

ISSN 1996–1499

2022 №4



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

<i>Ильмаст Н.В., Кучко Я.А.</i> ЗООПЛАНКТОН И ПИТАНИЕ РЯПУШКИ, ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ОЗЕРО ВАШОЗЕРО (БАСЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)	2
<i>Келдыш М.А., Куклина А.Г., Червякова О.Н., Ткаченко О.Б.</i> СОСТАВ И УРОВЕНЬ АДАПТИВНОСТИ ГРИБНЫХ ПАТОГЕНОВ И ВИРУСОВ В ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>LUPINUS POLYPHYLLUS</i> LINDL. (FABACEAE)	10
<i>Письмаркина Е.В., Силаева Т.Б.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ МОРДОВИЯ: СОВРЕМЕННЫЙ СОСТАВ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ ЗА ПОСЛЕДНИЕ ДВА ДЕСЯТИЛЕТИЯ (2000–2020)	20
<i>Рак Н.С., Литвинова С.В.</i> НОВАЯ НАХОДКА <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> ROND. (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) В АРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ	36
<i>Рапопорт И.Б., Горобцова О.Н., Чадаева В.А., Темботов Р.Х., Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Хакунова Е.М.</i> ДИНАМИКА КОМПОНЕНТОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА НА ФОНЕ ГИБЕЛИ САМШИТНИКОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИНВАЗИИ <i>CYDALIMA PERSPECTALIS</i> WALKER (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE)	40
<i>Соколова В.В., Хомутовский М.И., Виноградова Ю.К.</i> ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РАСТЕНИЙ ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ КАВКАЗА В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН	55
<i>Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ ГРЯЗЕВОГО КРАБА <i>DYSPANOPEUS SAYI</i> (S.I. SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ	69
<i>Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Базаров М.И., Тютин В.А.</i> ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ <i>APOPHALLUS MUEHLINGI</i> (JÄGERSKIÖLD, 1899) У СЕГОЛЕТКОВ В ИНВАЗИВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ <i>CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS</i> (NORDMANN, 1840) ИЗ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАСЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)	80
<i>Chubar E.A., Burundukova O.L.</i> DISTRIBUTION, PLANT COMMUNITIES, AND ECOPHYSIOLOGY OF <i>CAKILE EDENTULA</i> (BRASSICACEAE), AN INVASIVE ALIEN SPECIES IN PRIMORYE TERRITORY, RUSSIAN FEDERATION	97
<i>Khachikov E.A., Kazeev K.Sh., Poushkova S.V.</i> THE CYPRESS JEWEL BEETLE <i>LAMPRODILA FESTIVA</i> (LINNAEUS, 1767) (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) – A REAL THREAT TO THE RELICT JUNIPER FORESTS OF THE BLACK SEA COAST OF THE CAUCASUS	101
<i>Sunanda Kodikara K.A., M.Ransara G.B., Madarasinghe S.K., Dissanayake N.P., Abeyasinghe N.K., Prasangika K.D., Dahdouh-Guebas F., Jayatissa L.P.</i> A GROWING THREAT TO TIDAL FORESTS: INCURSION OF MANGROVE ECOSYSTEMS BY INVASIVE ALIEN SPECIES <i>ACACIA AURICULIFORMIS</i> A. CUNN. EX BENTH. (FABACEAE)	102
<i>Seregin S., Popova E.</i> SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF THE ABUNDANCE OF THE BLACK SEA ALIEN SPECIES <i>PSEUDODIAPTOMUS MARINUS</i> SATO, 1913 (COPEPODA, CALANOIDA, PSEUDODIAPTOMIDAE) IN THE CRIMEAN COASTAL WATERS: INFLUENCE OF THE TEMPERATURE FACTOR	106

ЗООПЛАНКТОН И ПИТАНИЕ РЯПУШКИ, ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ОЗЕРО ВАШОЗЕРО (БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

© 2023 Ильмаст Н.В., Кучко Я.А.

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, 185910, Россия
e-mail: ilmast@mail.ru

Поступила в редакцию 07.05.2021. После доработки 06.11.2022. Принята к публикации 04.11.2022

В статье представлены результаты исследований сезонной динамики планктонной фауны озера Вашозеро (южная Карелия) и особенностей питания ряпушки, интродуцированной в водоём из Онежского озера. По уровню количественного развития зоопланктона оз. Вашозеро можно отнести к переходному β-мезотрофному – α-евтрофному типу. Анализ питания ряпушки показывает, что её пищевой рацион на 95% состоит из планктонных ракообразных групп *Cladocera* и *Copepoda*, при этом, имея планктонный тип питания, ряпушка проявляет пластичность к использованию организмов бентоса.

Ключевые слова: водные экосистемы, зоопланктон, питание рыб, ряпушка, интродукция.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-02-09

Введение

Изучение закономерностей формирования и функционирования сообществ гидробионтов в разнотипных водных экосистемах под влиянием как природных (изменения водного режима, температуры), так и антропогенных (чрезмерный промысел, загрязнение, проникновение и вселение чужеродных видов, рыбоводство) факторов является одной из фундаментальных задач гидробиологии [Решетников и др., 1982, 2000; Алимов и др., 2000, 2004; Стерлигова и др., 2002; Дгебуадзе, 2003, 2014; Криксунов и др., 2005, 2010; Павлов, Стриганова, 2005].

В Республике Карелия в течение многих лет проводились акклиматизационные работы, направленные на повышение промысловой продуктивности водоёмов. В ряде случаев интродукция привела к желаемым изменениям в составе рыбной части сообщества, в других попытки вселения новых видов остались без последствий, когда новый вид бесследно исчезал [Кудерский, 2001; Дгебуадзе, 2003; Стерлигова, Ильмаст, 2009; Ильмаст, Стерлигова, 2016].

В проблеме динамики численности рыб особое место занимают исследования вновь формирующихся популяций, анализ их адаптаций к системе уже сложившихся пищевых взаимоотношений в водоёме и изменчивости

основных параметров вида в условиях новой экосистемы [Решетников и др., 1982; Алимов и др., 2000, 2004; Дгебуадзе, 2000; и др.].

На оз. Вашозеро (южная Карелия) рыбоводные работы проводились в 1933–1935 гг., когда в водоём было выпущено 1290 тыс. личинок сунского сига (*Coregonus lavaretus*), 370 тыс. личинок онежской ряпушки (*C. albula*) и 940 тыс. личинок ладожского рипуса (*C. albula*). Положительный эффект от вселения получен только от интродукции ряпушки из Онежского оз.

Целью работы является изучение состояния планктонной фауны и особенностей питания европейской ряпушки, интродуцированной в оз. Вашозеро.

Материалы и методы

Материалом для написания настоящей работы послужили результаты комплексных гидробиологических и ихтиологических исследований на оз. Вашозеро в летне-осенний период 2018–2019 гг. Исследуемый водоём относится к бассейну Онежского оз., расположен в южной части Карелии (62°10' с. ш., 34°27' в. д.). Площадь водной поверхности озера – 5.6 км². Озеро мелководное, наибольшая глубина 12 м, средняя 3 м. Из озера вытекает ручей (Топручей), впадающий в Кондопожскую губу Онежского оз. Воды Вашозера

относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу с минерализацией около 23 мг/л, что соответствует средней величине этого показателя для водоёмов Карелии. Активная реакция воды (рН) слабощелочная – от 7.00 до 7.36. Газовый режим благоприятен для жизни организмов, концентрация кислорода в период исследований находилась в пределах 8.2–10.6 мг/л. Содержание биогенных элементов незначительно, минеральный фосфор отмечался в следовых количествах, концентрация общего фосфора составляла 0.008–0.009 мг/л. Величина общего азота – 0.7–1.1 мг/л; из органических форм азота преобладал аммонийный – до 0.4 мг/л [Новиков, 1959; Imast, Sterligova, 2004]. На озере не ведутся регулярные гидробиологические и ихтиологические исследования, однако в последние годы интерес к данному водоёму вырос в связи с его перспективностью как рыбохозяйственного объекта [Ильмаст, Стерлигова, 2006]. Гидрологическая характеристика водоёма представлена в таблице 1.

За период исследований было отобрано 36 гидробиологических проб на 6 постоянных станциях (рисунок). Пробы обрабатывались по общепринятым методикам гидробиологического мониторинга [Руководство..., 1992]. Для отбора проб применялся батометр Рутнера объёмом 2 л, при этом облавливались все слои воды с интервалом в 1 м с трёхкратной повторностью. Пробы процеживались через планктонную сеть с размером ячеек 0.064 мм с последующей фиксацией 4%-м формалином.

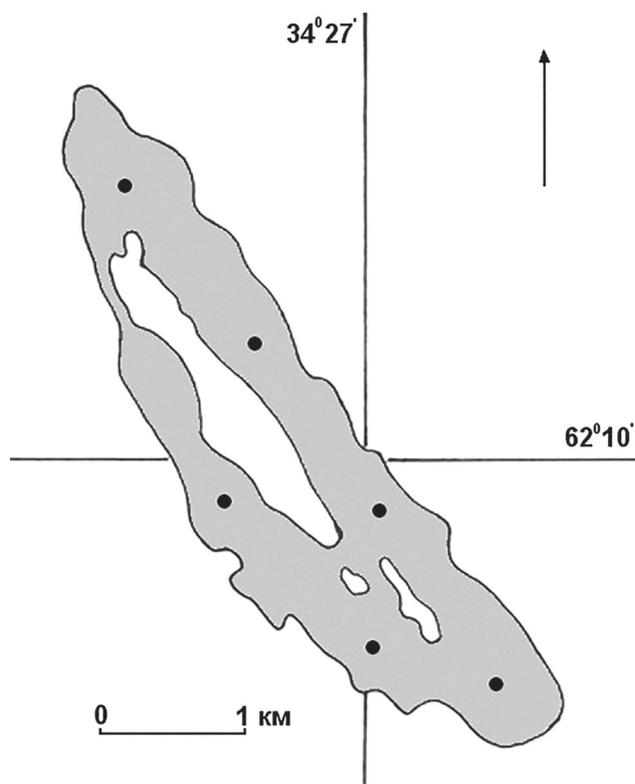


Рис. Карта-схема оз. Вашозеро (точками отмечены станции отбора проб).

Биомасса зоопланктона определялась расчётным методом. Зоопланктон оценивался по видовому составу, численности (N), биомассе (B), индексу Шеннона. Расчёт степени органического загрязнения воды проводился с использованием выявленных в зоопланктоне индикаторных организмов по методу Пантле – Букка в модификации Сладечека с учётом рекомендаций по определению сапробности по зоопланктону для водоёмов Карелии

Таблица 1. Лимнологические показатели оз. Вашозеро

Показатель	Величина
Высота над уровнем моря	114.5 м
Площадь водной поверхности	5.58 км ²
Средняя глубина	3 м
Максимальная глубина	12 м
Прозрачность воды	5 м
рН	7.15
Общая минерализация	23.2 мг/л
Общий фосфор	0.009 мг/л
Общий азот	0.88 мг/л

[Sladeček, 1973; Куликова, 1983]. Трофический статус водоёма оценивался по «шкале трофности» [Китаев, 2007]. При определении низших ракообразных и коловраток использовался ряд руководств [Кутикова, 1970; Radwan et al., 2004; Определитель..., 2010].

Материал по ихтиофауне был собран в летне-осенний период из сетных уловов (сети с ячейкой 15–25 мм). Обработку ихтиологических проб проводили по 2009 г.]. Рыб измеряли, взвешивали, устанавливали пол, степень зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе. Содержание пищеварительных трактов ряпушки анализировали по количественно-весовой методике [Руководство..., 1961; Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974; Решетников, 1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009; Попова, Решетников, 2011].

Результаты и обсуждение

Список планктонных организмов (мезозопланктон), обнаруженных в летне-осенний период 2018–2019 гг. на исследованном водоёме, представлен 28 таксонами рангом ниже рода. С учётом организмов, встреченных в питании ряпушки и ерша, общее число таксонов возрастает до 32 (табл. 2). Из них Rotifera – 5, Cladocera – 22, Соперода – 5 (Calaniformes – 2 и Cyclopiformes – 3). Состав доминирующего комплекса сообщества типичен для водоёмов бассейна Онежского оз. [Куликова, 2007]. Чёткого разделения планктонного комплекса на пелагический и литоральный в Вашозере не наблюдается ввиду его не-

большого размера, малых глубин и высокой перемешиваемости водных масс. Основу летнего зоопланктона составляет ряд эвритопных организмов, широко распространённых в озёрах Карелии – *Holopedium gibberum* (до 47% по биомассе), *Ceriodaphnia quadrangula* (10%), *Bosmina longirostris* (4%), *Leptodora kindtii* (11%). Представители северной фауны (*Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni*) в целом составляют незначительную часть (не более 15% по биомассе). Из копепод наибольшего развития достигает *Mesocyclops oithonoides* (до 40% по численности и 13% по биомассе). Фауна коловраток бедна в качественном и количественном отношении. В её составе отмечаются *Kellicottia longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, относящиеся к бореальному пелагическому планктонному комплексу. Количественные показатели зоопланктона в летний период приведены в таблице 2. Индекс видового разнообразия Шеннона летом колеблется по станциям от 2.0 до 2.4 бит/экз., индекс сапробности Пантле – Букка составил в среднем 1.85–1.92.

В осенний период отмечается обеднение видового состава (табл. 3). В первую очередь из планктона выпадают *Dyaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii*, *Polyphemus pediculus*. Численность *Mesocyclops leuckarti*, являющегося обычным компонентом летнего планктона, уменьшается, и его место занимает более холодолюбивый *Eudiaptomus gracilis* (до 10% от общей биомассы). Удельный вес весло-

Таблица 2. Количественные показатели и соотношение групп зоопланктона Вашозера 2018–2019 гг. (N – численность, тыс. экз/м³; B – биомасса, г/м³)

Группы	N/B	Процентное соотношение
Летний период		
Rotifera	1.62/0.01	3.7/0.3
Cladocera	28.26/3.41	65/95.4
Соперода	13.6/0.154	31.3/4.3
Итого	43.48/3.574	100/100
Осенний период		
Rotifera	3.65/0.07	10.1/5.0
Cladocera	19.9/1.12	55.2/80.6
Соперода	12.5/0.2	34.7/14.4
Итого	36.05/1.39	100/100

Таблица 3. Видовой состав и встречаемость видов зоопланктона оз. Вашозеро

Отряд / Таксон	Лето	Осень
Коловратки Rotifera		
Отряд Saeptiramida		
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	++	+
Отряд Saltiramida		
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+++	+++
Отряд Transversiramida		
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+++	+++
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	++
Отряд Potoramida		
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+++	+++
Ракообразные Crustacea		
Отряд Calaniformes		
<i>Heterocope appendiculata</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+	++
Отряд Cyclopiformes		
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	*	*
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+++	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	++	++
<i>Cyclops strenuus strenuus</i> Fisher, 1851	++	++
Класс Branchiopoda		
Надотряд Cladocera		
Отряд Stenopoda		
<i>Syda crystallina</i> (O.F. Muller, 1776)	++	–
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	++	++
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	+++	++
<i>Diaphanosoma brachiurum</i> (Lievin, 1848)	+++	++
<i>Latona setifera</i> (O.F. Muller, 1776)	+	–
Отряд Anomopoda		
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	++	+
<i>D. longispina</i> (O.F. Muller, 1785)	+	–
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Muller, 1785)	+++	–
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars, 1862	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Muller, 1785)	+	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	+
<i>Alonopsis elongatus</i> (Sars, 1862)	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Muller, 1776)	*	+
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Muller, 1785)	*	+
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	+	–
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Muller, 1776)	+	+
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Muller, 1785)	+++	++
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	+	+
<i>B. (Eubosmina) cf. kessleri</i> Uljanin, 1874	–	+
Отряд Naplopoda		
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+	–
Отряд Onychopoda		
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne, 1776)	+	–
Суммарное число видов	32	22

Примечание: встречаемость: +++ – вид широко распространён >50% проб; ++ – вид обычен (25–50% проб); + – вид редок (<25% проб); * – единичные находки.

ногих в целом возрастает до 14.4%. Доля коловраток заметно увеличивается (до 10% по численности и 5% по биомассе) главным образом за счёт *Asplanchna priodonta*. Несмотря на выпадение из планктонного комплекса теплолюбивых форм, в водоёме сохраняются высокие количественные показатели зоопланктона за счёт эфиппидальных самок кладоцер (*H. gibberum*, *B. longirostris*) и увеличения численности крупных видов коловраток (*Asplanchna*) и веслоногих (*Eudiaptomus*) (см. табл. 3). Индекс видового разнообразия в осенние месяцы составляет в среднем 1.72 бит/экз., индекс сапробности – 1.81.

Относительная изолированность водоёма, чистая вода, хорошие условия откорма и благоприятные условия для размножения послужили основанием для вселения в озеро ценных видов рыб – сига и ряпушки. Положительный эффект от интродукции был получен лишь от вселения ряпушки. В настоящее время ихтиофауна представлена 5 видами рыб. Наиболее многочисленными являются ряпушка, окунь (*Perca fluviatilis*) и

ёрш (*Gymnocephalus cernuus*). Численность щуки (*Esox lucius*) невысока, налим (*Lota lota*) в озере встречается редко (отмечен лишь в питании щуки).

Рачковый зоопланктон является основным пищевым компонентом ряпушки карельских водоёмов. Ряпушка Вашозера была интродуцирована из Онежского озера в 1934 г. Имея раннее наступление половой зрелости (1+), свойственное онежской ряпушке, она проявила в результате приспособления к специфическим условиям водоёма (богатая кормовая база, благоприятный термический и газовый режим) новые положительные свойства: быстрый рост, высокую плодовитость и способность к образованию популяции промышленной численности [Ильмаст, Стерлигова, 2006]. Пробы на питание ряпушки собраны в августе 2018 г. (41 экз.) и сентябре 2019 г. (20 экз.). В уловах преобладали рыбы в возрасте 3+ (80% от общего количества), длиной (*FL*) 15.0–18.0 см и массой 30.0–65.0 г. Средний индекс наполнения желудков в летний период составил 82‰ (колебания 44–151), в

Таблица 4. Состав пищи ряпушки Вашозера (2018–2019 гг.)

Пищевые компоненты	Летний период		Осенний период	
	% по частоте встречаемости	% по весу	% по частоте встречаемости	% по весу
<i>Bosmina longirostris</i>	10.0	0.55	10.0	12.45
<i>B. obtusirostris</i>	4.55	0.05	–	–
<i>Daphnia cristata</i>	14.1	0.15	8.5	10.55
<i>Holopedium gibberum</i>	1.65	0.1	10.0	12.45
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	1.65	0.05	10.0	12.45
<i>Chydorus sphaericus</i>	38.2	21.4	9.0	11.15
<i>Polyphemus pediculus</i>	–	–	3.5	4.35
<i>Leptodora kindtii</i>	10.75	3.55	2.0	2.45
<i>Sida crystalline</i>	11.2	4.5	0.5	0.6
<i>Latona setifera</i>	9.1	3.9	–	–
<i>Eurycercus lamellatus</i>	19.1	60.15	1.5	1.85
<i>Alona quadrangularis</i>	11.2	1.35	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	1.65	0.05	10.0	12.45
<i>Cyclops sp.</i>	33.2	1.7	–	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	6.2	0.2	7.5	9.3
Прочие	73.3	2.25	8.0	9.95

осенний – 41⁰/₀₀₀ (колебания 3–172), соответственно.

По результатам обработки пищеварительных трактов в питании ряпушки Вашозера отмечено 15 видов планктонных ракообразных (12 – *Cladocera* и 3 – *Copepoda*). Анализ данных о качественном и количественном составе пищи и интенсивности питания вашозерской ряпушки позволяет судить об условиях её откорма в летне-осенний период (табл. 4).

Летом основу питания во всех возрастных группах составляют планктонные ракообразные. Отмечены бентосные и мейобентосные организмы (личинки хирономид, имаго насекомых, водяные клещи), которые встречаются часто, но в единичных экземплярах, и заметной роли не играют. Пищевой спектр в этот период отличается наибольшим качественным разнообразием. Из планктонных ракообразных преобладают представители придонного комплекса *Cladocera*, дающие в среднем 96% по весу (*Eurycercus lamellatus* – 60%; *Chydorus sphaericus* – 21% др.). По частоте встречаемости доминируют водяные клещи и личинки хирономид (суммарно 73%), *Chydorus sphaericus* (38%) и *Cyclops sp.* (33%). Возрастные изменения состава пищи незначительны и сводятся к расширению пищевого спектра у старшевозрастных групп за счёт некоторого увеличения доли хирономид, имаго насекомых и детрита.

Ранней осенью спектр питания ряпушки незначительно сужается, что в первую очередь связано с выпадением из планктона ряда теплолюбивых форм *Cladocera*. Основу питания ряпушки в сентябре составляют массовые виды водной толщи – *Holopedium gibberum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti* (см. табл. 4). Доля копепод возрастает в среднем до 21%, в питании они представлены круглогодичными видами *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*. Также увеличивается и удельный вес личинок хирономид и водяных клещей.

Заключение

Таким образом, по уровню количественного развития зоопланктона оз. Вашозера можно отнести к переходному β-мезотрофному – α-эвтрофному типу. Водоём имеет зна-

чительное сходство с небольшими озёрами южной Карелии (оз. Чеденьярви, Пеккольское, группа Миккельских озёр), а также с закрытыми заливами оз. Сямозера [Решетников и др. 1982; Современное состояние..., 1998; Стерлигова и др., 2002]. Индекс сапробности, рассчитанный по численности индикаторных видов в составе зоопланктона, позволяет отнести воды озера к β-мезосапробному типу, по величине индекса видового разнообразия Шеннона зоопланктона оз. Вашозера можно отнести к мезо-эвтрофному типу (значения показателя 1.0–2.0) [Андроникова, 1996].

Анализ питания европейской ряпушки Вашозера показывает, что её пищевой рацион на 95% состоит из планктонных ракообразных групп *Cladocera* и *Copepoda*. Организмы питания можно отнести к трём экологическим группам: эупланктонные виды (*Bosmina*, *Daphnia* и др.), фитофильные прибрежные виды (*Sida*) и мейобентические придонные виды (*Eurycercus*, *Alona*). Из бентофауны в питании ряпушки следует отметить личинок хирономид, подёнок и водяных клещей. В целом, ряпушка Вашозера характеризуется планктонным типом питания, проявляя при этом пластичность к использованию организмов бентоса.

Проведённые исследования показали, что в условиях Вашозера положительный результат получен при интродукции европейской ряпушки, натурализация которой привела к появлению в водоёме нового вида. С вселением ряпушки изменилась структура трофических связей в водоёме. Если раньше в озере преобладал бентосный поток веществ и энергии: бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы, то с появлением облигатного планктофага усилился планктонный путь: планктон – ряпушка – хищные рыбы.

Финансирование работы

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН по теме № 122031700452-3.

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

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2004. 436 с.
- Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по её предотвращению // *Виды-вселенцы в европейских морях России*. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 12–23.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озёрных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // *Виды-вселенцы в европейских морях России*. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // II Междунар. симп. «Инвазии чужеродных видов в Голарктике». Борок, 2003. С. 26–34.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // *Российский журнал биологических инвазий*. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
- Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Итоги вселения сиговых рыб в Вашозеро // *Вопросы ихтиологии*. 2006. Т. 46. № 2. С. 219–223.
- Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Результаты вселения новых видов рыб в озеро Мунозеро (южная Карелия) // *Российский журнал биологических инвазий*. 2016. № 3. С. 39–46.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 390 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. Обеспеченность ресурсами и её роль в развитии инвазионных процессов // *Общая биология*. 2010. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 54 с.
- Кудерский Л.А. Аклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // *Вопросы рыболовства*. 2001. Т. 2. № 1 (5). С. 6–68.
- Куликова Т.П. Рекомендации по определению сапробности с учётом биологических особенностей планктонных организмов Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1983. 6 с.
- Куликова Т.П. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 223 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Новиков П.И. Озеро Вашозеро // *Озёра Карелии (природа, рыбы и рыбное хозяйство)*. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. С. 312–318.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. Т. 1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // *Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами*. Сборник научных статей. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 4–20.
- Попова О.А., Решетников Ю.А. О комплексных индексах при изучении питания рыб // *Вопросы ихтиологии*. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С. Состояние биологического разнообразия и функционирование водных экосистем // *Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии*. Материалы междунар. конф. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 264–270.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 262 с.
- Современное состояние водных объектов республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 188 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Виды вселенцы в водных экосистемах Карелии // *Вопросы ихтиологии*. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. Экосистема Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Ilmast N., Sterligova O. The results of the introduction of coregonid fishes into Vashozero, a lake in southern Karelia // *Ann. Zool. Fennici*. 2004. No. 41. P. 191–194.
- Radwan S., Bielanska-Grajner I., Ejsmont-Karabin J. Wrotki (Rotifera) / S. Radwan (red.). Lodz: Oficyna Wydawnicza Tercja, 2004. 447 p.
- Sladeček V. System of water quality from biological point of view. *Arch. Hydrobiol.* 1973. No. 7. 218 p.

