера (*Oenothera* L.) // Вестник Академии наук Чеченской Республики. 2014. № 3 (24). С. 29–34.
- Сиротюк Э.А., Остапенко О.А. Конспект водной и прибрежно-водной флоры Республики Адыгея // Вестник Адыгейского государственного университета. 2016. Вып. 1 (176). С. 70–82.
- Слепков С.А., Слепкова Е.С. Сад ореха грецкого (*Juglans regia* L.) в предгорьях Адыгеи. Потенциал возвращения в промышленное производство // Субтропическое и декоративное садоводство. 2013. № 48. С. 174–178.
- Солтанмурадова З.И., Теймуров А.А. Фитогеографический анализ флоры прибрежных экосистем низменного Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2012. № 2. С. 73–79.
- Тайсумов М.А., Астамирова М.А. Сорные растения во флоре г. Грозного и его окрестностей // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: Тез. докл. Всерос. науч. конф. с международ. участием. СПб., 2017. С. 91–93.
- Тайсумов М.А., Исраилова С.А. Анализ флоры антропофитов Чеченской Республики. Грозный: АН ЧР, ЧГПИ, 2013. 140 с.
- Тайсумов М.А., Исраилова С.А., Астамирова М.А., Абдурзакова А.С. Эколого-ценотический анализ антропофитов Чеченской Республики // Вестник КрасГАУ. 2012. № 3. С. 110–113.
- Тайсумов М.А., Омархаджиева Ф.С. Анализ флоры Чеченской Республики. Грозный: Академия наук Чеченской Республики, 2012. 320 с.
- Тайсумов М.А., Умаров М.У., Астамирова М.А. Анализ видов природных и некоторых адвентивных представителей дендрофлоры зелёной зоны г. Грозного // Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2018. Т. 3. № 5 (13). С. 70–80.
- Тайсумов М.А., Умаров М.У., Халидова Х.Л. Флора Чеченской Республики как источник декоративных интродуцентов // Вестник Академии наук Чеченской Республики. 2015. № 2 (27). С. 115–119.
- Терекбаев А.А. Виды семейства молочайных (*Euphorbiaceae* Juss.) в Чеченской Республике // Вестник Чеченского государственного ун-та. 2013. № 1. С. 112–116.
- Терекбаев А.А., Нагаев И.У., Хамурадова А.С., Хусайнов Х.А. Нахождение в Чеченской Республике адвентивных видов, не указанных для региона во «Флоре Северного Кавказа» А.И. Галушко // В сб.: 6 ежегодная итоговая конференция профессорско-преподавательского состава Чеченского государственного университета. Грозный, 2017. С. 188–192.
- Толстикова Т.Н., Еднич Е.М., Куашева Д.А. Представители семейства *Asteraceae* в урбановфлоре Майкопа // В сб.: Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг: Мат. II Международ. научно-практич. конф. Майкоп, 2015. С. 125–130.
- Умаров М.У., Тайсумов М.А., Абдулкахирова А.Х. О флоре окрестностей селения Кенхи Шаройского района Чеченской Республики // Вестник Академии наук Чеченской Республики. 2014. № 4 (25). С. 38–46.
- Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Кодзоева А.М. Адаптация вторичной ксилемы ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) к условиям высотной поясности // Вестник

- Академии наук Чеченской Республики. 2012. № 1 (16). С. 37–43.
- Утенкова С.Н. Сорные растения Пятигорья (Центральное Предкавказье) // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: Мат. I Междунар. науч. конф. СПб., 2011. С. 322–327.
- Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. М.: МГУ, 2022 / Ред. А.П. Серёгин // (<https://plantdepo.msu.ru>). Проверено 20.01.2022.
- Чадаева В.А., Пшегусов Р.Х. Закономерности адвентивизации придорожных сообществ юга Российского Причерноморья // Учёные записки Казанского ГУ. 2021. Т. 163. №. 1. С. 115–136. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2021.1.115-136>.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики): часть вторая // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 96–113. [Chadaeva V.A., Shhagapsoev S.H., Tsepikova N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic): Part II // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 3. P. 269–281. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030056>].
- Чернявская И.В., Еднич Е.М., Толстикова Т.Н. Эколого-физиологические особенности *Acer negundo* L. в условиях предгорий Северо-Западного Кавказа // Образование и наука в современных условиях. 2015. № 2 (3). С. 23–26.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 119–129. [Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic) // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 9. No. 4. P. 384–391. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040124>].
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А. Чёрная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2021. 200 с.
- Tokhtar V., Vinogradova Yu., Notov A., Kurskoy A., Danilova E. Main directions of the study of plant invasions in Russia. Environmental & Socio-economic Studies. 2021. Vol. 9 (4). P. 45–56. <https://doi.org/10.2478/environ-2021-0024>.
- Tuniyev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea coast (Russia) // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2 (4). P. 2–25. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.046>.
- Vinogradova Yu., Tokhtar V., Notov A., Mayorov S., Danilova E. Plant Invasion Research in Russia: Basic Projects and Scientific Fields. Plants. 2021. Vol. 10 (7). 1477. <https://doi.org/10.3390/plants10071477>.

BLACK LIST OF FLORA OF THE CHECHEN REPUBLIC

© 2022 Shkhagapsoev S.Kh.^{a,*}, Chadaeva V.A.^{b,**}, Taysumov M.A.^{c,***},
Shkhagapsoeva K.A.^{a,*}

^a Kabardino-Balkarian State University named after H.M. Berbekov, Nalchik, 360000, Russia;

^b Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences, Nalchik, 360051, Russia;

^c Academy of Sciences of the Chechen Republic, Grozny, 364037, Russia
e-mail: *safarbis@mail.ru; **v_chadayeva@mail.ru; ***musa_taisumov@mail.ru

This article was aimed at the inventory of the invasive flora of the Chechen Republic. The “black list” of the flora of the Chechen Republic has been compiled. According to the recommendations for regional Black Books, 79 species of the “blacklist” were divided into four groups with the assignment of invasive status. Three species are capable of changing the structure and composition of plant communities (status 1). Twelve species disperse actively in natural, semi-natural, and anthropogenic habitats (status 2), and 40 species occur in anthropogenic habitats (status 3). Twenty-four species were classified as potentially invasive (status 4). The article contributes to the accumulation of information about invasive processes in the Caucasus. It can be used for the regional Black Book and comparative analysis of the composition and structure of invasive flora of the Russian Federation regions.

Key words: invasive plants, alien species, black list, Chechen Republic.