ZOOPLANKTON AND FEEDING OF VENDACE INTRODUCED TO LAKE VASHOZERO, ONEGA LAKE BASIN

© 2023 Ilmast N.V., Kuchko Ya.A.

Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Petrozavodsk, 185910, Russia
e-mail: ilmast@mail.ru

The results of the study of the seasonal dynamics of the planktonic fauna of Lake Vashozero, South Karelia, and the feeding pattern of vendace introduced to this lake from Lake Onega are reported. Lake Vashozero is of β -mesotrophic – α -eutrophic type, as indicated by the abundance of zooplankton. Analysis of the feeding of vendace shows that the various planktonic groups of *Cladocera* and *Copepoda* make up 95% of its food ration. In spite of a planktonic type of feeding, vendace demonstrates flexibility to the use of benthic organisms.

Keywords: aquatic ecosystems, zooplankton, feeding of fish, vendace, introduction.

СОСТАВ И УРОВЕНЬ АДАПТИВНОСТИ ГРИБНЫХ ПАТОГЕНОВ И ВИРУСОВ В ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE)

©2023 Келдыш М.А.*, Куклина А.Г., Червякова О.Н., Ткаченко О.Б.

ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук,
Москва, 127276, Россия
e-mail: *k.marina2009@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2022. После доработки 21.10.2022. Принята к публикации 04.11.2022

В статье представлены экспериментальные данные о видовом составе грибных и вирусных патогенов в условиях вторичного ареала *Lupinus polyphyllus* Lindl. Впервые на *L. polyphyllus* диагностированы *Tobacco mosaic virus*, *Bean yellow mosaic virus*, *Bean common mosaic virus* и *Pea enation mosaic virus*. Обсуждаются вопросы, связанные с особенностями адаптивности вирусов к инвазионным видам растений. Подчеркивается превентивная роль переносчиков (Aphididae) в экспансии вирусов и расширении спектра растений хозяев (восприимчивых видов). Взаимодействие с переносчиками, включая неспецифические их виды, является одним из механизмов адаптивности вирусов, их экспансии в новые регионы и формирование новых патосистем с инвазионными видами растений. Сделан вывод, что на основе анализа трофических связей переносчиков возможен прогноз поиска наиболее эффективных вариантов вредных организмов для биоконтроля *L. polyphyllus*.

Ключевые слова: *Lupinus polyphyllus*, фитовирусы, грибные патогены, переносчики вирусов, адаптивность

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-10-19

Введение

Агрессивные чужеродные виды растений негативно влияют на генетическое разнообразие, динамику и структуру фитоценозов [Виноградова и др., 2014]. Внедрение инвазионных видов растений в экосистемы приводит к негативным экологическим и социально-экономическим, и, в том числе, необратимым последствиям. Подробная их классификация приведена в работах J.M. Jeschke et al. [2014] и T.M. Blackburn et al. [2014]. По числу наиболее агрессивных видов семейство Fabaceae в Европе занимает четвертое место, а в Средней России стоит на пятом месте [Lambdon et al., 2008; Виноградова и др., 2014].

В семействе Fabaceae высокой степенью инвазивности характеризуется североамериканский вид *Lupinus polyphyllus* Lindl., который продолжает захватывать новые регионы. Натурализовавшиеся популяции *L. polyphyllus* известны в 15 странах Европы с XX в. [Valtonen et al., 2006]. *L. polyphyllus* в настоящее время вошёл в список 100 наиболее агрессивных инвазионных видов Се-

веро-западной и Средней России [Notov et al., 2011; Морозова, Виноградова, 2018]. Он стал видом-трансформером в Тверской, Смоленской, Калужской, Брянской, Рязанской, Московской, Нижегородской и Воронежской областях Центральной России, где его инвазионные популяции появились в середине XX столетия и сейчас занимают сельскохозяйственные угодья, распространяясь на площадях до 50 га [Виноградова и др. 2014]. Применение быстродействующих системных глифосатных гербицидов, в частности «Раундапа», с целью сдерживания этих фитоинвазий, приводит к нарушению естественных биоценозов. В ряде зарубежных публикаций просматриваются подходы к возможности использования фитофагов и фитопатогенов для биоконтроля инвазионных видов [Broughton, 2000; Santoyo et al., 2012; Sivasakthi et al., 2014]. В то же время отсутствуют корректные данные об эффективных биоагентах, способных регулировать численность *L. polyphyllus* и других инвазионных видов семейства Fabaceae.

Глубоких, детальных, а тем более системных исследований вредных организмов инвазионных растений и *L. polyphyllus*, в частности, в условиях вторичного ареала не проводилось. Информация исчерпывается в основном констатацией их присутствия на том или ином виде (культуре) вне связи с их биоэкологическими характеристиками и иными свойствами. В отношении вирусных патогенов сведения весьма ограничены. Тем не менее, достаточно полно освещены в литературе вопросы, связанные с видовым составом вирусов на бобовых культурах, имеющих сельскохозяйственное значение.

В рамках данной публикации мы не ставим целью представить полный обзор литературы по вирусным болезням бобовых культур, их конкретных видов. В настоящем материале на примере лишь одного семейства цветковых растений и, в частности, его представителя *L. polyphyllus* затрагиваются проблемы, связанные с распространением вредных организмов и особенностями их взаимодействия с инвазионными видами растений. Акцентируется внимание на особенностях адаптивности вирусов к новым видам растений, роли тлей переносчиков (Aphididae) в этом процессе и возможных биоценологических последствиях, включая биоинвазии.

В этой связи основной целью наших исследований явилось изучение видового состава и уровня адаптивности грибных патогенов и вирусов в инвазионных популяциях *L. polyphyllus*.

Материалы и методы

Объектом исследования являлся инвазионный вид *L. polyphyllus*. Мониторинг фитопатогенов и тлей векторов проводили в течение периодов вегетации 2019–2021 гг. в Истринском, Одинцовском и Егорьевском районах Московской области, а также на территории поселения «Сосенское» г. Москвы. Образцы с фенотипическими признаками патологий регулярно отбирали в соответствии с фазами развития растений и вредных организмов. Для выявления вредных организмов (грибных, вирусных патогенов и фитофагов векторов), их диагностики и идентификации использовали методы, принятые в фитопатологии и энтомологии.

Определение грибов сделано по морфологическим признакам во влажных камерах и в чистых культурах на агаровых средах: Potato Dextrose Agar (PDA), Wort Agar (WA) – (HiMedia, Индия и Czapek-Dox-Agar, Mersk, Германия) по определителям Н.М. Пидопличко [1977], М.В. Горленко [1983] и других с использованием последних данных систематики грибов [Index Fungorum, 2021].

Тестирование на заражённость фитовирусами проводили методом иммуноферментного анализа (ИФА) (DAS-ELISA – двойной антительный сэндвич вариант) [Clark, Adams, 1977; Упадышев и др., 2008] с использованием стандартных наборов (Kit Neogen Europe Ltd.) (UK) в соответствии с протоколом Adgen Phytodiagnosics. Оптическую плотность продукта окисления определяли на анализаторе иммуноферментных реакций АИФР-01 УНИ-ПЛАН ТМ (Россия). При проведении ИФА использовали микроплааты Cooke M29, AP («Dynatech», Швейцария).

Для диагностики сокопереносимых вирусов применяли биологическое тестирование на основе оригинального подбора растений индикаторов.

Контрольное тестирование выполняли методами обратного пассажа и ИФА. При изучении взаимодействия вредных организмов с *L. polyphyllus* использовали методы экспериментального моделирования систем «растение – патоген», «растение – вектор» в лабораторных условиях. Изучение фауны тлей (Aphididae) проводили базовым методом жёлтых чашек Мерике [Шаманин и др., 2017]. Искусственную посадку тлей на растения *L. polyphyllus* осуществляли по оригинальной методике [Помазков, Келдыш, 1979]. Для определения насекомых (Aphididae) использовали морфологические признаки согласно определителям [Holman, 1974; Ивановская, 1977] на фиксированном материале [Шапошников, 1964].

Результаты и обсуждение

Грибные патогены

По литературным данным, на видах рода *Lupinus* зарегистрировано около 20 облигатных и факультативных возбудителей грибной этиологии [Cowling et al., 2006; Boland, Hall,

2009; Мелькумов, 2015]. Согласно данным М.Н. Новикова и др. [2011], у *L. polyphyllus* зафиксированы *Septoria lupini* Hrnk., *Ceratophorum setosum* Kirchn., *Stemphylium sarciniforme* (Cavara) Wiltshire, *Pythium debaryanum* R. Hesse. При этом *L. polyphyllus* относительно устойчив к фузариозному увяданию (*Fusarium oxysporum* f. *lupine* W.C. Snyder & H.N. Hansen) и антракнозу (*Colletotrichum lupini* (Bondar) Nirenberg, Feiler & Hagedorn), по данным Н.М. Корнейчука [2010].

В результате фитосанитарной экспертизы нами в Московском регионе в популяциях *L. polyphyllus* диагностировано 9 грибных патогенов. Доминировали биотроф, вызывающий мучнистую росу *Erysiphe communis* Grev. f. *lupini* Roum. и вызывающий бурую пятнистость *Pleiochaeta setosa* Kirchn., инфекция которого может сохраняться в почве, где гриб поражает и корни растений; а также широко специализированный некротрофный гриб *Botrytis cinerea* Fr., возбудитель серой гнили и особо опасный при влажной погоде. Во второй половине вегетационного периода эпизодически отмечали вид *Phyllosticta lupinocola* Roth., приводящий к образованию тёмно-серой краевой пятнистости листьев; впоследствии пятна сливались, а листья отмирали. Обнаружены широко специализированные грибы, такие как почвенный патоген *Fusarium oxysporum* Schl.; как и другие патогенные грибы этого рода, а также грибоподобные организмы рода *Pythium*, они могут накапливаться в почве, и при благоприятных для их развития условиях, особенно высокой влажности, вызывать корневую гниль. Виды *Fusarium*, проникая в растение, закупоривают проводящие пучки и вызывают фузариозное увядание. Серьёзный вред может причинять и широко специализированный патоген *Sclerotinia sclerotium* (Lib.) De Bary, распространяющийся аскоспорами и сохраняющийся на почве в виде склероциев, которые весной продуцируют половую стадию – апотеции. Относительно редко регистрировали биотрофы, вызывающие ржавчину люпина *Uromyces lupinicola* Bubak. и *U. renovates* P. Syd. et Syd., последние не превалируют в патосистемах *L. polyphyllus*, то есть находятся на начальном этапе адаптации.

Вирусные патогены

В тестируемых инвазионных популяциях *L. polyphyllus* нами зарегистрированы разнообразные симптомы, характерные для фенотипического проявления заболеваний вирусной этиологии: некротическая, хлоротическая, кольцевая пятнистости, линейный узор, мозаика, крапчатость, узколистность, деформация листьев. Симптомы варьировали в зависимости от стадии развития растений, патогенов, условий среды. На основе вирусологической экспертизы диагностированы вирусы – *Tobacco mosaic*, *Cucumber mosaic*, *Bean yellow mosaic*, *Bean common mosaic*, *Pea enation mosaic*.

Tobacco mosaic tobamovirus (TMV) – вирус табачной мозаики. Это один из самых распространённых вирусов, с которым связано начало развития вирусологии как науки. Вирус отличается высокой контагиозностью и стабильностью, он может сохраняться до нескольких лет в экстрактах и сухих растениях и накапливаться в растениях до высокой концентрации [Гнутова, 2009]. Точка термической инактивации (ТТИ) от 80 °C до 95 °C и выше, предельное разведение сока (ПРС) 10⁻⁶–10⁻¹⁰. Вирионы TMV представлены жёсткими палочками длиной 300 нм и шириной 18 нм. Капсид вириона представлен 2130 идентичными белковыми субъединицами, упакованными в виде спирали, шаг которой составляет 2.3 нм. Белковая субъединица состоит из 158 аминокислот. Одноцепочечная РНК имеет молекулярную массу (М.м.) 2.05 мДа. TMV передаётся при контакте, вегетативном размножении, через почву, семенами, прививками, не распространяется насекомыми и пылью. В зависимости от вида поражаемого растения и штамма вируса вызывает различные симптомы системного или локального типов. Распространён повсеместно, имеет широкий круг растений-хозяев.

Cucumber mosaic cucumovirus (CMV) – вирус огуречной мозаики. Вирус изометрической формы, диаметром 28–30 нм. Оболочка вируса состоит из 32 субъединиц одного полипептида. ТТИ 55–70 °C, период сохранения инфекционности (ПСИ) – 1–10 суток. М.м. белка оболочки составляет 24.2 мДа. Геном

вируса представлен тремя молекулами одноцепочечной РНК с М.м. 1.35; 1.16; 0.85 мДа. Характерной особенностью вируса является наличие сателлитных РНК. Белок оболочки CMV состоит из 218 аминокислот. В природе, как и другие вирусы, он существует в виде различных штаммов, имеет один из самых широких спектров растений-хозяев. Вирус отличается значительной лабильностью, чувствителен к нейтральным солям и детергентам. Не передаётся семенами, за исключением бобовых изолятов; распространяется механически, с посадочным материалом и неперсистентно посредством представителей Aphididae. Тлей векторов известно более 75 видов [Roossinch, 2001]. Широко распространён во всем мире и имеет широкий спектр поражаемых видов растений.

Bean yellow mosaic potyvirus (BYMV) – вирус жёлтой мозаики фасоли. Вирионы BYMV имеют форму гибких нитей размером 700–750 нм × 11–13 нм, структурный белок вируса с М.м. 33–35 мДа. ТТИ – 55–70 °С, ПРС – 10^{-3} – 10^{-4} , ПСИ – 1–7 суток. Геном состоит из одноцепочечной (+) РНК, размер генома 10 000 пар нуклеотидов (п.н.), в состав вирусной частицы входят неструктурные и структурные белки. Вирус имеет широкий круг растений-хозяев в пределах более 10 семейств цветковых растений, представлен большим числом различных штаммов и изолятов. Вирус легко передаётся механически, возможна передача семенами, в первую очередь бобовых растений. Распространяется неперсистентным способом различными видами тлей (Aphididae).

Bean common mosaic potyvirus (BCMV) – вирус обыкновенной мозаики фасоли. Вирус является одним из типичных представителей рода Poty. Вирионы представлены гибкими нитями длиной 847–886 нм и шириной 12–15 нм; содержат 5% нуклеиновой кислоты и 95% белка. В состав вирионов входит один полипептид с М.м. 32–35 кДа и одноцепочечная (+) РНК. ТТИ составляет 50–65 °С, ПРС – 10^{-3} – 10^{-4} , ПСИ – 1–4 суток. Вирус передаётся механически и неперсистентно различными видами тлей. Для патогена характерна семенная передача, которая может достигать 30–50% в зависимости от вида растения.

Pea enation mosaic virus (PEMV) – вирус деформирующей мозаики гороха вызывается комплексом двух вирусов PEMV-1 и PEMV-2 [Makkouk, Pappu, 2012]. PEMV-1 относится к семейству Luteoviridae, роду Enamovirus; PEMV-2 – семейству Tombusviridae, роду Umbravirus. Первый обеспечивает инфицирование растений и системное распространение патогена, а второй отвечает за сборку капсида. PEMV-1 передаётся механически, распространяется тлями по персистентному типу, способен размножаться в протопластах, его свойства зависят от ко-инфекции PEMV-2. Вирионы PEMV-1 имеют 25 нм в диаметре, капсид икосаэдрической симметрии и состоит из 120 белковых мономеров. Вирионы содержат 28% нуклеиновой кислоты; 72% белка. Геном представлен двумя одноцепочечными РНК. PEMV-2 не имеет своего капсида, геном представлен одноцепочечной (+) РНК. Фактически PEMV представляет симбиоз двух вирусов PEMV-1 и PEMV-2, принадлежащих к разным родам.

Как правило, на растениях фиксировали комплексную инфекцию вирусов в различных сочетаниях, что естественно оказывало влияние на характер и интенсивность проявления внешних признаков. Выявленные на *L. polyphyllus* вирусы поражают широкий спектр растений (за исключением Pea enation mosaic), и, в том числе, экономически значимые культуры (рис. 1 А–F). Симптомы вирусов варьируют в зависимости от вида поражаемого растения, штамма вируса, фазы заражения и наличия сопутствующих патогенов.

Согласно данным Международного комитета по таксономии вирусов – International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) [International Committee..., 2021], на *Lupinus* известны только два специфических вируса – Lupin leaf curl Begomovirus и Lupin yellow vein Nucleorabdovirus. Основными поражаемыми видами являются соответственно: *L. albus* L., *L. cosentinii* Guss, *L. angustifolius* L., *L. luteus* L., *L. hartwegii* W. и *L. polyphyllus* × *L. arboreus* Sims., для которого последний строго специфичен.

Нами ранее на растениях *L. polyphyllus*, ошибочно отнесенным к *L. regalis* с сим-



A



B



C



D



E



F

Рис. 1. Поражение *Lupinus polyphyllus* фитопатогенами: А – мучнистая роса возб. *Erysiphe communis* f. *lupini*. В – филлостиктоз возб. *Phyllosticta lupinocola*. С – смешанная инфекция Tobacco mosaic virus и Bean yellow mosaic virus. D – комплексная инфекция Cucumber mosaic virus и Tobacco mosaic virus. E – комплексная инфекция Tobacco mosaic virus и Pea enation mosaic virus. F – смешанная инфекция Tobacco mosaic virus и *Phyllosticta lupinocola*.

птомами мозаики и коричневой пятнистости были диагностированы вирусы жёлтой мозаики фасоли (BYMV) и стрика табака (Tobacco streak virus) [Келдыш, Червякова, 2017a]. Показано также, что виды *L. albus* и *L. angustifolius* восприимчивы к вирусу мозаики сои (SMV). В качестве носителей вирусов отмечены и другие виды люпина, так из *L. termis* выделен вирус мозаики гороха (PMV), *L. albus* – вирус мозаики сои (SMV), а из *L. polyphyllus* – вирус огуречной мозаики (CMV) [Plant Virus..., 2021].

Вместе с тем, из проведённого нами анализа литературных данных [International Committee..., 2021] следует, что в целом виды люпина восприимчивы к 26 вирусам 9 родов (2 из них в полной мере не классифицированы). 10 передаются механическим путём, при контакте, 7 распространяются семенами, 3 – через пыльцу, 18 – насекомыми. Подавляющее большинство 15 – представителями Aphididae, 3 – Chrysomelidae, 1 – Aleyrodidae и 1 – посредством Dorylamidae. В основном это полигостальные возбудители различного таксономического ранга с широким спектром растений хозяев, но различающиеся по своей вирулентности, контагиозности, особенностям циркуляции в различных экологических системах.

Если обратиться к анализу биоразнообразия вирусов, в целом поражающих растения в пределах семейства Fabaceae, становится очевидным наличие аналогичных закономерностей, но более широкого масштаба. Это большее количество видов переносчиков (дополнительно представителей Cicadinea и Chytridiales); вирусов 14 родов, преимущественно полигостальных; строго специфичных по отношению к одному виду (культуре) на современном этапе развития науки известно всего 9–10. При этом дифференциация по восприимчивости к отдельным вирусным патогенам зарегистрирована на уровне видов, культур и сортов бобовых растений.

Имеющийся к настоящему времени фактический материал даёт основание полагать, что в целом процессы адаптации патогенов и вредителей к инвазионным растениям в зонах их натурализации обусловлены регуляторными механизмами различного уровня.

К комплексу факторов, определяющих эти процессы, относятся типы экосистем, наличие источников инфекции, экологические условия, действие антропогенных составляющих, наличие таких биоагентов как паразиты, хищники, антагонисты, напряжённость конкурентных отношений с другими вредными организмами; наличие (или отсутствие) в составе флоры растений, систематически близких инвазионным и сходных по морфологическим и физиологическим свойствам.

Характер распространения вирусов определяется их биоэкологическими параметрами, способами передачи, типом циркуляции, особенностями взаимоотношений компонентов комплексных инфекций. Так, например, возникающие синергетические вирусные заболевания при взаимодействии двух и более вирусов в одном хозяине, при усилении репродукции одного из компонентов часто характеризуются более суровыми фенотипическими признаками. При этом супрессорная активность одного из вирусов способна оказывать комплементирующее воздействие на иные вирусы, входящие в вирусный комплекс, и позволяет заражать растения всем конгломератом вирусов. Уровень супрессорной активности может варьировать даже среди изолятов одного и того же вида. Наиболее эффективной стратегией, выработанной фитовирусами в ходе эволюции и позволяющей им преодолевать действие РНК-интерференции, является блокирование генетического сайленсинга посредством специфических белков – супрессоров РНК-интерференции. Специфические белки, экспрессируемые вирусом, обладают помимо иных свойств эффективной способностью противостоять защитной системе, или вовсе подавлять фитоиммунитет растения-хозяина в ходе инфицирования [Scholthof, 2005].

Видовой и внутривидовой состав вредных организмов и вирусов, в частности, не остаётся константным, а постоянно трансформируется, наблюдаются изменение соотношения и структуры популяций, смена доминирующих видов, появление и адаптация новых вариантов [Келдыш и др., 2011; Келдыш, Червякова, 2013]. Так, только на представителях бобовых растений идентифицировано за послед-

ние годы 14 новых видов вирусов семейств Alfatasellitidae, Secoviridae, Deltaflexiviridae и Alfaflexiviridae [Plant Virus..., 2021]. Вирусы различаются по уровню специфичности и вирулентности, а круг растений-хозяев целого ряда из них далеко не исчерпывается представителями семейства Fabaceae. С другой стороны, на последних широко распространены полигостальные вирусные патогены и, в том числе, специфичные для других видов растений.

При анализе особенностей распространения вирусных инфекций необходимо учитывать характер взаимоотношений между их переносчиками, растениями-хозяевами и самим вирусом. Очевидно, состояние популяций в системе «вирус – переносчик – растение» изменяется во времени в зависимости от благоприятствующих или ограничивающих их развитие различных факторов. Иными словами, трансформация биологических возможностей и свойств возбудителей и их переносчиков оказывает влияние на характер циркуляции инфекции, приводит к перераспределению соотношения популяций, их ареалов, уровня доминирования в ценозах и формированию новых патосистем [Келдыш и др., 1999; Келдыш, Червякова, 2013].

Переносчики вирусов

Переносчики являются одним из значимых факторов адаптивности вирусов и, в том числе, к инвазионным растениям [Keldish et al., 1998; Келдыш, Червякова, 2017б; Червякова, Келдыш, 2020]. Наиболее активной группой в силу своей высокой репродуктивности являются представители Aphididae. Именно энтомофильные вирусы получают преференции при освоении новых растений-хозяев. Полифагия векторов обеспечивает вирусам не только возможность экспансии для расширения ареала при инфицировании восприимчивых растений, но и создаёт условия для возникновения комплексных поражений, суммарное действие которых в ряде случаев способствует преодолению устойчивости хозяина.

В качестве наиболее массовых и распространённых видов Aphididae в популяциях *L. polyphyllus* нами отмечены *Aphis fabae* Scop.,

A. craccivora Koch., *Acyrtosiphon pisum* Harr., *Macrosiphum euphorbiae* Thom., *Myzus persicae* Sulz., которые составляют 50–70% в сборах. В составе фауны тлей представлены и виды (*Aulacortum solani* Kalt., *Macrosiphum avena* T., *Aphis nasturtii* Kalt., *A. cracca* L., *A. gossypii* Glov., *Brachycaudus cardui* L., *Amphorophora rubi* Kalt., *Myzus ornatus* Laing.), приуроченные к древесным растениям, а также неспецифичные для бобовых и иных травянистых растений.

Потенциальные возможности переносчиков выявляются при искусственных подсадках в контролируемых условиях на несвойственные растения. В результате проведённых нами экспериментов между видами тлей и образцами растений *L. polyphyllus* выявлен различный уровень их взаимоотношений. Установлены восприимчивые (сохранилось исходное количество особей или в результате размножения их число возросло), заселяемые (сохранилось менее 10 особей), устойчивые (сохранилось менее 5 особей) и иммунные (не сохранилось ни одной особи) виды. Анализ полученных результатов обнаруживает при этом ярко выраженную избирательность на видовом уровне. Выживаемость тлей на разных генотипах *L. polyphyllus* значительно колебалась, однако практически все тестируемые образцы можно рассматривать в качестве их кормового субстрата, а при наличии источников инфекции и её носителями. Более того, искусственная подсадка неспецифических векторов *Acyrtosiphon caragana* Shol., *Rhopalosiphum padi* Kalt., *Myzus cerasi* F., *M. ornatus*, *Macrosiphum euphorbiae* показала, что они могут питаться на *L. polyphyllus* в течение периода, достаточного для инфицирования BYMV, CMV и BCMV. Виды *Aphis craccivora*, *A. cracca*, *A. fabae*, *Myzus persicae*, *Acyrtosiphon pisum* также сохранялись на растениях в течение периода, достаточного для приобретения функции вирофорности по неперсистентному типу. Таким образом, инфицирование *L. polyphyllus* может происходить от самых разнообразных носителей (источников инфекции) посредством не только специфических переносчиков, но и мигрирующих стадий различных видов тлей. Об этом наглядно свидетельствует рис. 2, на ко-

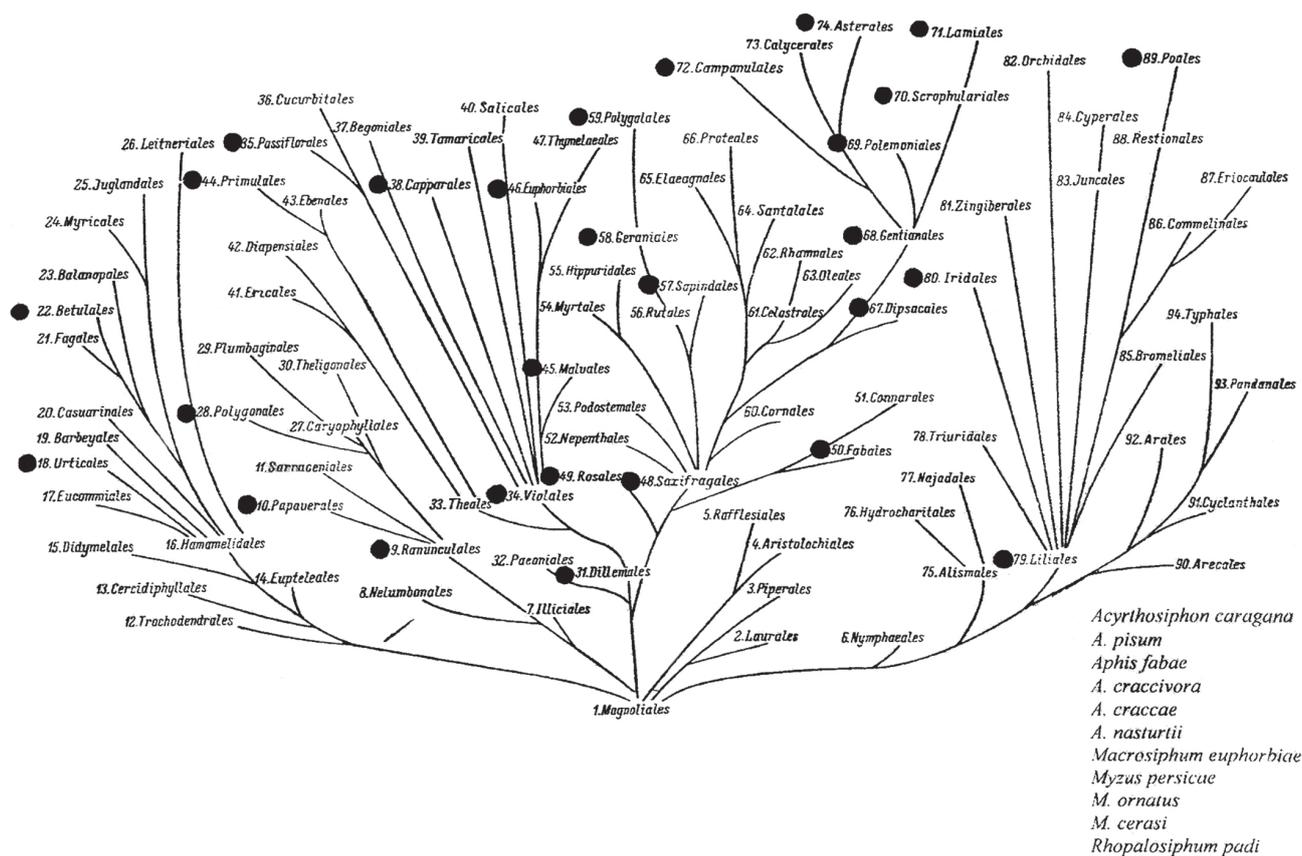


Рис. 2. Диапазон источников инфицирования *Lupinus polyphyllus* вирусами посредством представителей Aphididae [Схема вероятных филогенетических взаимоотношений порядков цветковых растений по Тахтаджяну, 1966, с изменениями].

тором представлен спектр источников инфицирования *L. polyphyllus* посредством 11 видов мигрирующих представителей Aphididae, основные и промежуточные кормовые растения которых зарегистрированы в пределах 28 порядков цветковых растений.

Следует подчеркнуть, что экологические последствия, вызываемые инвазионными видами, весьма многогранны, и составляющая, связанная с переносом сопутствующих им вредных организмов, в том числе новых для регионов, не исчерпывает их негативной роли.

Заключение

Инвазионные виды при интеграции в природные и антропогенные экосистемы вовлекаются в процесс циркуляции в качестве новых восприимчивых видов, несвойственных хозяев и носителей опасных и доминирующих инфекций, тем самым увеличивая возможность заражения и их распространения. Грибные патогены, являясь компонентами

комплексных инфекций, вовлекаются в данный процесс. Таким образом, инвазионная растительная компонента экосистем является одним из триггеров формирования инфекционного потенциала, обуславливающим изменения их фитосанитарного состояния и устойчивости.

На основе анализа трофических связей специфических и несвойственных переносчиков возможен прогноз процессов адаптивности к *L. polyphyllus* различных вирусных патогенов, их экспансии в новые регионы и возможности поиска и отбора наиболее эффективных вариантов для биоконтроля.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Государственного задания ГБС РАН № ААА-А-А19-119080590035-9.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды растений семейства бобовых Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Гнутова Р.В. Таксономия вирусов растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 467 с.
- Горленко М.В. Мучнисторосяные грибы Московской области. Семейство Erysiphaceae. М.: Московский Университет (МГУ), 1983. 72 с.
- Ивановская О.И. Тли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1977. Ч. 1. 272 с.
- Келдыш М.А., Помазков Ю.И., Червякова О.Н. Направление адаптаций и развитие новых патосистем «вирус – переносчик – хозяин» // Сб.: Взаимодействие паразита и хозяина. М.: Ин-т паразитологии РАН, 1999. С. 31–39.
- Келдыш М.А., Помазков Ю.И., Червякова О.Н. Вариативность вирусов в экосистемах. Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования // Мат. Всерос. науч. конф. с межд. участ. М., 2011. С. 256–261.
- Келдыш М.А., Червякова О.Н. Особенности распространения и адаптивности вирусов в экосистемах древесных растений // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. 2013. Вып. 2. С. 46–54.
- Келдыш М.А., Червякова О.Н. Распространение вредных организмов на инвазионных видах растений // Бюл. ГБС. 2017а. Т. 203. № 2. С. 49–54.
- Келдыш М.А., Червякова О.Н. К вопросу о трансформации ареалов вредных организмов // Бюл. ГБС. 2017б. Вып. 203. № 4. С. 42–47.
- Корнейчук Н.М. Грибные болезни люпинов. Киев: Колобиг, 2010. 376 с.
- Мелькумов Г.М. Гербарий микромицетов кафедры ботаники и микологии Воронежского государственного университета // Микология и фитопатология. 2015. Вып. 49. № 1. С. 56–62.
- Морозова О.В., Виноградова Ю.К. *Lupinus polyphyllus* – Люпин многолистный // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуазде, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 178–187.
- Новиков М.Н., Тысленко А.М., Еськов А.И. Многолетний люпин в Нечернозёмной зоне России. Владимир: ВНИИОУ, 2011. 13 с.
- Пидопличко Н.М. Грибы – паразиты культурных растений: Определитель. Киев: Наукова Думка, 1977. Т. 1. 296 с.
- Помазков Ю.И., Келдыш М.А. Методические указания по оценке устойчивости плодовых и ягодных культур к вирусным и микоплазменным заболеваниям. М., 1979. 16 с.
- Тахтаджян А.Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Упадышев М.Т., Мельникова Н.Н., Петрова А.Д., Суркова О.Ю., Метлицкая К.В., Походенко П.А., Саунина И.И. Диагностика вирусов семечковых и косточковых культур методами ИФА и ПЦР. М.: ВСТИСП, 2008. 35с.
- Червякова О.Н., Келдыш М.А. К вопросу о фитосанитарной ситуации в гетерогенной экосистеме травянистых декоративных многолетников в ГБС РАН (вирусные и грибные патогены) // Бюл. ГБС. 2020. Вып. 206. № 4. С. 60–67.
- Шаманин А.А., Корелина В.А., Попова Л.А., Берин М.Н. Изучение видового состава тлей-переносчиков вирусов на посадках картофеля в Архангельской области // Вестник защиты растений. 2017. Т. 4 (94). С. 63–68.
- Шапошников Г.Х. Подотряд Aphididae – тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.: Наука, 1964. Т. 1. С. 489–616.
- Blackburn T.M., Essl F., Hulme Ph., Jeschke J.M., Kuhn I., Kumschick S., Markova Z., Mrugala A., Netwig W., Pergl J., Pysek P., Rabitsch W., Riccardi A., Rihardson D.M., Sendek A., Vila M., Wilson J.R.U., Winter M., Genovesi P., Bacher S. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude on their Environmental Impacts // PLOS Biology. 2014. Vol. 12. No. 5. P. 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850>.
- Boland C.J., Hall R. Index of plant hosts of *Sclerotinia sclerotiorum* // Canadian Journal Plant Pathology. 2009. Vol. 16. Iss. 2. P. 93–108. <https://doi.org/10.1080/07060669409500766>
- Broughton S. Review and Evaluation of Lantana Biocontrol Programs // Biological Control. 2000. Vol. 17. Iss. 3. P. 272–286. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0793>
- Clark M.F., Adams A.M. Characteristics of the microplate method of enzyme-linked immunosorbent assay for the detection of plant viruses // Journal of General Virology. 1977. Vol. 34. Iss. 2. P. 475–483. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-34-3-475>
- Cowling W.A., Sweetingham M.W., Diepeveen D., Cullis B.R. Heritability of resistance to brown spot and root rot of narrow-leaved lupins caused by *Pleiochaeta setosa* (Kirchn) Hunge in field experiments // Plant Breeding. 2006. Vol. 116. No. 4. P. 341–345. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1997.tb01009.x>
- Holman Ja. Los afidos de Cuba. Instituto Cubano del Libro, la Habana, 1974. P. 304.
- Index Fungorum (electronic database) // (<https://www.indexfungorum.org>). Accessed on September 30, 2021.
- International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) (electronic database) // (<https://www.ictvonline.org/virustaxonomy.asp>). Accessed on September 30, 2021.
- Jeschke J.M., Bacher S., Blackburn T.M., Dick J.T.A., Essl F., Evans T., Gaertner M., Hulme Ph., Kuhn I., Mrugala A., Pergl J., Pysek P., Rabitsch W., Riccardi A., Rihardson D.M., Sendek A., Vila M., Winter M., Kumschick S. Defining the Impact of Non-Native Species // Conservation Biology. 2014. Vol. 28. No. 25. P. 1188–1194. <https://doi.org/10.1111/cobi.12299>.

- Keldish M., Pomazkov Y., Arushanova E., Chervyakova O. Vectors as a factor in widening host range for viruses of fruit trees and small fruit crops (some factors of virus epidemiology) // *Acta Horticulturae*. 1998. No. 472 (1). P. 147–153.
- Lambdon P.W., Pysek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarosik V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kuhn I., Marchante H., Perglova I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph. Alien flora of Europa: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Makkouk K., Pappu H. Chapter 11 – Virus Diseases of Peas, Beans, and Faba Bean in the Mediterranean Region // *Advances in Virus Research*. 2012. Vol. 84. P. 367–402. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394314-9.00011-7>
- Notov A.A., Vinogradova Yu. K., Mayorov S.R. On the problem of development and management of regional black books // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. No. 1. P. 35–45. <https://doi.org/10.1134/S207511711010061>
- Plant Virus (electronic database) // (<https://web.archive.org>). Accessed on July 27, 2021.
- Roossinck M.J. Cucumber mosaic virus, a model for RNA virus evolution // *Molecular Plant Pathology*. 2001. Vol. 2. No. 2. P. 59–63. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2001.00058.x>
- Santoyo G., Orozco-Mossqueda M.C., Govindappa M. Mechanisms of biocontrol and plant growth-promoting activity in soil bacterial species of *Bacillus* and *Pseudomonas*: a review // *Journal Biocontrol Science and Technology*. 2012. Vol. 22 (8). P. 855–872. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.694413>
- Scholthof H.B. Plant virus transport: motions of functional equivalence // *Trends in Plant Science*. 2005. 10 (8). P. 376–382. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.002>
- Sivasakthi S., Usharani G., Saranraj P. Biocontrol potentiality of plant growth promoting bacteria (PGPR) – *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis*: a review // *African Journal of Agricultural Research*. 2014. Vol. 9 (16). P. 1265–1277. <https://doi.org/10.5897/AJAR2013.7914>
- Valtonen A., Jantunen Y., Saarinen K. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 133 (3). P. 389–396. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.015>

COMPOSITION AND LEVEL OF ADAPTABILITY OF FUNGAL PATHOGENS AND VIRUSES IN INVASIVE POPULATIONS OF *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE)

©2023 Keldysh M.A.*, Kuklina A.G., Chervyakova O.N., Tkachenko O.B.

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russia
e-mail: *k.marina2009@mail.ru

The article presents experimental data on the species composition of fungal and viral pathogens in the conditions of the secondary range of *Lupinus polyphyllus*. Tobacco mosaic virus, Bean yellow mosaic virus, Bean common mosaic virus and Pea enation mosaic virus were diagnosed on *Lupinus polyphyllus* for the first time. The issues related to the peculiarities of the adaptability of viruses to invasive plant species are discussed. The preventive role of vectors (*Aphididae*) in the expansion of pathogens and the widening of the spectrum of host plants (susceptible species) is emphasized. Interaction with vectors, including their non-specific species, is one of the mechanisms of virus adaptability, their expansion into new regions and the formation of new pathosystems with invasive plant species. It is concluded that based on the analysis of trophic connections of vectors, it is possible to prognosticate the search for the most effective variants of harmful organisms for the biocontrol of *L. polyphyllus*.

Keywords: *Lupinus polyphyllus*, phytoviruses, fungal pathogen, vectors of viruses, adaptability.

ЧУЖЕРОДНЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ МОРДОВИЯ: СОВРЕМЕННЫЙ СОСТАВ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ ЗА ПОСЛЕДНИЕ ДВА ДЕСЯТИЛЕТИЯ (2000–2020)

© 2022 Письмаркина Е.В.^{a,*}, Силаева Т.Б.^{b,**}

^a Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, 620144, Россия

^b Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, г. Саранск, 430005, Россия

e-mail: *elena_pismar79@mail.ru; **tbsilaeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.12.2021. После доработки 07.08.2022. Принята к публикации 20.11.2022

Первая инвентаризация чужеродной флоры Республики Мордовия проведена в 2000 г. В статье приводятся сведения об изменениях в видовом составе, таксономической и типологической структурах чужеродной флоры региона, произошедшие за 20 лет. Зафиксировано обогащение флоры новыми видами, преимущественно за счёт видов, уходящих из культуры. Отмечено повышение роли транспортных путей в расселении чужеродных видов. Среди природных местообитаний относительную стабильность в заселении новыми чужеродными видами сохраняют фрагменты луговых степей, водоёмы и болота. Проведён анализ видовых списков 2000 и 2020 гг. на предмет изменения видами степени натурализации. Приводятся соответствующие примеры.

Ключевые слова: динамика флоры, Республика Мордовия, степень натурализации, фитоинвазии, фиторазнообразие, чужеродная флора, чужеродные виды.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-20-35

Введение

Состав флоры сосудистых растений любого региона со временем изменяется. Причинами изменений в видовом разнообразии сосудистых растений в пределах того или иного выдела могут быть как естественные (обусловленные изменениями компонентов окружающей среды), так и антропогенные (обусловленные деятельностью людей). Одним из следствий деятельности людей является проникновение во флору чужеродных видов. Изучение чужеродных флор – одно из актуальных направлений современной фитогеографии, соответствующие работы проводятся в разных странах и регионах мира [Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Виноградова и др., 2010; Pyšek et al., 2010; Кожевников, Кожевникова, 2014; Nikolín, 2014; Abramova et al., 2017; Morozova, 2018; Морозова, Жмылев, 2020; Vinogradova et al., 2020; Wasowicz et al., 2020; Morozova, Tishkov, 2021].

Накопление сведений о чужеродной флоре в любом регионе обычно начинается с флористических работ. Республика Мордовия

не стала исключением. Первые литературные сведения по растениям региона мы находим в работе Палласа [1773]. Специальные исследования видового состава сосудистых растений в Республике Мордовия начинаются в конце XIX в. В конце XIX – первой половине XX в. они связаны с именами Д.И. Литвинова, К.А. Космовского, А.Н. Краснова, И.И. Спрыгина, М.Г. Попова, П.А. Смирнова, А.П. Шенникова, В.В. Алёхина, М.И. Назарова, Н.И. Кузнецова, К.Г. Малютина, Н.П. Кухальской, Б.Е. Смирнова. С 1980-х гг. работы по исследованию фиторазнообразия региона активизировались. В эти годы в республике работали В.Н. Тихомиров, В.С. Новиков, В.В. Никитин, С.Р. Майоров, В.К. Левин, И.С. и Л.В. Терёшкины, В.Р. Филин [Силаева и др., 2010]. Первое обобщение сведений по чужеродной флоре Мордовии в границах региона сделал Н.А. Бармин [2000]. Дополненную и обновлённую информацию по чужеродным видам региона содержит монография «Сосудистые растения Республики Мордовия» [Силаева и др., 2010]. Между 2010 и 2020 гг. было опубликовано две статьи по чужеродным флорам

бассейнов рек Суры [Silaeva, 2011] и Мокши [Silaeva, Ageeva, 2016], в границах которых расположена территория Мордовии.

В 2020 г. для мордовской фитогеографии было две круглых даты: 20 лет от специальной инвентаризации чужеродной флоры [Бармин, 2000] и 10 лет с последней инвентаризации региональной флоры [Силаева и др., 2010]. По этим причинам мы сравнили данные по чужеродной флоре региона за два десятилетия – с 2000 по 2020 г.

Цель данной работы – выявить изменения в составе и структуре чужеродной флоры Республики Мордовия, произошедшие с 2000 по 2020 г.

Объект и территория исследований

В группу чужеродной флоры мы включаем все виды растений, которые попали на изучаемую территорию в результате хозяйственной деятельности человека, в том числе культивируемые специально, но отмечаемые вне мест культуры [Баранова и др., 2018]. Растения, саморасселившиеся по причинам, отличным от антропогенных (например, в результате изменений климата), нами не учитывались.

Республика Мордовия расположена на востоке Восточно-Европейской равнины (рис. 1), в междуречье Мокши и Суры (бассейн Средней Волги).

Регион занимает площадь 26.1 тыс. км². Западные районы республики находятся преимущественно на восточной окраине Окско-Донских низин, восточные – на северо-западных окраинах Приволжской возвышенности.

Территория Мордовии расположена на стыке смешанных и широколиственных лесов и лесостепи. Сосново-широколиственные леса распространены на западе и северо-западе региона на дерново-подзолистых почвах, широколиственные леса из *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. встречаются небольшими массивами на западе, в центральной и восточной частях на серых лесных почвах. Большая часть лесов вырублена ещё в конце XIX столетия, на их месте распространены мелколиственные леса (осинники и березняки). Лесистость Мордовии в настоящее время составляет около 27%. Фрагменты северной луговой степи на чернозёмах распространены в центральной и восточной частях республики, но почти все степные участки распаханы.

Население Мордовии на 2019 г. составляло 790.2 тыс. человек. Республика разделена на один городской округ Саранск, 22 муниципальных района с 6 городами и 13 посёлками городского типа. В Мордовии развита сеть железных и автомобильных дорог [Географический атлас..., 2012].



Рис. 1. Республика Мордовия на картосхемах и пункты проведения полевых исследований с 2000 по 2020 г. РО – Рязанская область, УО – Ульяновская область, ЧР – Чувашская Республика. Контурные картосхемы взяты с сайта Викимедиа [Wikimedia..., 2021].

Материалы и методы исследований

Материалом послужила информация о чужеродных сосудистых растениях Республики Мордовия, накопленная к настоящему времени. Сведения получены в результате полевых исследований, анализа литературы и гербарных коллекций (LE, MW, GMU). Полевые исследования проводились с 2001 по 2020 г. в разных пунктах региона (рис.

1, табл. 1) традиционным маршрутным методом с гербаризацией находок [Щербаков, Майоров, 2006].

«Отправными точками» для сравнений состояния чужеродной флоры в 2000 г., 2010 г. и в 2020 г. послужили диссертация Бармина [2000], монография Силаевой с соавторами [2010] и сведения, полученные до 2020 г. включительно.

Таблица 1. Пункты полевых исследований в Республике Мордовия в 2000–2020 гг.

Название пункта	Географические координаты пункта	Годы проведения полевых исследований
Саранск	54°11' с. ш.; 45°11' в. д.	2000–2020
Ардатовский район		
Ардатов	54°51' с. ш.; 46°14' в. д.	2003–2006, 2014, 2016
станция Ардатов	54°45'33" с. ш.; 46°16'07" в. д.	2006, 2014, 2018
Бавово	54°50'06" с. ш.; 46°22'08" в. д.	2004, 2005
Большие Поляны	54°49'00" с. ш.; 46°06'00" в. д.	2005
Жабино	55°02'55" с. ш.; 46°12'53" в. д.	2005
Кельвядни	54°42'00" с. ш.; 46°20'00" в. д.	2005
Луньга	54°48'00" с. ш.; 45°58'00" в. д.	2009
Октябрьский	54°54'29" с. ш.; 46°13'00" в. д.	2005, 2014
Олевка	54°59'41" с. ш.; 46°06'18" в. д.	2005, 2009
Пиксяси	54°39'18" с. ш.; 46°18'25" в. д.	2005
Редкодубье	54°48'00" с. ш.; 46°10'00" в. д.	2009
Тургенево	54°50'47" с. ш.; 46°19'52" в. д.	2004, 2005, 2014
Урусово	55°02' с. ш.; 46°16' в. д.	2005
Атяшевский район		
Атяшево	54°35'23" с. ш.; 46°06'04" в. д.	2010, 2011
Большие Манадыши	54°33'45" с. ш.; 45°59'33" в. д.	2004
Дюрки	54°38'52" с. ш.; 46°22'04" в. д.	2010
Каменка	54°43' с. ш.; 45°59' в. д.	2005
Русские Дубровки	54°31'10" с. ш.; 45°54'54" в. д.	2010
Селищи	54°38'42" с. ш.; 46°15'36" в. д.	2004, 2008, 2010, 2019
Большеберезниковский район		
Вейсэ	54°14'00" с. ш.; 46°07'54" в. д.	2009, 2011–2015, 2017, 2018
Гарт	54°08'43" с. ш.; 45°38'11" в. д.	2009
Симкино	54°15'18" с. ш.; 46°10'19" в. д.	2000–2019
Большеигнатовский район		
Большое Игнатово	55°01'03" с. ш. 45°34'32" в. д.	2020
Моревка	55°07'05" с. ш.; 45°42'53" в. д.	2011
Старое Чамзино	55°04' с. ш.; 45°37' в. д.	2005, 2011
Дубенский район		
Кабаево	54°31' с. ш.; 46°28' в. д.	2005

Морга	54°24'12" с. ш.; 46°26'36" в. д.	2005
Поводимово	54°28' с. ш.; 46°19' в. д.	2005
Пуркаево	54°22'30" с. ш.; 46°38'06" в. д.	2005
Сайнино	54°28'42" с. ш.; 46°31'17" в. д.	2005
Чеберчино	54°22'00" с. ш.; 46°28'00" в. д.	2005, 2017
Чиндяново	54°27'50" с. ш.; 46°23'37" в. д.	2005
Ельниковский район		
Ельники	54°37'05" с. ш.; 43°51'54" в. д.	2008
Стародевичье	54°35' с. ш.; 43°46' в. д.	2005, 2006, 2008
Старые Пичингуши	54°34'41" с. ш.; 43°49'55" в. д.	2008
Зубово-Полянский район		
Зубова Поляна	54°05' с. ш.; 42°49' в. д.	2009, 2010
Сосновка	54°16' с. ш.; 42°53' в. д.	2008, 2016–2020
Явас	54°25' с. ш.; 42°51' в. д.	2008–2020
Инсарский район		
Инсар	53°52' с. ш.; 44°22' в. д.	2005–2009
Ичалковский район		
Большие Осинки	54°33'57" с. ш.; 45°12'48" в. д.	2005, 2014
Гуляево	54°44'02" с. ш.; 45°07'25" в. д.	2004
Ичалки	54°40'41" с. ш.; 45°17'56" в. д.	2000–2004, 2009–2014, 2020
Калиново	54°38'59" с. ш.; 45°28'55" в. д.	2006
Кемля	54°41'40" с. ш.; 45°13'53" в. д.	2000–2004, 2009–2014
Кендя	54°44'00" с. ш.; 45°03'00" в. д.	2005, 2010
Лада	54°34'58" с. ш.; 45°25'32" в. д.	2006, 2007
Лобаски	54°37'12" с. ш.; 45°09'07" в. д.	2000–2005, 2009, 2014
Резоватово	54°37'39" с. ш.; 45°28'36" в. д.	2006
Смольный	54°43'23" с. ш.; 45°17'03" в. д.	2000–2004, 2019, 2020
национальный парк «Смольный»	54°48'36" с. ш.; 45°24'00" в. д.	2008, 2009, 2019, 2020
Ханиннеевка	54°36'28" с. ш.; 45°04'20" в. д.	2009
Кадошкинский район		
Глушково	54°01'29" с. ш.; 44°15'32" в. д.	2005
станция Инсар	54°03'55" с. ш.; 44°17'34" в. д.	2005
Ковылкинский район		
Изосимовка	54°07'20" с. ш.; 43°43'50" в. д.	2003
Ковылкино	54°02' с. ш.; 43°55' в. д.	2000–2006
Рыбкино	54°15'38" с. ш.; 43°46'12" в. д.	2008
Троицк	54°05'24" с. ш.; 43°49'28" в. д.	2007
Кочкуровский район		
Качелай	53°55'58" с. ш.; 45°40'08" в. д.	2004
Мурань	54°02'31" с. ш.; 45°33'43" в. д.	2004
Старые Турдаки	53°55' с. ш.; 45°28' в. д.	2004, 2014
Подлесная Тавла	54°05'50" с. ш.; 45°28'45" в. д.	2003, 2006, 2017

Краснослободский район		
Гумны	54°23'20" с. ш.; 43°43'38" в. д.	2005, 2006
Краснослободск	54°26' с. ш.; 43°47' в. д.	2003–2006
Старое Зубарево	54°24'00" с. ш.; 43°48'43" в. д.	2003
Старое Лепьево	54°17'46" с. ш.; 43°39'18" в. д.	2007, 2008
Лямбирский район		
Александровка	54°16'14" с. ш.; 45°15'10" в. д.	2007–2019
Белогорское	54°14'46" с. ш.; 45°27'11" в. д.	2010, 2021
Большая Елховка	54°16'41" с. ш.; 45°18'54" в. д.	2010, 2017, 2018
Дальний	54°28'20" с. ш.; 44°59'21" в. д.	2004–2006, 2010
Екатериновка	54°08'59" с. ш.; 45°32'54" в. д.	2009
Лямбиль	54°16'58" с. ш.; 45°07'54" в. д.	2007, 2013
Малая Елховка	54°17'50" с. ш.; 45°18'10" в. д.	2010
Пензятка	54°14'05" с. ш.; 44°59'35" в. д.	2006, 2007
Старая Михайловка	54°17'25" с. ш.; 45°29'06" в. д.	2008
Тарасполь	54°15'34" с. ш.; 45°58'37" в. д.	2006
Ромодановский район		
Болтино	54°29'11" с. ш.; 45°31'12" в. д.	2010
Васильевка	54°33'54" с. ш.; 45°29'32" в. д.	2006
Воротники	54°17'23" с. ш.; 45°32'52" в. д.	2010
Козловка	54°28'47" с. ш.; 45°27'02" в. д.	2008, 2009
Кочуново	54°25' с. ш.; 45°27' в. д.	2007, 2010
Курмачкасы	54°33' с. ш.; 45°32' в. д.	2006
Малые Березники	54°22'48" с. ш.; 45°27'36" в. д.	2010
Пушкино	54°30'41" с. ш.; 45°21'54" в. д.	2008, 2009
Ромоданово	54°25'14" с. ш.; 45°20'35" в. д.	2010, 2012
Рузаевский район		
Левжа	54°05'04" с. ш.; 45°00'35" в. д.	2000, 2003, 2005–2007, 2015
Палаевка	53°56'28" с. ш.; 44°44'06" в. д.	2002, 2011
Рузаевка	54°04' с. ш.; 44°57' в. д.	2000–2006, 2020
Татарская Пишля	54°03'39" с. ш.; 44°55'16" в. д.	2005
Старошайговский район		
Говорово	54°27'37" с. ш.; 44°50'12" в. д.	2003
Инженер-Пятина	54°23'37" с. ш.; 44°50'19" в. д.	2002, 2003
Конопать	54°21'09" с. ш.; 44°53'49" в. д.	2002, 2003, 2011, 2020
Подверниха	54°14'36" с. ш.; 44°39'09" в. д.	2008
Темниковский район		
Лесное Цибаево	54°33'30" с. ш.; 43°09'45" в. д.	2005
Темников	54°38' с. ш.; 43°13' в. д.	2000–2006
Старый Город	54°41'05" с. ш.; 43°06'07" в. д.	2008
Торбеевский район		
Виндрей	54°15'00" с. ш.; 43°00'00" в. д.	2008

Торбеево	54°04'14" с. ш.; 43°14'02" в. д.	2016
Чамзинский район		
Алексеевка	54°25'57" с. ш.; 45°50'30" в. д.	2004, 2017
Большие Ремезенки	54°22'11" с. ш.; 45°33'44" в. д.	2008
Комсомольский	54°27' с. ш. 45°49' в. д.	2017
Медаево	54°26'23" с. ш.; 46°00'06" в. д.	2011
Сабур-Мачкасы	54°29' с. ш.; 45°52' в. д.	2004, 2008, 2010, 2015
Сорлиней	54°25'39" с. ш.; 46°02'54" в. д.	2004
Чамзинка	54°24'26" с. ш.; 45°46'48" в. д.	2004, 2005, 2008

Приведённая номенклатура таксонов соответствует таковой на сайте Растения мира [Plants of the World..., 2021].

Результаты

Для составления списка чужеродной флоры Мордовии на 2000 г. мы проанализировали список чужеродной флоры, составленный Барминым [2000]. К 2020 г. мы скорректировали этот список с учётом современных взглядов на таксономию и распространение отдельных видов растений.

В работе Бармина [2000] список содержал 375 видов. Из этого списка мы исключили:

1) аборигенные виды: *Saponaria officinalis* L., *Polygonum rurivagum* Jord. ex Boreau, *Onobrychis viciifolia* Scop., *Trifolium fragiferum* L., *Vicia biennis* L., *Crataegus rhipidophylla* Gand., *Potentilla supina* L., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Bunias orientalis* L., *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, *Sisymbrium strictissimum* L., *Daucus carota* L., *Pastinaca sativa* L., *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) Kuntze, *Artemisia dracunculus* L., *Centaurea stoebe* L., *Chondrilla juncea* L., *Lamium album* L., *Carex arnellii* Christ, *C. capillaris* L., *C. diluta* M. Vieb.;

2) растения, о находках которых мы до настоящего времени не нашли достоверных сведений (*Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski);

3) виды, оказавшиеся синонимами согласно сайту Растения мира [Plants of the World..., 2021]: *Oenothera rubricaulis* Kleb. = *O. biennis* L., *Pisum sativum* L. = *P. arvense* L. = *Lathyrus oleraceus* Lam., *Setaria pycnocomma* (Steud.) Henr. ex Nakai = *S. viridis* (L.) P. Beauv.

Одновременно с этим список пополнили виды, найденные в Мордовии до 2000 г., но по разным причинам не попавшие в список Бармина (например, *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. – сбор 1998 г., определён в 2004 г.).

После проверки чужеродная флора Мордовии на 2000 г. состояла из 348 видов, входящих в 218 родов и 59 семейств.

При перепроверке списков чужеродных видов флоры Мордовии возник вопрос: надо ли исключать виды из флоры по причинам, отличным от вышеперечисленных? Например, после находок Бармина, некоторые виды (*Althaea officinalis* L., *Gossypium hirsutum* L., *Sphallerocarpus gracilis* (Besser ex Trevir.) Koso-Pol. и др.), позднее не наблюдались. Включать их в список 2020 г. или нет? Мы считаем, что однозначно положительного ответа на этот вопрос при сравнении списков за относительно короткое время – 20 лет, не существует. Если вид «нашёл» на новой территории (в Мордовии) условия для произрастания один раз, то кто гарантирует, что это не произойдёт снова? Поэтому такие виды мы оставили в списке 2020 г. Для однозначного исключения их из флоры региона нужны повторные и подробные исследования.

К 2010 г. чужеродная флора Республики Мордовия пополнилась 38 видами: *Amaranthus blitum* L., *Atriplex hortensis* L., *Portulaca grandiflora* Hook., *Vitis vinifera* L., *Ornithopus sativus* L., *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt., *Prunus armeniaca* L., × *Sorbaronia fallax* (C.K. Schneid.) C.K. Schneid., *Cerasus pumila* (L.) Michx., *Crataegus chlorocarpa* Lenné et K. Koch, *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Rosa caryophyllacea* Besser, *R. glauca* Pourr., *Sanguisorba minor* Scop.,

Juglans manshurica Maxim., *Viola* × *wittrockiana* Gams ex Hegi, *Lavatera trimestris* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Apium graveolens* L., *Chaerophyllum aureum* L., *Coreopsis tinctoria* Nutt., *Gaillardia aristata* Pursh, *Helianthus* × *laetiflorus* Pers., *Tragopogon podolicus* (DC.) S. A. Nikitin, *T. ruthenicus* Besser ex Krasch. et S.A. Nikitin, *Zinnia elegans* Jacq., *Anchusa arvensis* (L.) M. Bieb., *Brunnera sibirica* Steven, *Melampyrum arvense* L., *Marrubium vulgare* L., *Lemna minuta* Kunth, *Allium cepa* L., *A. sativum* L., *Bromus hordeaceus* L., *Elymus novae-angliae* (Scribn.) Tzvelev, *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Lolium persicum* Boiss. [Письмаркина, 2006; Силаева и др., 2010; Агеева, 2011]. Большинство перечисленных находок – это «беглецы из культуры».

С 2011 по 2020 г. в Мордовии найдены 24 новых чужеродных вида: *Dicentra spectabilis* (L.) Lem., *Eschscholzia californica* Cham., *Adonis aestivalis* L., *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtkova, *Amaranthus powellii* S. Watson, *Atriplex patens* (Litv.) Pjin, *Dianthus chinensis* L., *Silene wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng., *Oenothera villosa* Thunb., *Potentilla indica* (Andrews) T. Wolf, *Rosa caesia* Sm., *Quercus rubra* L., *Acer ginnala* Maxim., *Lysimachia punctata* L., *Achillea leptophylla* M. Bieb., *Coreopsis grandiflora* Hogg. ex Sweet, *Petunia* × *atkinsiana* D. Don, *Solanum physalifolium* Rusby., *Veronica filiformis* Sm., *Cruciata laevipes* Opiz., *Allium caeruleum* Pall., *Typha elata* Boreauv., *Digitaria sanguinalis* Scop., *Sorgum halepense* (L.) Pers. [Письмаркина и др., 2020; Kharugin et al., 2020]. «Беглецы из культуры» снова преобладают среди находок.

В конспекте адвентивной флоры Мордовии Бармин [2000] приводит 25 видов – недичающих «вселенцев», в первоисточнике названных «интродуценты» [Бармин, 2000] (*Lupinus luteus* L., *Amelanchier canadensis* (L.) Medik., *Amygdalus ulmiflora* (Franch.) Popov, *Prunus armeniaca*, × *Sorbaronia fallax*, *Prunus avium* (L.) L., *Chaenomeles maulei* (Mast.) C.K.Schneid., *Crataegus sanguinea* Pall., *Elaeagnus argentea* Pursh, *Quercus rubra* L., *Juglans mandshurica*, *Viola* × *wittrockiana*, *Salix acutifolia* Willd., *Lunaria annua* L., *Aesculus hippocastanum*, *Phyladelphus coronarius* L., *Helianthus strumosus* L., *Silybum marianum*

(L.) Gaertn., *Ligustrum vulgare* L., *Syringa josikaea* Jacq. ex Reichenb., *Melissa officinalis* L., *Acorus calamus* L., *Allium cepa*, *A. sativum*, *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl.) и 19 видов со знаком «?» (количество видов указываем с поправкой на их объём и номенклатуру по [Plant of World..., 2021]).

Из недичающих «вселенцев» 8 видов мы включили в состав современной чужеродной флоры региона в результате находок «вне мест культивирования» [Письмаркина, 2006; Силаева и др., 2010; Агеева, 2011]. Это *Prunus armeniaca*, × *Sorbaronia fallax*, *Quercus rubra*, *Juglans mandshurica*, *Viola* × *wittrockiana*, *Aesculus hippocastanum*, *Allium cepa*, *A. sativum*. *Crataegus sanguinea* и *Salix acutifolia* Willd. в Мордовии являются аборигенными.

Виды со знаком «?» были известны к 2000 г. в Мордовии только по литературным данным без подтверждения гербарным материалом [Бармин, 2000]. Это *Rumex sanguineus* L., *Papaver rhoeas* L., *Atriplex hortensis*, *A. rosea* L., *Ceratocarpus arenarius* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Sinapis dissecta* Lag., *Thlaspi perfoliatum* L., *Malva neglecta* Wallr., *Anthemis arvensis* L., *Carduus hamulosus* Ehrh., *Symphytum asperum* Lepech., *Cuscuta epilinum* Weihe, *C. epithymum* (L.) L., *Orobanche cumana* Wallr., *O. ramosa* L., *Lamium hybridum* Vill., *Rubia tinctorum* L., *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh. Из этого списка мы подтвердили сборами и/или наблюдениями только *Papaver rhoeas*, *Orobanche cumana* и *Atriplex hortensis* [Силаева и др., 2010]. Неучтённый сбор *Malva sp.*, сделанный в 1984 г. и позднее определённый как *Malva neglecta*, найден в Гербарии им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW).

К 2020 г. чужеродная флора Мордовии состоит из 413 видов, входящих в 250 родов и 65 семейств.

В 2000 г. головную часть спектра семейств по числу видов заняли семейства (табл. 2): Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Rosaceae, Chenopodiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Caryophyllaceae, Boraginaceae, Apiaceae и Solanaceae. Набор ведущих семейств за 20 лет не изменился, изменились места некоторых семейств в спектре. Так, в 2020 г. пер-

Таблица 2. Изменения в спектре ведущих семейств чужеродной флоры Республики Мордовия с 2000 по 2020 г.

Семейства	2000 г.			2020 г.		
	Число родов	Число видов	Место в спектре семейств	Число родов	Число видов	Место в спектре семейств
Asteraceae	31	54	1	36	63	1
Poaceae	22	44	2	25	50	2
Brassicaceae	19	33	3	19	33	4
Rosaceae	12	24	4	18	36	3
Chenopodiaceae	13	21	5	13	23	5
Fabaceae	14	19	6	14	19	6
Lamiaceae	8	12	7	8	12	8
Caryophyllaceae	10	11	8	10	13	7
Polygonaceae	5	10	9	5	11	9–10
Ariaceae	9	9	10	11	11	9–10
Число родов / видов в ведущих семействах	143	237	–	160	272	–

вое и второе места остались неизменными, на третье место переместилось Rosaceae, при этом Brassicaceae заняло четвёртое место. На седьмое место поднялось Caryophyllaceae, а Lamiaceae оказалось на восьмом месте.

За 20 лет уменьшился «удельный вес» ведущих семейств в чужеродной флоре с 70.1% в 2000 г. до 68.4% в 2020 г., несмотря на увеличение абсолютного числа видов в ведущих семействах с 247 до 284.

К 2020 г. число семейств чужеродной флоры Мордовии увеличилось за счёт Fagaceae, Juglandaceae, Nypocastanaceae, Primulaceae, Lemnaceae, Alliaceae.

Составляя спектр родов чужеродной флоры Мордовии, мы оставили в его головной части роды с числом видов 4 и более, так как максимальное число видов в роде к 2020 г. оказалось равным 7 (табл. 3). Большинство родов и в 2000 г. (206 родов), и в 2020 г. (234 рода) содержит по 1–3 вида в каждом.

К 2020 г. новыми для чужеродной флоры Мордовии стали роды: *Dicentra*, *Eschschotzia*, *Adonis*, *Vitis*, *Ornithopus*, *Armeniaca*, *Sorbaronia*, *Cerasus*, *Sanguisorba*, *Quercus*, *Juglans*, *Lavatera*, *Aesculus*, *Lysimachia*, *Apium*, *Chaerophyllum*, *Achillea*, *Coreopsis*, *Gaillardia*, *Tragopogon*, *Zinnia*, *Anchusa*, *Brunnera*, *Petunia*, *Melampyrum*, *Orobanche*, *Marrubium*, *Cruciata*, *Lemna*, *Allium*, *Digitaria*, *Sorgum*.

Среди наиболее богатых видами родов за 20 лет произошли изменения. Увеличилось число видов в составе родов *Bromus*, *Amaranthus*, *Atriplex*, *Malva* и *Solanum*.

Если говорить о динамике групп чужеродных видов, выделенных по способу инвазии (рис. 2), то здесь мы выявили уменьшение участия во флоре ксенофитов (непреднамеренная интродукция) и ксено-эргазиофитофитов (смешанный тип инвазии) с увеличением доли эргазиофитофитов (преднамеренная интродукция). Такая ситуация неудивительна и объясняется увеличивающимся интересом населения к садоводству и ландшафтному дизайну, а также активизацией мероприятий по озеленению Саранска, районных центров и других крупных посёлков.

Так, 37 видов из вновь найденных в Мордовии после 2000 г. (57.8% от всех вновь выявленных видов), являются эргазиофитофитами. Это цветочно-декоративные культуры (*Dicentra spectabilis*, *Eschscholzia californica*, *Reynoutria × bohemica*, *Dianthus chinensis*, *Portulaca grandiflora*, *Potentilla indica*, *Sanguisorba minor*, *Viola × wittrockiana*, *Lavatera trimestris*, *Lysimachia punctata*, *Coreopsis grandiflora*, *C. tinctoria*, *Gaillardia aristata*, *Symphotrichium salignum*, *Zinnia elegans*, *Brunnera sibirica*, *Petunia × atkinsiana*, *Allium caeruleum*), плодово-ягодные (*Amelanchier*

Таблица 3. Спектры ведущих родов чужеродной флоры Республики Мордовия в 2000 и в 2020 гг.

2000 г.			2020 г.		
Место в спектре родов	Род	Число видов в составе рода	Место в спектре родов	Род	Число видов в составе рода
1–3	<i>Lepidium</i>	6	1–2	<i>Atriplex</i>	7
1–3	<i>Artemisia</i>	6	1–2	<i>Bromus</i>	7
1–3	<i>Bromus</i>	6	3–5	<i>Amaranthus</i>	6
4–7	<i>Atriplex</i>	5	3–5	<i>Lepidium</i>	6
4–7	<i>Brassica</i>	5	3–5	<i>Artemisia</i>	6
4–7	<i>Festuca</i>	5	6–11	<i>Prunus</i>	5
4–7	<i>Setaria</i>	5	6–11	<i>Rosa</i>	5
4–7	<i>Polygonum</i>	4	6–11	<i>Brassica</i>	5
8–12	<i>Amaranthus</i>	4	6–11	<i>Solanum</i>	5
8–12	<i>Prunus</i>	4	6–11	<i>Setaria</i>	5
8–12	<i>Populus</i>	4	6–11	<i>Malva</i>	5
8–12	<i>Solanum</i>	4	12–20	<i>Polygonum, Amelanchier, Potentilla, Populus, Helianthus, Symphyotrichium, Veronica, Galeopsis, Hordeum</i>	по 4
8–12	<i>Galeopsis</i>	4			

alnifolia, *Prunus armeniaca*, × *Sorbaronia fallax*, *Cerasus pumila*, *Malus prunifolia*, *Prunus cerasifera*) и декоративные деревья (*Quercus rubra*, *Juglans mandshurica*, *Acer ginnala*, *Aesculus hippocastanum*) и кустарники (*Rosa caryophyllacea*, *R. glauca*). Среди новых эргазиофитов есть зерновые, овощные и технические культуры, как традиционные (*Apium graveolens*, *Allium cepa*, *A. sativum* – их «убегание» из мест культивирования наблюдалось при инвентаризации авторами флор городов в 2002–2005 гг.), так и относительно новые (*Helianthus* × *laetiflorus*, *Sorghum halep-*

ense). *Elymus novae-angliae* применяется в составе газонных травосмесей.

При анализе изменений географического состава чужеродной флоры Мордовии мы, вслед за Майоровым с соавторами [2012], учитывали обе Америки, Африку и Евразию. Для Евразии отдельно рассмотрели направления – южное, юго-западное, юго-восточное, западное, северо-западное и северо-восточное (табл. 4).

Географическая структура чужеродной флоры Мордовии за 20 лет в наборе слагающих элементов и их процентном соотношении изменилась мало.

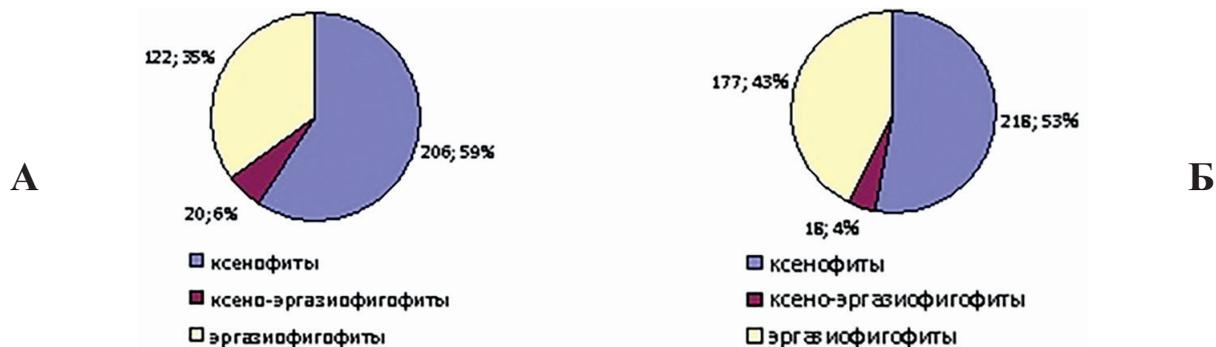


Рис. 2. Группы видов чужеродной флоры Республики Мордовия по способу инвазии в 2000 (А) и в 2020 (Б) гг.

Таблица 4. Географическое происхождение видов чужеродной флоры Мордовии в 2000 и в 2020 гг.

Географическое происхождение видов	Число видов			
	2000 г.		2020 г.	
	абс.	% от числа видов чужеродной флоры	абс.	% от числа видов чужеродной флоры
Евразия	266	76.4	312	75.4
юг	53	15.0	58	14.1
запад	22	6.3	26	6.3
северо-восток	1	0.3	1	0.2
северо-запад	2	0.6	2	0.4
восток	39	11.2	49	11.4
юго-восток	47	13.5	60	14.4
юго-запад	102	29.1	116	28.0
Африка	2	0.6	2	0.5
Северная Америка	54	19.6	65	20.2
Центральная Америка	6	1.7	6	1.5
Южная Америка	4	1.2	6	1.5
Центральная и Южная Америка	4	1.2	6	1.5
Культигенные виды и гибриды	11	3.2	15	3.7
Происхождение не установлено	1	0.3	1	0.2
Всего:	348	100	413	100

Распределение чужеродной флоры Мордовии по типам местообитаний (рис. 3) показывает, что в течение 20 лет наблюдений среди местообитаний чужеродных видов уве-

личивается значение транспортных путей. По причине того, что один вид, как правило, наблюдается на нескольких типах местообитаний, полученная нами картина процентного

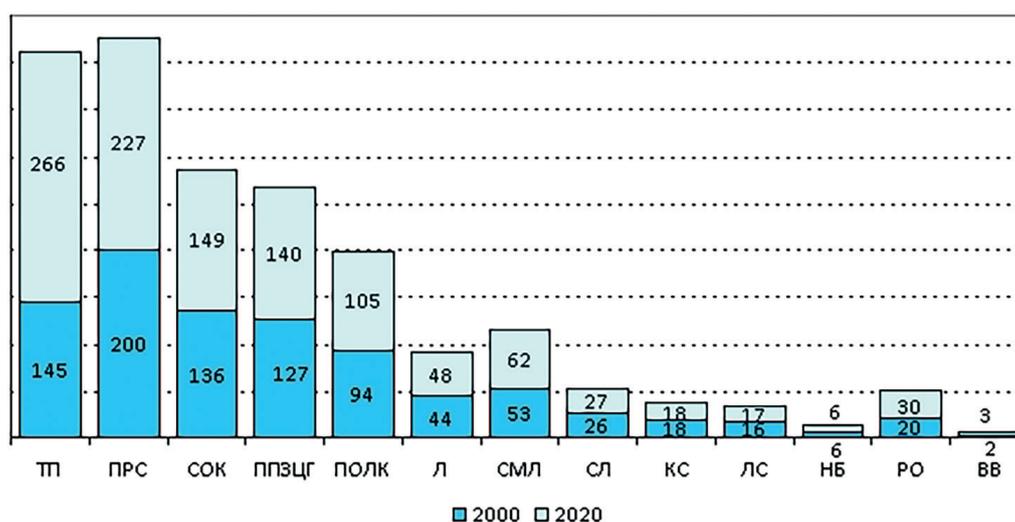


Рис. 3. Распределение чужеродной флоры Мордовии по типам местообитаний в 2000 и в 2020 гг. В столбцах диаграммы указано число видов по типам местообитаний: ТП – транспортные пути; ПРС – прочие рудеральные местообитания, свалки; СОК – сады, огороды, компостные кучи, ППЗЦГ – пашни, посевы, залежи, цветники, газоны; ПОЛК – парки, озеленение, лесополосы, кладбища; Л – леса; СМЛ – сухие мезофитные луга; СЛ – сырые луга; КС – каменистые степи; ЛС – луговые степи; НБ – низинные болота; РО – речные отмели; ВВ – водоёмы и водотоки.

распределения чужеродной флоры по типам местообитаний, на первый взгляд, противоречит утверждению, что за последние 20 лет чужеродная флора преимущественно пополняется за счёт «ухода растений из культуры». При этом в абсолютных цифрах мы видим увеличение числа видов, занимающих так называемые агроценозы: сады, огороды, компостные кучи, парки, элементы озеленения, лесополосы, кладбища.

Динамика распределения чужеродных видов по природным местообитаниям неоднозначна и отличается по типам местообитаний. Увеличение числа видов в абсолютных цифрах наблюдается на лугах (прежде всего, сухих мезофитных), в лесах и по речным отмелям. Это объяснимо, так как ненарушенных местообитаний таких типов в Мордовии почти не осталось: леса большей частью порослевые, луга или используются для выпаса и сенокоса, или только формируются на месте необрабатываемых посевных площадей [Силаева и др., 2010]. По речным отмелям закрепляются виды, диаспоры которых разносятся, прежде всего во время половодья и ливневых дождей.

Относительное постоянство заселения чужеродными видами показали фрагменты степной растительности (за исключением лугово-степной, где зафиксировано появление единственного вида – *Rosa glauca*, найденного на лугово-степном склоне [Хапугин, 2011], низинные болота и водоёмы и водотоки (в 2010 г. в этом типе местообитаний был найден единственный новый вид – *Lemna minuta* [Варгот и др., 2012].

Распределение чужеродной флоры Мордовии на структурные элементы, выделенные по степени натурализации, представлено на рисунке 4.

К 2020 г. повысили свою степень натурализации 48 видов. Рассмотрим их в составе соответствующих структурных элементов чужеродной флоры.

Из видов, отнесённых в 2000 г. к эпекофитам, спустя 20 лет успешно натурализовались по слабонарушенным природным местообитаниям *Geranium sibiricum* L., *Epilobium pseudorubescens* A.K. Skvortsov, *Oenothera biennis*, *O. villosa* Thunb., *Helianthus tuberosus* L. и *Juncus tenuis* Willd. По этой причине мы считаем уместным отнести их в настоящее время к агрофитам. *Oenothera biennis* и *O. villosa* массово распространяются по открытым песчаным участкам в долине р. Сура, заходя в сосновые леса. *Geranium sibiricum*, *Epilobium pseudorubescens*, *Helianthus tuberosus* и *Juncus tenuis* – нередко по разнообразным лугам на окраинах городов, посёлков и крупных сёл. Последний из этих видов наблюдался нами как вполне натурализовавшийся по лугам в ближайших окрестностях зоны застройки Саранска ещё в 2002 г., так что отнесение его к колонофитам [Бармин, 2000] было, скорее всего, уже тогда ошибочным.

Из колонофитов списка 2000 г. повысили степень натурализации 9 видов. Большинство их в настоящее время следует относить к эпекофитам: *Fragaria × ananassa* (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier, *Malus domestica* (Suckow) Borkh., *Hippophaë rhamnoides* L., *Cannabis sativa* L., *Lepidium draba* L., *Hes-*

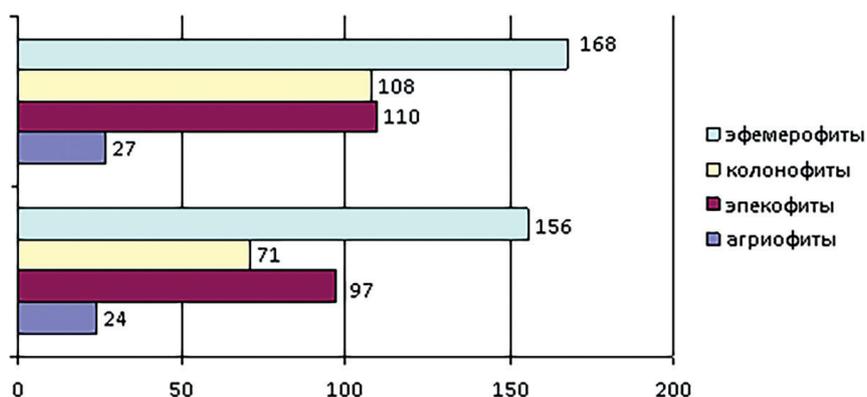


Рис. 4. Распределение чужеродной флоры Республики Мордовия на группы видов по степени натурализации в 2000 г. (внизу) и в 2020 г. (вверху).

peris matronalis L., *H. pycnotricha* Borbas et Degen, *Alcea rosea* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. и только 1 вид – *Lonicera tatarica* L. – к агриофитам, так как он распространяется по открытым местообитаниям (сухие и мезофитные луга, фрагменты степной растительности), обычен на объектах городского озеленения, встречается в лесополосах.

Наибольшее число видов, повысивших степень натурализации за 20 лет, наблюдается среди эфемерофитов (в версии списка 2000 г.). Так, к колонофитам в списке чужеродной флоры 2020 г. мы относим 18 видов: *Larix sibirica* Ledeb., *Portulaca oleracea* L., *Caragana frutex* (L.) K. Koch, *Robinia pseudoacacia* L., *Prunus tomentosa* Thunb., *Euphorbia cyparissias* L., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Malva verticillata* L., *Collomia linearis* Nutt., *Phlox paniculata* L., *Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake, *Leuzea repens* (L.) D.J.N. Hind, *Artemisia dubia* Wall. ex Besser, *A. selengensis* Turcz. ex Bess., *Borago officinalis* L., *Veronica persica* Poir., *Narcissus poëticus* L. Из этих видов *Larix sibirica*, *Euphorbia cyparissias*, *Borago officinalis*, *Narcissus poëticus* проявляют тенденции к успешной натурализации, всё чаще встречаются по нарушенным местообитаниям и, возможно, в будущем пополнят группу эпекофитов.

К эпекофитам мы относим 13 видов из считавшихся в 2000 г. эфемерофитами: *Oxybasis urbica* (L.) S. Fuentes, *Uotila* et Borsch, *Corispermum hyssopifolium* L., *Galega orientalis* Lam., *Camelina microcarpa* Andrz., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Sinapis arvensis* L., *Sisymbrium altissimum* L., *Ambrosia trifida* L., *Xanthium strumarium* L., *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv., *Bromus japonicus* Thunb., *B. tectorum* L., *Eragrostis pilosa* (L.) P. Beauv.

Для 16 видов мы выявили «понижение» степени натурализации. Причины такого явления – не столько «поведение» вида во вторичном ареале, сколько так называемый «человеческий фактор», то есть ошибки при оценке степени натурализации в 2000 г. и/или недостаточный для оценки срок наблюдений.

Так при ревизии списка чужеродной флоры к 2020 г. мы исключили из группы агриофитов 4 вида как отнесённые сюда явно ошибочно. Это, *Armoracia rusticana* и *Galini-*

soga parviflora, которые пока проявляют себя только на антропогенно-трансформированных местообитаниях как эпекофиты, а также *Sorbaria sorbifolia* и *Viburnum lantana*. Последние мы отнесли к колонофитам, так как находки их даже на нарушенных местообитаниях пока ещё редки, в природных биотопах Мордовии эти растения нам неизвестны.

При критическом пересмотре списка чужеродных видов флоры Мордовии мы выявили 10 видов, отнесённых в 2000 г. к эпекофитам. Это *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Blitum bonus-henricus* C.A. Mey., *Spergularia salina* J. et C. Presl, *Crataegus monogyna* Jacq., *C. submollis* Sarg., *Bellis perennis* L., *Veronica opaca* Fr., *Typha laxmannii* Lepech., *Puccinellia hauptiana* (V.I. Krecz.) Kitag. Считаем, что отнесение их к группе успешно натурализующихся видов было преждевременным, так как новых находок *Rumex stenophyllus*, *Spergularia salina*, *Crataegus monogyna*, *C. submollis*, *Veronica opaca*, *Typha laxmannii*, *Puccinellia hauptiana* к 2020 г. не сделано или они крайне малочисленны. Кроме того, *Blitum bonus-henricus* не расселяется из места первичного «вселения» – Ботанического сада Мордовского университета, хоть и сохраняется здесь долгое время. Все они отнесены в 2020 г. в группу колонофитов.

Из группы колонофитов мы исключили *Pinus strobus* L. и *Mirabilis nyctaginea* (Michx.) MacMill. Считаем, что о жизнеспособности популяции *Pinus strobus*, которая пока не расселяется далее мест культивирования, за 20 лет наблюдений однозначно судить рано, новых находок *Mirabilis nyctaginea* с 1990 г. сделано не было, а в месте первичной регистрации этот вид более не наблюдался.

К стабильным, то есть не изменившим степень натурализации, в чужеродной флоре Мордовии отнесён 161 вид. Среди них в первую очередь следует отметить натурализовавшиеся виды – агриофиты. Это *Polygonum aviculare* L. s. str., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Caragana arborescens* Lam., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Bryonia alba* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Populus alba* L., *Salix euxina* I.V. Belyaeva, *Lepidium latifolium* L., *Acer negundo* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Sam-*

bucus racemosa L., *Bidens frondosa* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L., *Inula helenium* L., *Matricaria discoidea* DC., *Elodea canadensis* Michx., *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl. (всего 20 видов).

Большинство стабильных видов – это эпекофиты (82 вида), например, *Delphinium consolida* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Oxybasis glauca* (L.) S. Fuentes, Uotila et Borsch, *Gypsophila perfoliata* L., *Spergula arvensis* L., *Medicago sativa* L., *Ulmus pumila* L., *Urtica urens* L., *Raphanus raphanistrum* L., *Sisymbrium loeselii* L., *Malva pusilla* Smith, *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pat., *Hyoscyamus niger* L., *Solanum nigrum* L., *Stachys annua* (L.) L., *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv., *Setaria viridis* и др. Но среди видов этой группы уже сейчас есть виды, которые мы в единичных случаях наблюдали на нарушенных природных местообитаниях в черте населённых пунктов. Это *Medicago* × *varia* Martyn, *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Atriplex tatarica* L., *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Ait., *Nepeta cataria* L., *Hordeum jubatum* L., *Puccinellia distans* (L.) Parl. Не исключено, что эти виды со временем повысят степень натурализации. *Centaurea cyanus* L., наоборот, хотя и расселяется по агроценозам, из-за улучшения очистки посевного материала и использования гербицидов, со временем становится всё более редким, и, вероятно, будет отнесён к видам, понизившим степень натурализации.

Колонофитов, не изменивших степень натурализации за 20 лет, насчитывается 59 видов, например, *Berberis vulgaris* L., *Lychnis chalconica* L., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Chaenomeles japonica* Thunb. Lindley, *Prunus domestica* L., *Spiraea media* Fr. Schmidt, *Cornus alba* L., *Rudbeckia laciniata* L., *Syringa vulgaris* L., *Agropyron cristatum* (L.) P. Beauv. s. l., *Elymus sibiricus* L. и др. Однако и среди видов этой группы есть таксоны, к 2020 г. наблюдаемые, хотя и в единичных случаях, расселяющимися на новых нарушенных местообитаниях в городах и вдоль транспортных путей, в слабонарушенных природных местообитаниях, или же в соседних регионах отнесённые к «более успешным» группам по степени натурализации. Это *Dianthus barba-*

tus L., *Ribes uva-crispa* L., *R. aureum* Pursh, *Amelanchier ovalis* Medik., *Cotoneaster acutifolius* Turcz. *Malus baccata* (L.) Borkh., *Rosa rugosa* Thunb., *R. spinosissima* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Ballota nigra* L., *Hemerocallis fulva* (L.) L. В перспективе эти виды – эпекофиты.

Распределение видов, зарегистрированных в Мордовии с 2000 по 2020 г., по группам по степени натурализации, выглядит следующим образом. Агриофитов среди вновь выявленных видов не оказалось. К эпекофитам отнесены 3 вида: *Symphotrichium salignum*, *Anchusa arvensis*, *Bromus hordeaceus* subsp. *hordeaceus*., к колонофитам – 20 видов: *Reynoutria* × *bohemica*, *Amaranthus powellii*, *Amelanchier alnifolia*, *Prunus armeniaca*, × *Sornaronia fallax*, *Cerasus pumila*, *Crataegus chlorocarpa*, *Malus prunifolia*, *Potentilla indica*, *Prunus cerasifera*, *Rosa caesia*, *R. caryophyllacea*, *R. glauca*, *Juglans mandshurica*, *Aesculus hippocastanum*, *Brunnera sibirica*, *Marrubium vulgare*, *Allium fistulosum*, *Typha elata*, *Digitaria sanguinalis*. Среди них 3 вида: *Potentilla indica*, *Brunnera sibirica* и *Digitaria sanguinalis* активно проявляют тенденцию к дальнейшей натурализации. Так, *Potentilla indica* успешно расселяется по территории Ботанического сада университета, *Brunnera sibirica* сохраняется и расселяется по заброшенным дачным участкам и в нежилых сельских усадьбах, а *Digitaria sanguinalis* стала обычным и нередко массовым сорняком в городских цветниках.

Большинство видов, зарегистрированных в составе чужеродной флоры Мордовии после 2000 г., отнесены к эфемерофитам. Это *Dicentra spectabilis*, *Eschscholzia californica*, *Adonis aestivalis*, *Amaranthus blitum*, *Atriplex hortensis*, *A. patens*, *Dianthus chinensis*, *Silene wolgensis*, *Portulaca grandiflora*, *Vitis vinifera*, *Oenothera villosa*, *Ornithopus sativus*, *Sanguisorba minor*, *Quercus rubra*, *Viola* × *wittrockiana*, *Lavatera trimestris*, *Acer ginnala*, *Lysimachia punctata*, *Apium graveolens*, *Chaerophyllum aureum*, *Achillea leptophylla*, *Coreopsis grandiflora*, *C. tinctoria*, *Gaillardia aristata*, *Helianthus* × *laetiflorus*, *Tragopogon podolicus*, *T. ruthenicus*, *Zinnia elegans*, *Petunia* × *atkinsiana*, *Solanum physalifolium*, *Melampy-*

rum arvense, *Orobanche cumana*, *Veronica filiformis*, *Lemna minuta*, *Allium cepa*, *A. sativum*, *Elymus novae-angliae*, *Hordeum bogdanii*, *Lolium persicum*, *Sorghum halepense* (всего 41 вид).

Из групп чужеродных видов, выделенных по степени натурализации, в отношении экологической опасности для местных экосистем первоочередного внимания заслуживают успешно натурализовавшиеся агрофиты. К таким видам мы относим 9 таксонов: *Caragana arborescens*, *Lupinus polyphyllus*, *Echinocystis lobata*, *Populus alba*, *Salix euxina*, *Acer negundo*, *Impatiens glandulifera*, *Heraclium sosnowskyi*, *Sambucus racemosa*, *Bidens frondosa* и *Elodea canadensis*. Эти виды – «головная» часть списка, подготовленного для написания Чёрной книги Республики Мордовия. Список видов, рекомендованных для региональной Чёрной книги, уже обсуждался [Pismarkina, Silaeva, 2018].

Заключение

Чужеродная флора Республики Мордовия с 2000 по 2020 г. обогатилась 62 видами. В таксономическом составе флоры наблюдается увеличение числа семейств с одновременным уменьшением доли ведущих по числу видов семейств в составе флоры (с 70.1% до 68.4%). Среди групп чужеродных видов, выделенных по способу инвазии, выявлено уменьшение участия во флоре ксенофитов и ксено-эргазифитофитов с увеличением доли эргазифитофитов. Географическая структура чужеродной флоры Мордовии за 20 лет изменилась мало. Среди местообитаний чужеродных видов в процентном соотношении увеличивается значение транспортных путей. При этом в абсолютных цифрах мы видим увеличение числа видов, растущих в агроценозах. Среди природных местообитаний увеличение числа видов в абсолютных цифрах наблюдается на лугах, в лесах и по речным отмелям. Постоянство в отношении слабого заселения чужеродными видами показали фрагменты степной растительности, водоёмы, водотоки и низинные болота. К 2020 г. повысили свою степень натурализации 48 видов. Из этого числа наибольшие опасения, как успешно натурализовавшиеся по сла-

бонарушенным природным местообитаниям, вызывают *Geranium sibiricum*, *Epilobium pseudorubescens*, *Oenothera biennis*, *O. villosa*, *Helianthus tuberosus* и *Juncus tenuis*. Среди видов-эпикофитов, не изменивших за 20 лет степень натурализации, есть виды, в единичных случаях выявленные в малонарушенных местообитаниях в черте населённых пунктов. Это *Medicago × varia*, *Physocarpus opulifolius*, *Atriplex tatarica*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*, *Nepeta cataria*, *Hordeum jubatum*, *Puccinellia distans*. Эти виды со временем могут пополнить группу агрофитов.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад УрО РАН» (Пер. № НИОКТР 122011800123-3).

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

- Агеева А.М. Флора бассейна реки Мокши в пределах Приволжской возвышенности: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2011. 436 с.
- Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Вып. 12. С. 4–22. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10031
- Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 302 с.
- Варгот Е.В., Хапугин А.А., Чугунов Г.Г., Ивашина А.А., Силаева Т.Б., Кирюхин И.В. Дополнения к флоре Республики Мордовия // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 3. С. 73–74.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. 503 с.
- Географический атлас Республики Мордовия / Под ред. А.А. Ямашкина. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2012. 204 с.

- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Чужеродные виды растений во флоре российского Дальнего Востока и региональные закономерности их географической дифференциации // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2014. № 3 (175). С. 12–19.
- Майоров С.Р. Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В.. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. 412+120 (цв.) с.
- Морозова О.В., Жмылев П.Ю. Таксономическая дифференциация и функциональная гомогенизация флор Средней России в результате натурализации чужеродных видов // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2020. Т. 65. № 2. С. 284–302.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Ч. 1. СПб., 1773. 657 с.
- Письмаркина Е.В. Флора городов Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2006. 362 с.
- Письмаркина Е.В., Чкалов А.В., Силаева Т.Б., Пакина Д.В. Флористические находки в Республике Мордовия и Пензенской области // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2020. Т. 125. № 3. С. 49–51.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г., Левин В.К., Майоров С.Р., Письмаркина Е.В., Агеева А.М., Варгот Е.В. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Хапугин А.А. О нахождении *Rosa glauca* Pourr. (Rosaceae) в Республике Мордовия // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 4. С. 84–87.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Инвентаризация флоры и основы гербарного дела: методические рекомендации. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 48 с.
- Abramova L.M., Pikalova E.V., Nurmieva S.V. Secondary range of *Ambrosia trifida* L. in the Southern Urals (Bashkortostan Republic and Orenburg Region) // Skvortsovia: international journal of salicology and plant biology. 2017. Vol. 3. No 2. P. 57–62.
- Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // Ecology. 2005. Vol. 86. No. 7. P. 1848–1855.
- Khapugin A.A., Esina I.G., Silaeva T.B., Fedasheva E.S., Tyapukhina M.A., Guryanova A.S., Shlyapkina V.I., Kochetkova A.N., Konusova D.A., Mukletsova N.S., Pankova E.S., Timofeeva A.A. Additions to the vascular plant flora of the Republic of Mordovia (Russia): contribution of the iNaturalist platform // Contributii Botanice. 2020. T. 55. С. 153–163. DOI:10.24193/Contrib.Bot.55.11
- Morozova O.V. Naturalized Alien Species in the Floras of the Middle Part of European Russia: Homogenization or Differentiation? // Russian Journal of Biological Invasions. 2018, Vol. 9. No. 4. P. 366–373. DOI: 10.1134/S2075111718040094
- Morozova O.V., Tishkov A.A. Alien Plant Species in the Russian Arctic: Spatial Patterns, Corridors, and Local Invasions // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. No 4. P. 376–385. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-3-50-62
- Nikolin E.G. The Weed and Alien Plants of Yakutia // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 86–89. DOI: 10.1134/S2075111714020088
- Pismarkina E.V., Silaeva T.B. Naturalization features of alien plants in the northwest of the Volga upland // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9. No. 2. С. 163–174. DOI: 10.1134/S2075111718020108
- Plants of the World Online (POWO) (Электронный ресурс) // (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Accessed on 1.09.2021.
- Pyšek P., Chytrý M., Jarošík V. Habitats and land use as determinants of plant invasions in the temperate zone of Europe // Bioinvasions and Globalization. Ecology, economics, management, and policy. Oxford University Press, 2010. P. 66–79. DOI:10.1093/acprof:oso/9780199560158.003.0006
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // Progress in Physical Geography. 2006. Vol. 30. No. 3. P. 409–431. DOI: 10.1191/0309133306pp490pr
- Silaeva T.B. Alien Species of the Flora in the Sura River Basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 250–255. DOI: 10.1134/S2075111711040096
- Silaeva T.B., Ageeva A.M. Alien species in flora of the Moksha river basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 182–188. DOI: 10.1134/S2075111716020120
- Vinogradova Yu.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O.A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the russian Far East: the checklist and comments // Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation. 2020. Vol. 9. No. 1. С. 103–129. DOI: 10.17581/bp.2020.09107
- Wasowicz P., Sennikov A.N., Westergaard K.B., Spellman K., Carlson M., Gillespie L.J., Saarela J.M., Seefeldt S.S., Bennett B., Bay Ch., Ickert-Bond S., Va`re H. Non-native vascular flora of the Arctic: Taxonomic richness, distribution and pathways // Ambio. 2020. No. 49. P. 693–703. DOI: 10.1007/s13280-019-01296-6
- Wikimedia (Электронный ресурс) // (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Map_of_Russia_-_Mordovia.svg). Accessed on 1.09.2021.

ALIEN VASCULAR PLANTS OF THE REPUBLIC OF MORDOVIA: MODERN COMPOSITION AND ITS CHANGES OVER THE PAST TWO DECADES (2000–2020)

© 2022 Pismarkina E.V.^{a, *}, Silaeva T.B.^{b, **}

^a Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden,
Yekaterinburg, 620144, Russia;

^b Mordovia State University, Saransk, 430000, Russia;
e-mail: *elena_pismar79@mail.ru, **tbsilaeva@yandex.ru

The first inventory of alien species in the Republic of Mordovia was in 2000. The article provides information on changes in the species composition, as well as the taxonomic and typological structures of the region's alien flora that have occurred for 20 years. The enrichment of the flora with new species was revealed. Introduction (cultivation) has become more significant for increasing the number of alien species. The role of the transport routes in the dispersal of alien species has increased. From natural habitats, fragments of meadow steppe, reservoirs and swamps were relatively stable in the colonization of new alien species. The analysis of the lists of species in 2000 and 2020 was carried out for changes in the degrees of naturalization. The corresponding examples of views are given in the article.

Key words: flora dynamics, Republic of Mordovia, degree of naturalization, transformer species, phytovasions, phytodiversity, non-native flora, alien species.

НОВАЯ НАХОДКА *APHIDOLETES APHIDIMYZA* ROND. (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) В АРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 Рак Н.С.*, Литвинова С.В.**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина
Кольского научного центра Российской академии наук», г. Кировск, 184256, Россия
e-mail: *rakntlj@rambler.ru, **litvinvasvetlana203@rambler.ru

Поступила в редакцию 26.10.2021. После доработки 27.10.2022. Принята к публикации 09.11.2022

Природная популяция *Aphidoletes aphidimyza* Rond. – новый вид для фауны Арктической зоны России; обнаружен в 2017 г. на территории Мурманской области в дендрарии Полярно-альпийского ботанического сада на растениях рода *Rosa* L. Переселению способствовала случайная интродукция энтомофага с посадочным материалом для пополнения коллекций. Образовалась самовоспроизводящаяся популяция за пределами естественного ареала.

Ключевые слова: Мурманская область, *Aphidoletes aphidimyza*, *Macrosiphum rosae*, первая находка, личинки.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-36-39

Введение

Фауна насекомых Мурманской обл. относительно изучена [Вершинина, 1981; Блинова, 2013; Paukkunen, Kozlov, 2015; Stekolshchikov, Buga, 2018]. К числу наиболее исследованных районов относится Хибинский горный массив в центральной части Кольского полуострова, где расположен Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН (ПАБСИ). В 2017 г. при обследовании древесно-кустарниковых насаждений сем. Rosaceae на территории экспериментального участка ПАБСИ были обнаружены единичные личинки хищной галлицы афидимизы *Aphidoletes aphidimyza* Rond. в колонии *Macrosiphum rosae* L. на растении *Rosa majalis* Herrm. Галлицы-фитофаги отмечались на территории ботанического сада в 1987 г. [Коломоец, 1987], дополнены и уточнены в 2003 г. [Иванов, Милина, 2003]. Присутствие хищных галлиц не отмечалось. В естественных условиях *A. aphidimyza* является широко распространённым представителем энтомофауны и встречается от Санкт-Петербурга до Батуми и от Калининграда до Владивостока [Ермолаев, 2002]. В открытом грунте Мурманской обл. это первая находка.

Материал и методика

Исследования проведены в 2017–2020 гг. на экспериментальном участке ПАБСИ, расположенном на предгорной равнине в 3 км на запад от г. Апатиты (67°56'41" с. ш., 33°40'31" в. д.). Для этого района характерен относительно мягкий климат с аномально высокими зимними температурами воздуха. Средняя месячная температура наиболее холодных зимних месяцев (январь, февраль) не опускается ниже –13 °С, в летний период (июль) колеблется от +10 до +14 °С. Первые заморозки в воздухе возможны уже в августе, а последние – в конце мая – июне. Продолжительность вегетационного периода составляет 90–120 дней. Специфический световой режим с резко выраженными годовыми и суточными ходами. Продолжительность дня колеблется от 0 часов в полярную ночь до 24 часов в полярный день [Семко, 1989].

Визуальное обследование древесно-кустарниковых коллекций проводили с начала распускания до опадения листвы: 2017 г. – 14.06, 4.07, 20.07, 9.08, 23.08, 5.09, 28.09; 2018 г. – 24.05, 14.06, 28.06, 12.07, 26.07, 9.08, 23.08, 6.09, 20.09, 25.09; 2019 г. – 6.06, 20.06, 4.07, 17.07, 1.08, 21.08, 5.09, 26.09; 2020 г. –

23.06, 9.07, 27.07, 13.08, 3.09, 29.09, маршрутным методом, с 8 до 14 часов в сухую погоду. Протяжённость маршрута составляла 4.5 км. Применяли регулярный сбор насекомых и фотосъёмку.

Для точного подсчёта объекты (яйца, личинки) фиксировались в пробирках Эппендорфа в 70%-м этиловом спирте и исследовались в лабораторных условиях [Harris, 1973] с применением микроскопов: бинокулярного и фазово-контрастного Биомед МС-1Стерео. Определение материала проводили с помощью справочной литературы [Harris, 1973; Гавелка, 1978; Ермолаев, 1984]. Вид *A. aphidimyza* подтверждён в 2017 г. Е.М. Давидьян (ВИЗР, СПб.).

Работы выполнены на уникальной научной установке «Коллекции живых растений Полярно-альпийского ботанического сада-института», рег. № 499394» и на уникальной научной установке «Инсектарий Полярно-альпийского ботанического сада-института», рег. № 588532».

Результаты и обсуждение

Впервые личинки *A. aphidimyza* были зарегистрированы на территории экспериментального участка 05.09.2017 г. в колонии *M. rosae* на растении *R. majalis*.

Наиболее вероятный вектор инвазии – случайная интродукция энтомофага с посадочным материалом, поступающим из разных географических зон России в научных целях и для пополнения коллекций. В 2018 г. наблюдали личинок *A. aphidimyza* с середины июня до конца июля на растениях *R. amblyotis* С.А. Меу., *R. majalis*, расположенных в 5 м друг от друга. В 2019 г. – с начала июля до середины сентября (с 04.07 по 05.09) на *R. majalis*; *R. amblyotis*, *R. rugosa* Thunb., которые находились на расстоянии 500 м друг от друга. В 2020 г. – с начала июля до середины августа (09.07 по 13.08) на *R. majalis*, *R. amblyotis*, *R. rugosa* R. *laxa* Retz., размещённых на расстоянии 50–200 м. Таким образом, наблюдается процесс заселения *A. aphidimyza* территории, пригодной для его обитания.

Личинки *A. aphidimyza* обнаружены только в колониях *M. rosae*. Растением-резерватом является *R. majalis*. Численность личинок по годам колеблется, наибольшая отмечена в июле и августе 2019, 2020 гг. (рис.).

По наблюдениям только через 25–30 суток после появления тли, в зависимости от климатических условий, начинают появляться хищные личинки *A. aphidimyza*, численность которых растёт в ответ на увеличение количества пищи (жертвы). Потенциальную эф-

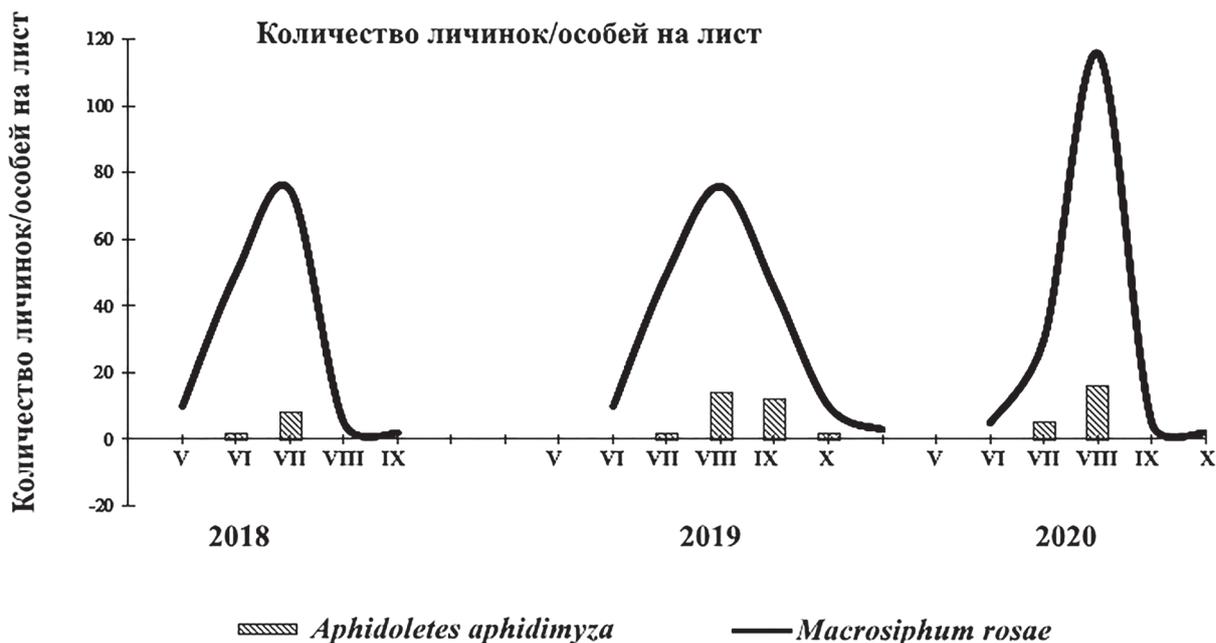


Рис. Динамика численности личинок *Aphidoletes aphidimyza* в колониях *Macrosiphum rosae* на растениях *R. majalis* в 2018–2020 гг.

фективность *A. aphidimyza* в регуляции численности *M. rosae* за вегетационный период оценить пока не удалось.

Заключение

Четырёхлетние наблюдения показали, что на территории экспериментального участка ПАБСИ образовалась самовоспроизводящаяся популяция. Чужеродный вид *A. aphidimyza* постепенно расселяется по участку в поисках жертвы и адаптируется к новому району обитания.

Находка *A. aphidimyza* свидетельствует о расширении ареала вида до Арктической зоны России. Полученные данные вносят существенный вклад в познание биологического разнообразия полезной фауны Мурманской обл., и открывают новые возможности в направлении биологической защиты растений в коллекциях открытого грунта ПАБСИ.

Финансирование работы

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ПАБСИ КНЦ РАН «Коллекционные фонды ПАБСИ как основа сохранения биоразнообразия, развития биотехнологий, оптимизации условий городской среды, фитореабилитации и экологического образования» (№ 0229–2016–0001).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Блинова И.В. Краткий обзор исследований по фауне насекомых и паукообразных Мурманской области в XX–XXI столетиях // Вестник Кольского научного центра РАН. 2013. № 1(12). С. 58–65.
- Вершинина Н.П. Вредители декоративных растений Мурманской области // Развитие ботанических исследований на Кольском Севере / Отв. ред. Г.Н. Андреев. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1981. С. 138–147.
- Иванов С.М., Милина Л.И. Основные вредители и болезни растений, их фитосанитарная профилактика в условиях Мурманской области. Апатиты: Апатит-Медиа, 2003. 76с.
- Гавелка Я.Я. Хищная галлица афидимиза: особенности биологии, экологии, разведения и использования в теплицах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.; Пушкин: ВИЗР, 1978.
- Ермолаев Н.Е. Хищная галлица афидимиза, совершенствование методики её массового разведения, хранения и применения в защищенном грунте Нечерноземной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИЗР, 1984.
- Ермолаев Н.Е. Некоторые особенности фотопериодической реакции природных популяций галлицы афидимизы *Aphidoletes aphidimyza* Rond. (Diptera, Cecidomyiidae) и их гетерогенность // Энтомологическое обозрение. 2002. Т. 81. № 2. С. 276–280.
- Коломоев Т.П. К изучению галлиц Полярно-альпийского ботанического сада // В кн.: Миграция патогенных организмов при интродукции растений / Отв. ред. Ю.В. Синадский. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1987. С. 39–40.
- Семко А.П. Режим тепла и влаги для роста и развития дикорастущих и интродуцированных растений в центральной части Кольского полуострова. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1989. 30 с.
- Harris K.M. Aphidophagous Cecidomyiidae (Diptera): taxonomy, biology and assessments of field populations // Bulletin of Entomological Research. 1973. Vol. 63. No 2. P. 305–325.
- Paukkunen J., Kozlov M.V. Stinging wasps, ants and bees (Hymenoptera: Aculeata) of the Murmansk region, North-west Russia // Entomologica Fennica. 2015. No. 26. P. 53–73.
- Stekolshchikov A.V., Buga S.V. The aphid fauna (Hemiptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha) of Murmansk province (Russia), with description of *Aphis khrulevi* sp. nov. and *Dysaphis karyakini* sp. nov. and males of *Chaitophorus nigricantis* Pintera, 1987 // Zootaxa. 2018. No. 4527(4). P. 451–493.

NEW FIND OF *APHIDOLETES APHIDIMYZA* ROND. (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) IN THE ARCTIC ZONE OF THE MURMANSK REGION

© 2023 Rak N.S.*, Litvinova S.V.**

Federal State Budgetary Institution of Science
«N.A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of the Kola Science Center
of the Russian Academy of Sciences», city of Kirovsk, 184256, Russia
e-mail: *rakntlj@rambler.ru, **litvinvasvetlana203@rambler.ru

Natural population of *Aphidoletes aphidimyza* Rond. is a new species for the fauna of the Arctic zone of Russia. It was found in 2017 on the territory of the Murmansk region in the arboretum of the Polar-Alpine Botanical Garden on plants of the genus *Rosa* L. The invasion was facilitated by the accidental introduction of an entomophage with planting material for replenishment of collections. A self-reproducing population was formed outside the natural range.

Key words: Murmansk region, *Aphidoletes aphidimyza*, *Macrosiphum rosae*, the first find, larvae.

ДИНАМИКА КОМПОНЕНТОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА НА ФОНЕ ГИБЕЛИ САМШИТНИКОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИНВАЗИИ *CYDALIMA PERSPECTALIS* WALKER (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE)

© 2023 Рапопорт И.Б., Горобцова О.Н.*, Чадаева В.А., Темботов Р.Х., Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Хакунова Е.М.

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051, Россия;
e-mail: *ecology_lab@mail.ru

Поступила в редакцию 28.07.2022. После доработки 28.10.2022. Принята к публикации 20.11.2022

Рассмотрена ситуация, когда инвазия одного вида косвенно приводит к экосистемным последствиям большего масштаба. Работа проведена в реликтовой экосистеме Колхиды, флора и фауна которой сформировались более 15 миллионов лет назад. Исчезновение самшита вечнозелёного – эдификатора колхидских экосистем в краткосрочной перспективе не приводит к значимому изменению почвенных характеристик. Сукцессия растительных сообществ выражается в разрастании напочвенного покрытия аборигенных видов растений при активном вселении чужеродных видов. Сокращаются показатели семенного возобновления самшита, особенно на участках с низкой сомкнутостью древесного полога. Изучение распределения дождевых червей показывает общие топические предпочтения самшита и большинства видов крупных почвенных олигохет, предпочитающих затенённые станции и увлажнённые местообитания.

Ключевые слова: Юго-Западный Кавказ, инвазия, самшит вечнозелёный, сукцессия лесных экосистем, дерново-карбонатные почвы, дождевые черви.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-40-54

Введение

В результате инвазии самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* Walker (Lepidoptera, Crambidae) в 2013–2015 гг. на Черноморском побережье Кавказа оказались уничтожены естественные популяции самшита вечнозелёного *Buxus sempervirens* L. (= *Buxus colchica* Rojark), до недавнего времени формировавшего второй ярус лесов колхидского типа [Семагина, 1990; Дворецкая, 2010, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018]. Низкая инсоляция в травяно-кустарничковом ярусе при относительно разреженном древостое главных пород в значительной степени была обусловлена затенением со стороны *B. sempervirens* (в среднем 2134 шт./га взрослых деревьев и 995 шт./га подростов при средней высоте 1.94 м) [Чадаева, Пшегусов, 2020]. Элиминация самшитового древостоя привела к осветлению нижних ярусов леса и последующему интенсивному разрастанию кустарничков и травянистых растений [Солтани,

Рыбак, 2018; Акатова, Резчикова, Грабенко, 2019; Пшегусов, Чадаева, 2020], сформировавших плотный напочвенный покров на осветлённых участках с небольшой сомкнутостью древесного полога.

Затенение со стороны травяно-кустарничкового покрова и отсутствие поступления в почву семян *B. sempervirens* привели к значительному сокращению семенного возобновления вида. Так, если до массового усыхания самшитников число всходов составляло в среднем 32 тыс. шт./га [Дворецкая, 2010, 2016], то в 2018–2019 гг. этот показатель не превышал 4–20 шт./га, при максимальном значении – 320 шт./га [Чадаева, Пшегусов, 2020].

Самшитники произрастали преимущественно на дерново-карбонатных почвах, которые, несмотря на высокую стабильность почвенной системы, могут быть подвержены изменениям при трансформации напочвенного покрова и подлеска [Busse et al., 1996;

Wardle, Zackrisson, 2005; Wang et al., 2014; Горобцова и др., 2020]. Процессы, происходящие в почвах на фоне смены растительного покрова, а также их возможное влияние на семенное возобновление *B. sempervirens* не изучены. Не установлено влияние изменений, наблюдаемых при гибели самшита в дерново-карбонатных почвах и растительных сообществах, на дождевых червей. Распределение видов этой группы беспозвоночных зависит от климатических условий, агрегатного состояния и физико-химических свойств почвы. Их видовой состав и численность хорошо отражают особенности среды обитания. Поэтому структуру населения дождевых червей часто используют для характеристики местообитаний [Bouché, 1977; Singh, Schädler, Demetrio et al., 2020 и др.]. Влияние элиминации самшита на почвенные и фитоценоотические показатели, фауну и население дождевых червей рассмотрено нами ранее [Горобцова, Цепкова и др., 2020; Pshegusov, Chadaeva, 2021; Rapoport et al., 2022].

Цель работы – проследить закономерности пространственной динамики почвенных и фитоценоотических показателей, оценить их влияние на семенное возобновление самшита, а также фауну и структуру населения дождевых червей.

Материал и методика

Район исследований. Исследования проведены на Черноморском побережье российской части Кавказа в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике им. Х.Г. Шапошникова на территории Хостинской тисо-самшитовой рощи. Тисо-самшитовая роща (40–520 м над ур. м.) занимает восточный склон г. Ахун, представляющую собой гряду верхнемеловых известняков, которые прорезаются поперечным ущельем р. Хоста с круто обрывающимися отвесными стенами. Повсеместно на территории рощи встречаются карсты в виде колодцев и провалов, а также скалистые обнажения известняков [Лазук и др., 1960]. Защищённость от поступления с севера холодных воздушных масс формирует влажный субтропический климат. Среднегодовая температура воздуха составляет +14.5 °С, сред-

няя температура июля и августа +22...+24 °С, января +5...+6.5 °С, длительность безморозного периода 8–10 месяцев. Среднегодовое количество осадков, выпадающих в основном в осенне-зимний период в виде дождя, – 1350 мм [Лазук и др., 1960; Рыбак, 2016], влажность воздуха – 70–90%.

Объекты исследований. Дерново-карбонатные почвы [Егоров и др., 1977] определяются как рендзины, карболитозёмы тёмногумусовые [Шишов и др., 2004] и *Rendzic Leptosols Eutric* (система WRB-2014, опубликованная в Едином Государственном реестре почвенных ресурсов России [Алябина и др., 2014]). Интразональные дерново-карбонатные почвы различного генезиса распространены в зоне бурых и серых лесных почв Большого Кавказа. На Северном Кавказе они занимают 1218 тыс. га или 4.3% от площади региона [Вальков и др., 1999]. Дерново-карбонатные почвы функционируют под различными растительными ассоциациями, в том числе и самшитовыми, на карбонатном элювии известняков, доломитов, мергелей. Основные почвообразовательные процессы, формирующие дерново-карбонатные почвы – выщелачивание, оглинивание, гумусонакопление [Вальков и др., 2008]. Дерново-карбонатные выщелоченные субтропические непромерзающие почвы исследуемых территорий обладают слабо дифференцированным профилем, мощность которого значительно варьирует, но преобладают среднемощные (гумусовые горизонты более 15 см, а общая мощность профиля 30–50 см); неоднородно окрашены; рыхлые; вскипают на нижней границе горизонта В; горизонт ВС может отсутствовать (А0-А1-В-Ск), а почвенный слой располагаться на плите (Dк) или элювио-делювии карбонатных пород.

Растительные сообщества, в которых ранее был распространён *B. sempervirens*, в основном представлены лесами из бука восточного *Fagus orientalis* Lipsky, ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L., липы бегониелистной *Tilia begoniifolia* Steven, граба восточного *Carpinus orientalis* Mill., граба обыкновенного *C. betulus* L., дуба грузинского *Quercus iberica* Steven., тиса ягодного *Taxus baccata* L., клёнов полевого *Acer laetum* C.A.

Меу. и светлого *A. campestre* L. Подлесок и напочвенный покров сформирован рассеянно произрастающими теневыносливыми видами: щитовником мужским *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, листовиком сколопендровым *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, кочедыжником женским *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, иглицей колхидской *Ruscus colchicus* Yeо, бузиной чёрной *Sambucus nigra* L., подлесником европейским *Sanicula europaea* L. с общим проективным покрытием (ОПП) не более 35% [Дворецкая, 2010, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Чадаева, Пшегусов, 2020]. На территории роши также распространены мертвопокровные участки леса с ОПП живого напочвенного покрова не более 5–10%.

Почвенная мезофауна. Среди почвенных беспозвоночных тисо-самшитовой роши, как и в большинстве наземных экосистем, по численности и биомассе преобладают дождевые черви [Raroport et al., 2022]. Почвообразующая деятельность крупных почвенных олигохет определяет многие аспекты жизни лес-

ного биогеоценоза, а виды, относимые к этой группе, являются ключевыми [Lavelle et al., 1997; Tiunov et al., 2006; Holdsworth, Frelich, Reich, 2007; Lavelle et al., 2007; Lavelle et al., 2016].

Методы исследований. В 2018–2020 гг. на участках с дерново-карбонатными почвами, где самшит доминировал во втором ярусе леса, составляя не менее 30–40% древостоя в целом, были заложены 20 пробных площадок (ПП). Размер ПП, учитывая немногочисленность всходов самшита, составил 400 м², что соответствует стандартным параметрам ПП при геоботаническом описании лесных фитоценозов [Жукова и др., 2008]. Диапазон высот в границах района исследований (между 43.31755° с. ш., 39.52518° в. д. и 43.52255° с. ш., 39.8773° в. д.) составил 51–146 м над ур. м., крутизна склонов – 5–10°, экспозиция склонов – северо-восточная. Характеристика растительного покрова на ПП включала определение формулы древостоя (соотношение числа стволов деревьев разных видов в баллах – от 1 до 10), сомкнутости крон деревьев

Таблица 1. Характеристика пробных площадок (Тисо-самшитовая роша, Черноморское побережье российской части Кавказа)

№ ПП	Формула древостоя	Сомкнутость крон	ОПП, %	Доминирующий вид в напочвенном покрове	Число всходов <i>B. colchica</i> , шт.
Пробные площадки 1-го типа					
1	6ЯЗГ1К	0.8	10	<i>Ruscus colchicus</i>	180
2	6Гр3Л2Я	0.9	5	<i>Dryopteris filix-mas</i>	42
3	9Г1Я	0.9	5	<i>Hedera colchica</i>	62
4	12Г	0.8	5	<i>Hedera colchica</i>	163
5	7Г2Б1К	0.8	10	<i>Ruscus colchicus</i>	205
6	6КЗЯ	0.8	10	<i>Sanicula europaea</i>	135
7	5Л4Г2Б	0.9	5	<i>Ruscus colchicus</i>	87
8	7Б3ТГр	1	2	<i>Ruscus colchicus</i>	46
9	8Б2Гр	0.8	5	<i>Hedera colchica</i>	68
10	4Б4Т2К	0.9	3	<i>Ruscus colchicus</i>	37
Пробные площадки 2-го типа					
11	5Гр2Я1Б	0.4	100	<i>Rubus anatolicus</i>	0
12	6Г2К1Т	0.7	70	<i>Ruscus colchicus</i>	1
13	6Г2Б1Т	0.7	95	<i>Vinca minor</i>	0
14	5Г2Я2К	0.6	80	<i>Ruscus colchicus</i>	2
15	7Я2Л	0.6	80	<i>Glechoma hederacea</i>	3
16	6Я2Л	0.5	100	<i>Geranium robertianum</i>	0
17	5Я3Л1Г	0.6	85	<i>Ruscus colchicus</i>	1
18	7Я1Гр	0.6	80	<i>Allium ursinum</i>	5
19	4Л3Гр1Я	0.4	100	<i>Rubus anatolicus</i>	0
20	5Л2Я1Гр	0.4	100	<i>Calystegia silvatica</i>	0

верхнего яруса (глазомерно – от 0.1 до 1 [Неронов, 2002]), ОПП (глазомерно) и доминантов живого напочвенного покрова (табл. 1).

Диагностику почв ПП проводили в соответствии с генетической классификацией [Егоров и др., 1977], международные названия почв даны согласно системе WRB-2014, [Алябина и др., 2014]. Смешанные образцы почвы каждой ПП отбирали методом конверта. На всех ПП провели исследование морфогенетических, физико-химических и биологических свойств верхних горизонтов (0–20 см) дерново-карбонатных почв, где наиболее активно протекают биологические процессы [Вальков и др., 1999]. Содержание органического углерода в почве определяли методом Тюрина в модификации Никитина, влажность и плотность почв – весовым методом, рН водной суспензии почвы – потенциометрически. Запас гумуса (ЗГ) в слое мощностью (h, м) 0.2 м рассчитали с использованием данных плотности сложения (d, т/м³) и содержания гумуса (C, %): $ZG = h \times d \times C \times 100$, т/га. Определение скорости базального (БД) и субстрат-индуцированного дыхания (СИД) проводили в соответствии с методическими разработками Ананьевой с соавторами [2011]. Преинкубацию образцов осуществляли при оптимальной влажности почв (60% ПВ) в течение семи суток при температуре 22 °С в полиэтиленовых пакетах с воздухообменом. Скорость СИД оценивали по скорости дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой (0.2 мл/г сухой почвы; титр 0.05 г глюкозы) и инкубирования в течение четырёх часов при температуре 22 °С. Количество выделение углекислого газа также определяли в соответствии с методикой Галстяна [Галстян, 1974]. Скорость СИД для расчётов содержания углерода микробной биомассы (Смик) выражали в мкл СО₂/г почвы в час. Углерод микробной биомассы (Смик) рассчитывали по формуле: $S_{мик} (мкг С/г почвы) = СИД (мкл СО_2/г почвы/час) \times 40.04 + 0.37$ [Anderson, Domsch, 1978]. Содержание углерода микробной биомассы в общем углероде почвы рассчитывали как $S_{мик}/C_{орг}$, % [Ананьева и др., 2011]. Уровень активности каталазы определяли газометрическим методом, фосфатазы – колориметрически [Хазиев,

1982]. Оценка уровня ферментативной активности почв осуществлялась по шкалам Звягинцева [1978] и Гапонюк и Малахова [1985].

При оценке различий почвенных показателей ПП использовали t-критерий Стьюдента для независимых выборок (пакет программ Statistica 10). Уровень значимости – стандартный для биологических исследований ($p < 0.05$). Номенклатура видов дана в соответствии с базой The Plant List (TPL) [2022].

Дождевых червей учитывали согласно методике [Гиляров, 1975] из почвенно-зоологических проб 25×25 м² с 5–8-кратной повторностью. Собранные экземпляры хранили в 96%-м спирте. Морфо-экологические группы дождевых червей приведены по Перель [1975], классификация ареалов – согласно Городкову [1984]. Для изучения изменений в таксоценозах сравнили среднюю численность видов, морфо-экологических форм и зоогеографических групп дождевых червей. В расчётах использовали встречаемость – число проб, в которых отмечен вид, морфо-экологическая форма, зоогеографическая группа [Чернов, 1975], относительную численность (частоту) – долю вида, морфо-экологической формы, зоогеографической группы от общей численности дождевых червей на двух типах площадок. Индексы: биоразнообразие Шеннона, доминирования Симпсона и выровненности Пиелу рассчитали по Одуму [1975]. Изменчивость синэкологических индексов, количество видов дождевых червей в биогеоценозе и общей численности дождевых червей оценили с помощью коэффициента вариации CV. Чтобы сравнить коэффициенты вариации синэкологических показателей, биотопического видового богатства дождевых червей, использовали аппроксимативный F-тест [Forkman, 2005]. Разницу в относительном распространении видов, морфо-экологических и зоогеографических групп дождевых червей между таксоценозами, обитающими на двух типах пробных площадок оценили с помощью Z-test. Статистический анализ провели в PAST v. 3.12 [Hammer et al., 2001] и Statistica 10. Влияние физико-химических и биологических показателей почв на структуру населения дождевых червей изучили с помощью однофакторной Anova [Халафян, 2007].

Полученные результаты и их обсуждение

Растительная сукцессия. После гибели самшита в результате значительного осветления нижнего яруса леса практически монодоминантный напочвенный покров на отдельных участках (особенно с разреженным верхним ярусом) сформировали аборигенные и чужеродные виды: иглица колхидская *R. colchicus* (проективное покрытие 60–100%), ежевика священная *Rubus sanctus* Schreb. (покрытие 95–100%), герань Роберта *Geranium robertianum* L. (покрытие 85–100%), лук медвежий *Allium ursinum* L. (покрытие 85–90%), а также будра плющевидная *Glechoma hederacea* L., попой лесной *Calystegia silvatica* (Kit.) Griseb., барвинок малый *Vinca minor* L. и дюшенея индийская *Duchesnea indica* (Andrews) Focke (покрытие 80–100%). На пробных площадках зафиксировано в среднем 3 (1–8) чужеродных вида растений травяно-кустарничкового яруса, что составляет около 23% от общего видового богатства.

Изучение всхожести самшита показало, что все пробные площадки могут быть разделены на два типа, отличающихся по тенденциям динамики растительного покрова и числу всходов самшита (табл. 1). На ПП 1-го типа благодаря высокой сомкнутости крон деревьев верхнего яруса (0.8–1) не произошло существенного изменения уровня инсоляции в результате выпадения яруса из самшита. ОПП живого напочвенного покрова из рассеянно произрастающих *R. colchicus*,

D. filix-mas, *S. europaea* и т. д. не превышало 10%. В результате реализации почвенного банка жизнеспособных семян были отмечены всходы самшита высотой от 2–7 до 10–15 см. Соответственно, на ПП 1-го типа сохранились условия для прорастания семян и развития всходов *B. sempervirens*.

ПП 2-го типа отличались повышенным уровнем инсоляции под пологом участков леса, сомкнутость крон в верхнем ярусе которых не превышала 0.7. ОПП разросшегося живого напочвенного покрова на ПП 2-го типа составило 70–100%. Всходы *B. sempervirens* обнаружены не были или их число не превышало 3–5 шт.

Динамика почвенного компонента лесных экосистем. Для характеристики общих свойств дерново-карбонатных почв после гибели самшита получены средние показатели по совокупной выборке ПП (n=20) (табл. 2). Данные свидетельствуют, что исследуемые почвы функционируют при характерной для данного фациального подтипа нейтральной реакции почвенного раствора. Биологическая активность микробной биомассы и почвенных ферментов (каталазы – высокая, фосфатазы – средняя) способствует накоплению гумуса в верхних горизонтах (0–20 см). Почвы характеризуются как высоко гумусированные, обладающие активным микробным дыханием и очень высоким запасом углерода микробной биомассы (Смик). Содержание углерода микробной биомассы в общем органическом

Таблица 2. Средние значения параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) на пробных площадках двух типов

Показатель	Mean±Std.dev.
Плотность сложения, г/см ³	0.9±0.18
pH (H ₂ O)	7.2±0.5
Содержание гумуса, %	12.2±2.4
Запас гумуса в слое 0–20 см, т/га	239±14
Скорость БД, мкг СО ₂ /1г/ч	29.1±7.2
Скорость СИД, мкг СО ₂ /1г/ч	97.7±24.5
Содержание Смик, мкг С/1г	2152±541.3
Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ /100г/ч	33.4±10.3
Каталаза, мл О ₂ /1 г за 1 мин	13.9±2.9

Примечание: БД и СИД – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания; Смик – содержание углерода микробной биомассы; Mean±Std.dev. – среднее значение ±стандартное отклонение; n=20.

углероде почвы Смик/Сорг составляет 3%, располагаясь в границах оптимальных значений – 2–5% [Ананьева, 2003]. Следовательно, содержащаяся в почвах микробная биомасса справляется с переработкой органических остатков, попадающих в почву.

Анализ почвенных параметров ПП 1-го и 2-го типов подтверждает высокую микробиологическую и биохимическую активность дерново-карбонатных почв, способствующую накоплению в них органического вещества (табл. 3).

Верхние горизонты почв ПП обоих типов обладают рыхлым сложением, почвенные процессы происходят при нейтральной и сла-

бощелочной реакции, способствующей высокой активности каталазы и благоприятной для почвенных микроорганизмов. Свидетельством активно протекающей микробиологической деятельности в обоих случаях являются высокие значения скорости дыхания почвенной микробной биомассы (БД и СИД). В верхних горизонтах наблюдается накопление значительных запасов гумуса (153–250 т/га) и углерода микробной биомассы (Смик), а также оптимальное соотношение Смик/Сорг (2.5–4.7%). Для ПП 1-го и 2-го типов характерны также высокая и средняя активность биохимических процессов, катализируемых ферментом каталазой, из класса оксидоредук-

Таблица 3. Абсолютные значения параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) на пробных площадках двух типов

№ ПП	Плотность сложения, г/см ³	pH (H ₂ O)	Содержание гумуса, %	Скорость БД, мкг СО ₂ /1 г/ч	Скорость СИД, мкг СО ₂ /1г	Смик, мкг С/1г	Каталаза, мл О ₂ /1 г за 1 мин	Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ /100г/ч
ПП 1-го типа								
1	1.1	7.6	9.9	40.1	121.0	2677	17.2	26.4
3	1.0	7.7	9.2	30.6	90.8	2008	16.4	24.7
2	0.7	7.3	10.3	35.3	118.3	2617	11.8	26.1
4	1.1	8.0	10.9	26.6	90.8	2008	17.0	26.7
5	1.1	7.5	11.7	28.7	96.2	2226	15.3	26.9
6	0.8	6.8	15.4	27.1	107.3	2373	12.0	44.8
7	0.8	6.9	13.6	29.8	122.6	2412	11.7	38.1
8	1.0	7.2	10.8	36.1	95.3	2011	15.9	24.9
9	0.7	6.9	10.2	34.7	112.3	2528	12.3	25.8
10	1.1	6.6	10.8	38.8	117.7	2703	16.7	26.2
ПП 2-го типа								
11	1.1	6.6	16.2	17.9	74.3	1643	10.5	43.0
12	0.7	6.9	11.4	25.7	75.2	1663	17.4	38.9
13	1.1	6.7	12.4	23.2	58.7	1682	11.7	32.4
14	1.1	6.5	13.8	20.5	58.1	1204	14.2	36.3
15	0.7	7.0	14.4	26.9	107.3	2373	8.5	32.0
16	1.0	7.9	13.8	35.8	135.7	3002	16.6	28.3
17	0.7	7.1	14.4	25.4	82.4	2238	11.2	33.7
18	1.0	7.4	9.8	30.2	128.7	2975	12.3	25.4
19	0.7	7.2	16.2	26.1	108.9	1534	18.3	41.2
20	1.1	6.4	7.9	18.7	52.3	1156	11.5	67.1

Примечание: ПП – пробные площадки; БД и СИД – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания; Смик – содержание углерода микробной биомассы.

Таблица 4. Абсолютные значения параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) на пробных площадках двух типов

Показатель	ПП 1-го типа (n=10)	ПП 2-го типа (n=10)	t	p
Плотность сложения, г/см ³	0.94±0.2	0.92±0.2	0.24	0.81
pH (H ₂ O)	7.2±0.4	7.0±0.4	1.38	0.18
Содержание гумуса, %	11.3±1.9	13.0±2.7	-1.69	0.11
Скорость БД, мкг CO ₂ /1г/ч	32.7±4.8	25.0±5.4	3.37	0.00
Скорость СИД, мкг CO ₂ /1г/ч	107.2±12.8	88.2±30.1	1.84	0.08
Содержание Смик, мкг С/1г	2356±279	1947±669	1.79	0.09
Фосфатаза, мг P ₂ O ₅ /100г/ ч	29.1±6.7	37.8±11.7	1.11	0.28
Каталаза, мл O ₂ /1 г за 1 мин	14.6±2.4	13.2±3.3	-2.06	0.06

Примечание: ПП – пробные площадки; БД и СИД – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания; Смик – содержание углерода микробной биомассы. В таблице приведены среднее значение±стандартное отклонение; t – критерий Стьюдента для независимых выборок; p – вероятность нулевой гипотезы (различий между средними нет).

таз и гидролитическим ферментом фосфатазой, соответственно.

Таким образом, несмотря на динамику растительных сообществ после гибели самшита, дерново-карбонатные почвы сохраняют свойственные им параметры, характеризующиеся устойчивостью к внешним изменениям, по крайней мере, в краткосрочной перспективе. К такому выводу можно прийти также при сравнительном анализе средних значений почвенных параметров ПП 1-го и 2-го типа (табл. 4).

Разница в сомкнутости древостоя и ОПП живого напочвенного покрова практически не влияет на свойства почв исследуемых лесных участков. Средние значения большинства контролируемых почвенных параметров ПП 1-го типа сопоставимы с таковыми для ПП 2-го типа и не имеют статистически значимых различий ($p > 0.05$). Не наблюдается существенных различий как стабильных, генетически обусловленных показателей (плотность сложения, pH почвенной суспензии, содержание гумуса), так и более мобильных биологических параметров (микробные показатели, ферментативная активность), которые обычно первыми реагируют на происходящие в почвенной системе изменения. Исключение составил показатель скорости базального дыхания, более высокий в прохладных и тенистых условиях ПП 1-го типа. Возможно,

присутствует также некоторая тенденция к увеличению содержания гумуса и активности фосфатазы в почвах ПП 2-го типа на фоне разрастания живого напочвенного покрова и формирования дерновых горизонтов. В более долгосрочной перспективе развитие данной тенденции может привести к значимым отличиям исследуемых почв по показателям содержания гумуса и ферментативной активности.

В целом дерново-карбонатные почвы под погибшими самшитниками характеризуются генетически обусловленными физико-химическими свойствами и высокой биологической активностью, условия в них благоприятны для прорастания семян и дальнейшего развития всходов *B. sempervirens*. Слабое семенное возобновление *B. sempervirens* на ПП 2-го типа не является следствием изменения почвенных свойств, произошедших из-за гибели самшитников. Отсутствие достоверных различий в средних значениях исследуемых показателей, характеризующих ПП различного типа, может быть связано не только со стабильностью почвенной системы и слабым воздействием на неё изменений, произошедших после гибели *B. sempervirens*, но и с высоким пространственным варьированием почвенных показателей. На высокую вариабельность биологических почвенных параметров неоднократно указывали и другие

авторы [Вальков и др., 1999, 2008]. В условиях горного рельефа и разнообразия лесных экосистем почвы исследуемых территорий характеризуются достаточно широким спектром значений биохимических и микробиологических параметров даже в стабильных условиях функционирования.

Фауна и население дождевых червей.

Дождевые черви представлены десятью видами семейства Lumbricidae – *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891), *A. trapezoides* (Dugés, 1828), *A. handlirschi* (Rosa, 1897), *Dendrobaena attemsi* (Michaelsen, 1902), *D. nassonovi* (Kulagin, 1889), *D. schmidti* (Michaelsen,

Таблица 5. Видовой состав, численность (экз./м²), биотопическое распределение и принадлежность к зоогеографическим и морфо-экологическим группам дождевых червей на пробных площадках двух типов

ПП	Эдификатор фитоценоза	№	<i>D. schmidti</i>	<i>A. jassyensis</i>	<i>D. nassonovi</i>	<i>D. attemsi</i>	<i>H. patriarchalis</i>	<i>A. trapezoides</i>	<i>A. handlirschi</i>	<i>D. tellermanica</i>	<i>D. veneta</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>M. phosphoreus</i>
1-го типа	<i>Fraxinus excelsior</i>	1	11±3	–	5±1	–	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Carpinus orientalis</i>	2	20±4	16±3	–	16±4	12±3	–	–	–	–	–	–
	<i>Carpinus betulus</i>	3	5±2	27±5	–	5±1	–	–	–	–	–	–	–
		4	11±2	–	5±1	11±2	–	–	–	–	5±1	–	–
		5	12±3	8±1	–	8±1	12±3	–	4±1	–	–	–	–
	<i>Acer laetum</i>	6	–	16±3	8±1	8±1	–	40±10	–	–	8±1	32±6	–
	<i>Tilia begoniifolia</i>	7	–	–	4±1	–	–	8±2	8±2	–	–	–	–
	<i>Fagus orientalis</i>	8	5±1	20±4	36±6	–	36±6	–	–	–	–	–	–
		9	–	11±3	16±3	5±1	–	–	–	–	–	–	–
		10	22±6	3±1	3±1	6±2	53±8	–	–	–	–	–	–
2-го типа	<i>Carpinus orientalis</i>	11	8±2	–	4±1	4±1	–	–	–	4±1	–	–	–
	<i>Carpinus betulus</i>	12	5±1	5±1	–	5±1	–	–	–	–	–	–	5±1
		13	–	8±2	24±4	–	–	–	–	–	–	–	–
		14	5±1	5±1	–	–	–	–	–	–	–	–	21±4
	<i>Fraxinus excelsior</i>	15	35±8	6±2	–	–	–	–	–	–	6±2	–	–
		16	40±8	4±1	4±1	–	–	–	–	–	–	–	–
		17	19±5	–	=	–	–	–	–	–	–	–	–
		18	3±1	–	4±1	–	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Tilia begoniifolia</i>	19	–	4±1	=	–	–	–	–	–	–	–	–
		20	–	20±5	–	–	–	–	4±1	–	–	–	–
Тип ареала			К-К	Ср	К-К	Ср	Ср	К	Ср	ВА	Ср	К	К
Морфо-экологическая группа			пм	с/п	н	п	с/п	с/п	с/п	с/п	п/п	с/п	п

Примечание: ПП – пробные площадки; № – № биогеоценоза; **полужирным** выделены доминирующие виды; зоогеографические группы: К-К – крымско-кавказские, Ср – средиземноморские, К – космополитные, ВА – восточноевро-азиатские; морфо-экологические группы: пм – полиморфный, с/п – собственно почвенный, н – норник, п/п – почвенно-подстилочный, п – подстилочный.

1907), *D. tellermanica* (Perel, 1966), *D. veneta* (Rosa, 1886), *Octolasion lacteum* (Örley, 1881), *Helodrilus patriarchalis* (Rosa, 1893) и одним видом семейства Acanthodrilidae – *Microscolex phosphoreus* (Dugés, 1837) (табл. 5).

Эндемизм фауны невысок – два вида субэндемики Крыма и Кавказа. Преобладание редких для России таксонов со средиземноморским типом ареала косвенно свидетельствует о тёплом климате местообитаний (табл. 5). *Dendrobaena tellermanica* – вид кавказского происхождения с восточноевропейским ареалом. Космополитов немного – менее 28% фауны, что в целом не характерно для других районов российского Кавказа [Рапопорт, 2013; Рапопорт, Тсеркова, 2019; и др.].

Среди морфо-экологических форм преобладают собственно почвенные дождевые чер-

ви. Небольшая представленность таксонов, питающихся на поверхности почвы – норников, почвенно-подстилочных и подстилочных видов, типична для территорий с переменным гидротермическим режимом [Рапопорт, Тсеркова, 2019]. *Dendrobaena schmidtii* – полиморфный вид, популяции которого отличаются окраской и габитусом, занимая разные экологические ниши.

На ПП 1-го типа подтверждено обитание 9 видов дождевых червей (табл. 5). Биотопическое видовое богатство 2–6 видов. Состав доминантов разнообразен: в зависимости от микроусловий в разных биогеоценозах доминируют все отмеченные виды, за исключением *D. veneta*.

На участках леса с небольшой сомкнутостью древесного яруса (ПП 2-го типа) отме-

Таблица 6. Z-критерий и статистическая значимость различий общей численности дождевых червей, относительной численности видов, зоогеографических и морфо-экологических групп дождевых червей на пробных площадках двух типов

Виды, зоогеографические и морфо-экологические группы, численность	Общая численность	ПП 1-го типа, <i>p</i>	ПП 2-го типа, <i>p</i>	Z*	Статистическая значимость
<i>D. schmidtii</i>	199	0.43	0.57	-1.98	0.048
<i>A. jassyensis</i>	153	0.66	0.34	3.96	<0.0001
<i>D. nassonovi</i>	112	0.68	0.32	3.81	0.00014
<i>D. attensi</i>	68	0.87	0.13	6.10	<0.0001
<i>H. patriarchalis</i>	113	1.00	–	–	–
<i>A. trapezoides</i>	52	0.92	0.08	6.06	<0.0001
<i>A. handlirshi</i>	12	1.00	–	–	–
<i>D. tellermanica</i>	10	–	1.00	–	–
<i>D. veneta</i>	13	1.00	–	–	–
<i>O. lacteum</i>	32	1.00	–	–	–
<i>M. phosphoreus</i>	26	–	1.00	–	–
Общая численность	790	0.68	0.32	10.12	<0.0001
Крымско-кавказский	311.00	0.52	0.48	0.71	n.s.
Средиземноморский	359.00	0.83	0.17	12.51	<0.0001
Восточноевропейско-азиатский	10.00	–	1.00	–	–
Космополит	110.00	0.73	0.27	4.82	<0.0001
Собственно почвенные	0.66	0.34	597.00	7.82	<0.0001
Норники	0.68	0.32	112.00	3.81	0.00014
Почвенно-подстилочные	1.00	–	13.00	–	–
Подстилочные	0.87	0.13	68.00	6.10	<0.0001
Полиморфные	0.43	0.57	199.00	-1.98	0.048

Примечание: $z = (p-0.5)/\sigma$, $\sigma = \sqrt{(0.5(1-0.5)/N}$.

чены 7 видов. В таксоценах от 1 до 4 видов дождевых червей. В большинстве проб доминирует *D. schmidti*.

Сравнение выборок с помощью *Z*-test показало значимые различия между таксоценами дождевых червей двух типов площадок по всем изучаемым параметрам, за исключением относительной численности крымско-кавказских видов (табл. 6). Положительные значения *Z*-test с высокой статистической значимостью получены для общей численности дождевых червей, относительной численности *D. attemsi*, *A. trapezoides*, *A. jassyensis*, *D. nassonovi*, зоогеографических групп со средиземноморским и космополитным типом ареала и видов, относящихся к собственно почвенной, подстилочной и норной формам. Все перечисленные виды и морфологические и зоогеографические группы полнее представлены на ПП 1-го типа. На площадках 2-го типа достоверно выше относительная численность *D. schmidti*, и, соответственно, относительная численность полиморфной группы, о чем свидетельствуют отрицательные значения *Z*-теста и значение $p \leq 0.05$.

Таким образом, нулевая гипотеза об отсутствии различий относительной численности видов, большинства зоогеографических и морфо-экологических групп дождевых червей на двух типах площадок была отвергнута.

Изучение относительной численности (частоты) и встречаемости видов, хорологических и морфологических групп позволяет сделать выводы о распределении дождевых червей в пределах изученных биогеоценозов (рис. 1). Виды, особенно требовательные к влажности среды обитания – *H. patriarhalis* и *D. veneta* отмечены исключительно на ПП 1-го типа, как и два других вида – *A. handlirshi* и *O. lacteum* (рис. 1 а, б). Встречаются чаще

и составляют большую долю в общей численности на ПП 1 типа *D. mariupolienis*, *D. attemsi* и *A. trapezoides*.

Неморально-степной *D. tellermanica*, благодаря наличию диапаузы, хорошо приспособленный к перенесению неблагоприятных гидротермических условий, и собственно почвенный *M. phosphoreus* зарегистрированы нами только на ПП 2-го типа (рис. 1 а, б).

На ПП 2-го типа значительно ниже относительная численность и встречаемость средиземноморских видов (рис. 1 в, г). Распределение космополитов более агрегировано – они встречаются реже, но большей численностью. Как известно, большинство космополитных видов дождевых червей характеризуются поведенческой стратегией избегания неблагоприятных факторов среды.

У собственно почвенных видов при уменьшении сомкнутости древесного яруса (ПП 2-го типа) сокращается относительная численность, тогда как встречаются они примерно в том же количестве проб (рис. 1 д, е). У норников и, особенно, подстилочных видов, уменьшаются оба показателя. Полиморфный *D. schmidti* несколько более обилен на ПП 2-го типа, хотя встречаемость его остаётся прежней. Представитель почвенно-подстилочной морфо-экологической группы отмечен исключительно на ПП 1-го типа.

Синэкологические индексы, рассчитанные для таксоценов дождевых червей, показали их значительную вариабельность (рис. 2, табл. 7).

При коэффициенте вариации до 10% изменчивость слабая, при 11–25% – средняя, более 25% – сильная [Лакин, 1980]. У всех расчётных значений, за исключением индекса Пиелу (ПП 1-го типа), отмечена сильная изменчивость. В целом, варьирование индек-

Таблица 7. Коэффициент вариации синэкологических характеристик популяций дождевых червей на пробных площадках двух типов и результаты аппроксимативного F-теста ($dF=71$, $p \leq 0.05$) для коэффициентов вариации

Пробные площадки	Шеннона	Симпсона	Пиелу	Общая численность дождевых червей	Видовое богатство
ПП 1-го типа	27.27	35.73	16.59	59.2	31.2
ПП 2-го типа	75.47	43.24	59.07	53.2	43.2
Аппроксимативный F-Test	5.40	1.40	9.89	0.85	1.79

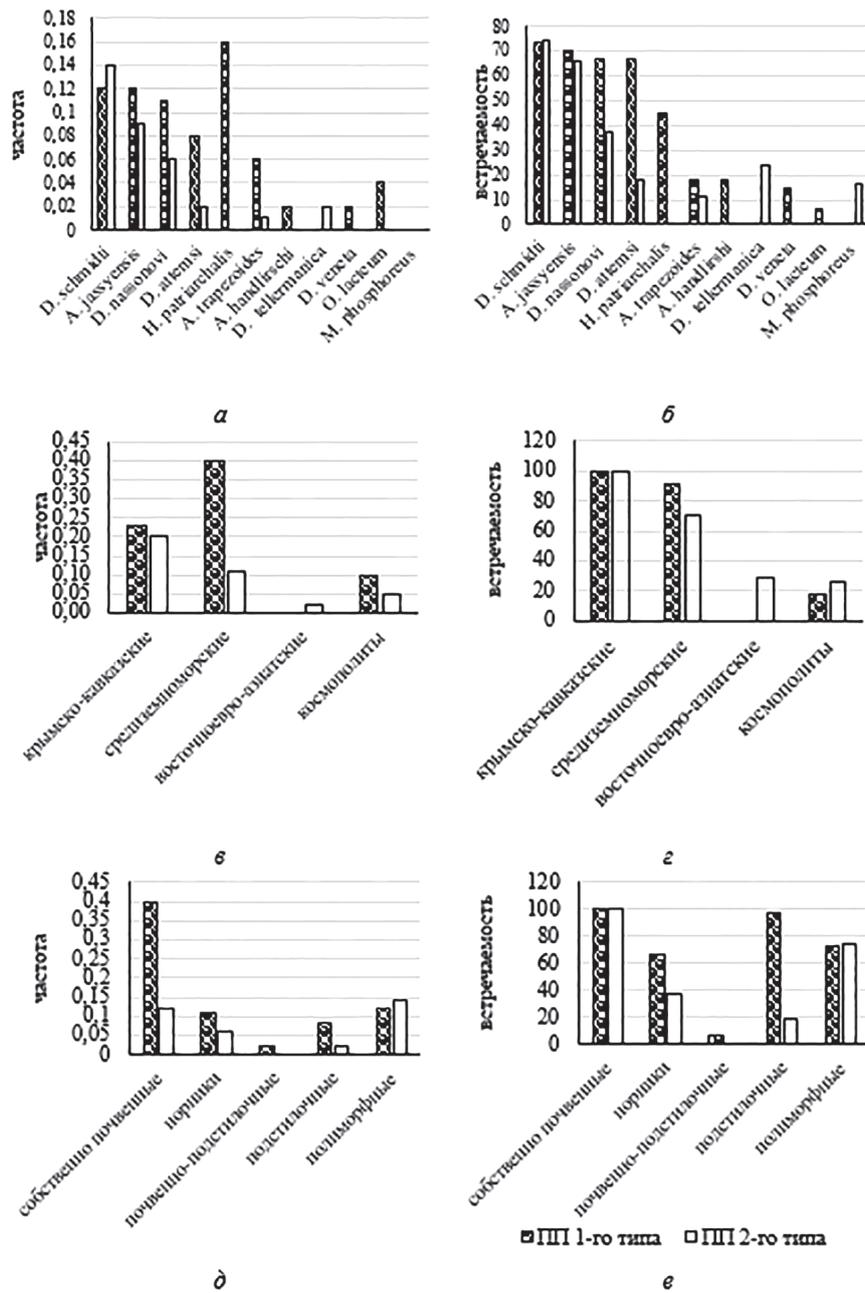


Рис. 1. Относительная численность (частота) и встречаемость видов (а, б), зоогеографических групп (в, г) и жизненных форм (д, е) дождевых червей на пробных площадках двух типов.

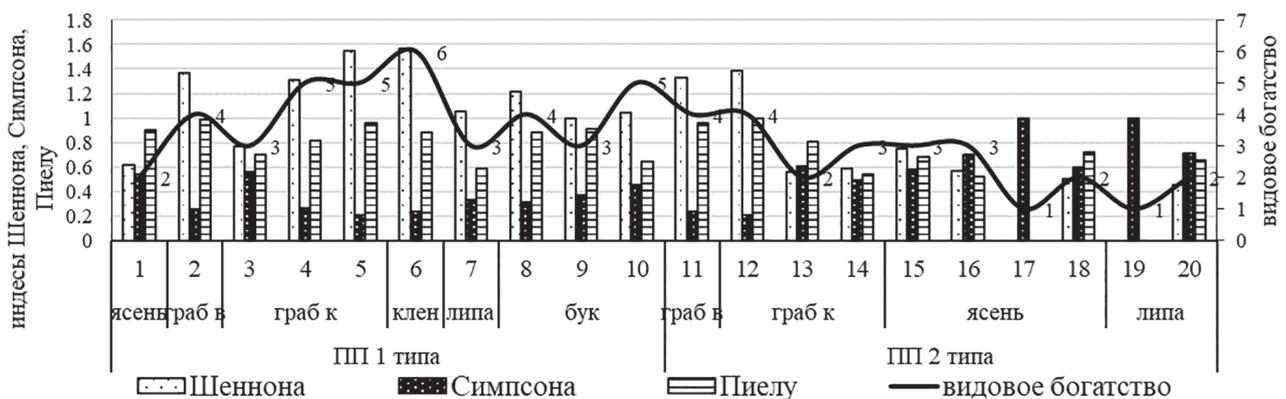


Рис. 2. Коэффициенты биоразнообразия (индекс Шеннона), доминирования (индекс Симпсона) и выравненности (индекс Пиелу) и видовое богатство дождевых червей на пробных площадках двух типов.

сов Шеннона, Симпсона и Пиелу в 1.2–3.6 раза выше на ПП 2-го типа, что косвенно свидетельствует о большей вариабельности условий микроместообитаний на участках с меньшей сомкнутостью древесного яруса. Сравнение двух коэффициентов вариации показывает, что различия в общей численности и индексах доминирования менее 1.5, то есть недостоверны [Forkman, 2005]. Значения апросимативного F-теста для индексов Шеннона, Пиелу и видового богатства достоверно указывают на существенные различия коэффициентов вариации синэкологических характеристик у таксоценов дождевых червей площадок разного типа.

Изучение зависимости характеристик фауны и населения дождевых червей от абсолютных значений изученных параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) в одномерной *Anova* на площадках двух типов не выявило ни одной пары зависимых переменных. Близка к достоверной ($F=2.5$, $p=0,07$) только зависимость относительной численности *O. lacteum* от содержания гумуса в почве.

Заключение

В настоящее время на отдельных лесных участках Черноморского побережья российской части Кавказа наблюдается естественное возобновление самшита, как следствие реализации почвенного банка семян. Исследованные пробные площадки можно разделить на два типа – первые, в пределах которых самшит возобновляется более успешно, и вторые, на которых всходы совсем не зарегистрированы, или их количество не превышает нескольких единиц. Наиболее интенсивное прорастание семян отмечено на затенённых участках леса с высокой сомкнутостью крон деревьев верхнего яруса и небольшим общим проективным покрытием травянистых и кустарничковых видов растений. На осветлённых участках леса с общим проективным покрытием 70–100% возобновление самшита практически отсутствует.

Почвенные показатели лесных экосистем в настоящее время почти не оказывают влияния на прорастание семян и приживаемость всходов *B. sempervirens*. Свойства дерно-

во-карбонатных почв остаются благоприятными для дальнейшего развития самшитников. Стабильность почвенной системы может являться причиной того, что не установлено значимых различий между средними значениями изученных показателей, характеризующих ПП различного типа. Но возможно отсутствие достоверных различий связано и с высоким пространственным варьированием почвенных показателей, характерным для горных лесных экосистем. Тем не менее, намечающиеся тенденции увеличения биологической и ферментативной активности почв, содержания гумуса (следствие разрастания напочвенного покрова и формирования дерновых горизонтов) в более долгосрочной перспективе могут привести к определённым изменениям почвенных параметров и требуют дальнейшего изучения.

Высокая изменчивость численности и видового состава дождевых червей, отмеченная на обоих типах площадок, на наш взгляд, является отражением мозаичности условий микроместообитаний, что характерно для горного рельефа с выраженной сезонной динамикой выпадающих осадков. Косвенно подтверждает переменный режим расходования влаги преобладание в видовом богатстве видов со средиземноморским типом ареала и представителей собственно почвенной морфо-экологической группы.

На участках леса с большей всхожестью самшита многочисленны влаголюбивые дождевые черви и редкие для России таксоны со средиземноморским типом ареала, из морфо-экологических групп – виды, питающиеся на поверхности почвы. Высокие индексы биоразнообразия и выравненности, на наш взгляд, свидетельствуют о благоприятном для дождевых червей гидротермическом режиме. Там, где самшит почти не возобновляется, распределение космополитных видов агрегировано, встречаются монодоминантные таксоцены, выше вариабельность синэкологических индексов. Только здесь отмечен восточноевро-азиатский вид, адаптированный к перенесению засушливого периода.

Значимые различия между фауной и населением дождевых червей на площадках с

высокой и низкой численностью всходов самшита, по нашему мнению, отражают общие топические предпочтения большинства видов дождевых червей и самшита вечнозелёного, тяготеющих к затенённым местообитаниям ввиду их большей влажности и защищённости от инсоляции.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников Хостинского участка Кавказского государственного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова за предоставленную возможность проведения исследований, Винокурова Н.Б., Ланцова В.И., Кармокова М.Х., Юсупова З.М. за активное участие в отборе почвенно-зоологических проб, А.Ю. Пузаченко – за помощь в освоении статистических методов.

Финансирование работы

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-04-00961 и 20-54-56030 Иран_т, а также в рамках государственных заданий № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)» и № 122011900453-0 «Экология, биология видов и структурная организация сообществ ресурснозначимых беспозвоночных лесных экосистем Северного Кавказа».

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

Акатова Ю.С., Резчикова О.Н., Грабенко Е.А. Отклик биоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи на гибель самшита колхидского // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на Западном Кавказе: Материалы междунар. конф. Нальчик, 2019. С. 94–95.

- Алябина И.О., Андроханов В.А., Вершинин В.В. и др. Единый государственный реестр почвенных ресурсов России. Версия 1.0. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева Россельхоз-академии, 2014. 768 с.
- Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.
- Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г. Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1327–1333.
- Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Методология исследования биологической активности почв на примере Северного Кавказа // Научная мысль Кавказа. Изд-во СКНЦВШ, 1999. № 1. С. 32–37.
- Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Почвы юга России: генезис, география, классификация, использование и охрана. Ростов н/Д: Эверест, 2008. 276 с.
- Галстян А.Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айастан, 1974. 275 с.
- Гапонюк Э.И., Малахов С.В. Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Труды 4-го Всесоюзного совещания. Обнинск, июнь 1983. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 3–10.
- Гиляров М.С. Учёт крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–29.
- Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Изменение биологических свойств дерново-карбонатных почв особо охраняемых территорий Западного Кавказа, вызванное усыханием *Vixus sempervirens* L // Учёные записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2020. Т. 162. № 1. С. 162–179.
- Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.
- Дворецкая Е.В. Влияние природно-климатических факторов на обилие и распределение подроста самшита колхидского // Лесоведение. 2010. № 4. С. 27–33.
- Дворецкая Е.В. Характеристика древостоев *Vixus colchica* и их состояние с 2005 по 2009 год // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций: Науч. тр. Сочинского национального парка. М.: Буки Веди, 2016. Вып. 7. С. 41–53.
- Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 224 с.
- Жукова А.И., Григорьев И.В., Григорьева О.И., Ледяева А.С. Лесное ресурсоведение. СПб.: СПбГЛТА, 2008. 213 с.
- Звягинцев Д.Г. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых её показателей // Почвоведение. 1978. № 6. С. 48–54.
- Лазук П.Д. Типы леса хостинской заповедной рощи. Труды Кавказского государственного заповедника. 1960. Вып. 6. С. 66–86.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Неронов В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 139 с.

- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 186 с.
- Перель Т.С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- 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. Том 13. № 4. С. 124–140.
- Рапопорт И.Б. Высотное распределение дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журнал. 2013. № 1. С. 3–10.
- Резчикова О.Н. Характер возобновления *Taxus baccata* на Западном Кавказе // Вестн. Адыгейского гос. ун-та. Сер. 4: Естественно-математические и технические науки. 2017. Вып. 3(206). С. 88–94.
- Рыбак Е.А. Общая характеристика климата и климатообразующих факторов района исследований // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций: Науч. тр. Сочинского национального парка. М.: Буки Веди, 2016. Вып. 7. С. 26–31.
- Семагина Р.Н. Растительность колхидских субтропических лесов Сочинского побережья Кавказа // Почвенно-биогеоэкологические исследования: Тр. Кавказского государственного заповедника. М., 1990. Вып. 14. С. 33–44.
- Солтани Г.А., Рыбак Е.А. Прогнозирование направления сукцессии самшитников Черноморского побережья Кавказа // Социальные, экономические, технологические и экологические аспекты устойчивого развития регионов России: Сб. науч. статей Всерос. научн. конф. Сочи, 23–26 окт. Сочи: ИП Кривлякин С.П., типогр. «Оптима», 2018. С. 275–281.
- Хазиев Ф.Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука, 1982. 203 с.
- Халафян А.А., *Statistica 6*. Статистический анализ данных. М.: Бином-Пресс, 2007. 512 с.
- Чадаева В.А., Пшегусов Р.Х. Семенное возобновление самшита колхидского (*Buxus colchica* Pojark.) в условиях эпифитотии самшитников российской части Кавказа // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2020. № 6. С. 55–73. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-6-55-73
- Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований / Под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1975. С. 198–213.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology and Biochemistry. 1978. Vol. 10. No. 3. P. 215–221.
- Bouché M.B. Stratégies lombriciennes. Soil Organisms as Components of Ecosystems // Eds. U. Lohm and T. Persson. Ecological Bulletin. 1977. Vol. 25. P. 122–132.
- Busse M.D., Cochran P.H., Barrett J.W. Changes in Ponderosa Pine Site Productivity following Removal of Understory Vegetation // Soil Science Society of America Journal. 1996. Vol. 60. 1614e1621. <https://doi.org/10.2136/sssaj1996.03615995006000060004x>
- Forkman F.J. Coefficients of Variation – an Approximate F-Test. Licentiate thesis. 2005. 63 p. ISSN 1652-3261. ISBN 91-576-6886-8.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4. 2001. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Holdsworth A.R., Frelich L.E., Reich P.B. Regional extent of an ecosystem engineer: earthworm invasion in Northern hardwood forests // Ecological Applications. 2007. Vol. 17. P. 1666–1677.
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers // European Journal of Soil Biology. 1997. Vol. 33. P. 159–193.
- Lavelle P., Caro G., Hartmann C., Decaëns T., Barot S., Mora P., Mathieu J. Earthworms as key actors in self-organized soil systems // *Ecosystem Engineers* / Ed. K. Cuddington. Academic Press, 2007. P. 77–107.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns Th., Grimaldi M., Jiménez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions // *Soil Science*. 2016. Vol. 181. P. 101–109.
- Pshegusov 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. T. 12. No. 1. С. 102–115.
- Rapoport I.B., Puzachenko A.Yu., Csuzdi C., Tsepkova N.L. Preliminary estimation of the influence of *Cydalima perspectalis* invasion on the species composition and structure of earthworm population (*Oligochaeta: Lumbricidae, Acanthodrilidae*) in the range of *Buxus sempervirens* (Western Caucasus) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13. No. 1. P. 140–157.
- Rapoport I.B., Tsepkova N.L. Earthworm Populations (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the Basin of the Middle Reaches of the Bol'shaya Laba River (Northwestern Caucasus, Buffer Zone of Caucasian Nature Reserve) // *Biology Bulletin*. 2019. Vol. 46. No. 9. P. 12–29.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G.G., Eisenhauer N. Climate change effects on earthworms – a review // *Soil organisms*. 2020. Vol. 91(3). P. 113–137. <https://doi.org/10.25674/so91iss3pp114>
- The Plant List (TPL) // Available at: (<http://www.theplantlist.org>). Accessed 27 March 2022.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth H.M., Vsevolodova-Perel T.S. Invasion patterns of Lumbricidae into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // *Biological Invasions Belowground: Earthworms as Invasive Species* / Ed. P.F. Hendrix. Dordrecht: Springer, 2006. P. 23–34.

Wang F., Zou B., Li H., Li Z. The effect of understory removal on microclimate and soil properties in two subtropical lumber plantations // Journal of Forest Research. 2014. Vol. 19(1). P. 238–243. <https://doi.org/10.1007/s10310-013-0395-0>

Wardle D.A., Zackrisson O. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties // Nature. 2005. Vol. 435. P. 806–810. <https://doi.org/10.1038/nature03611>

DYNAMICS OF FOREST ECOSYSTEM COMPONENTS IN THE BLACK SEA COAST OF THE CAUCASUS AGAINST THE BACKGROUND OF BOXWOOD DESTRUCTION AS A RESULT OF *CYDALIMA PERSPECTALIS* WALKER (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE) INVASION

© 2023 Rapoport I.B., Gorobtsova O.N.*, Chadaeva V.A., Tembotov R.H., Gedgafova F.V., Uligova T.S., Khakunova E.M.

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science,
Nalchik, 360051; Russia
e-mail: *ecology_lab@mail.ru

The situation when the invasion of one species indirectly leads to ecosystem consequences of a larger scale is considered. The work was carried out in the relict ecosystem of Colchis, the flora and fauna of which was formed more than 15 million years ago. Disappearance of boxwood, the edifier of Colchian ecosystems, in the short term has not led to a significant change in soil characteristics. The succession of plant communities was expressed by an increase in vegetation cover of native plant species under the active introduction of alien species. The rates of seed regeneration of boxwood decreased, especially in the areas with low density of tree canopy. The study of the distribution of earthworms showed the general topical preferences of boxwood sprouts and most species of large soil oligochaetes that prefer shaded stations and moistened habitats.

Key words: South-Western Caucasus, invasion, boxwood, forest ecosystem succession, sod-carbonate soils, earthworms.

ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РАСТЕНИЙ ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ КАВКАЗА В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН

© 2022 Соколова В.В.^a*, Хомутовский М.И.^b**, Виноградова Ю.К.^a

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

^b Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991, Россия

e-mail: *soka22@mail.ru, **maks-bsb@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.04.2022. После доработки 19.08.2022. Принята к публикации 02.11.2022

В статье представлены результаты изучения натурализации растений экспозиции флоры Кавказа в Главном ботаническом саду РАН (г. Москва). Для выявления признаков, способствующих потенциальному успеху инвазии, проведено сравнение натурализовавшихся и ненаатурализовавшихся видов. Из преднамеренно интродуцированных в течение 76 лет 1246 таксонов успешно натурализовались 57 видов (4.5%), а реально «сбежали» за пределы экспозиции 12 видов (менее 1%). Расселению устойчивых неприхотливых растений способствовало ослабление ухода за коллекциями в 1990-х гг. После проведённой в 2020 г. ревизии ещё 17 видов перешли в фазу натурализации. Наибольшую степень натурализации проявили виды семейств *Ariaceae* и *Boaginiaceae*. Естественное возобновление отмечено у 440 видов, причём наибольшее количество натурализовавшихся таксонов (19%) относится к растениям, возобновляющимся как вегетативно, так и самосевом, тогда как среди размножавшихся только самосевом натурализовалось 16% видов, а среди распространяющихся вегетативным способом – только 6%. В наибольшей степени приспособились к условиям г. Москвы представители субальпийского высокогорья и лесных сообществ Кавказа. Ни один вид, приуроченный к полупустыням, аридным редколесьям, нагорно-ксерофитным сообществам, степям, альпийским лугам, высокогорным скалам и осыпям и субтропическим лесам Колхиды и Талыша не стал инвазионным. Среди натурализующихся растений преобладали короткокорневищные и длиннокорневищные многолетние травянистые растения. Не получило подтверждения распространённое мнение о трудности интродукции эндемичных растений. По доле натурализующихся видов они незначительно уступали широкоареальным видам, а по числу высокоинвазионных и инвазионных – превосходили их. Выявлен комплекс признаков, позволяющий прогнозировать высокую вероятность трансформации преднамеренно интродуцированных видов растений в инвазионные. Результаты анализа инвазионной активности видов Кавказа будут использованы для предотвращения введения в культуру агрессивных чужеродных растений и разработки научно обоснованного подхода к экспонированию растений.

Ключевые слова: чужеродные растения, натурализация, флора Кавказа, Главный ботанический сад, Москва.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-55-68

Введение

Преднамеренная интродукция растений резко возросла за последние два столетия и не проявляет признаков замедления. По последним данным, в Европе зарегистрировано 4139 натурализовавшихся растений, что на 390 таксонов (или 9.6%) больше по сравнению с инвентаризацией, проведённой в 2000-х гг. в рамках проекта DAISIE [Rušek et al., 2022]. Знание основ инвазионной биологии необходимы работникам интродукционных учреждений для предотвращения введения в культуру потенциально агрессивных чужеродных растений [Виноградова, 2015]. В настоящее время 51% всех известных видов сосудистых растений в мире выращиваются в частных или ботанических садах, а чаще и в тех, и в других [van Kleunen et al., 2018]. Непредвиденным последствием интродукции многих тысяч растений стала их последующая натурализация и внедрение в естественные растительные сообщества. Выявлено, что те натурализовавшиеся виды, которые выращивались в частных или ботанических садах, натурализовались в большем числе регионов земного шара, чем виды, которые никогда не

журодных растений [Виноградова, 2015]. В настоящее время 51% всех известных видов сосудистых растений в мире выращиваются в частных или ботанических садах, а чаще и в тех, и в других [van Kleunen et al., 2018]. Непредвиденным последствием интродукции многих тысяч растений стала их последующая натурализация и внедрение в естественные растительные сообщества. Выявлено, что те натурализовавшиеся виды, которые выращивались в частных или ботанических садах, натурализовались в большем числе регионов земного шара, чем виды, которые никогда не

культивировались. Виды, интродуцированные в садоводческих целях, натурализуются быстрее, чем чужеродные виды, интродуцированные другими путями [van Kleunen et al., 2018].

Создание ботанических садов исторически было обусловлено потребностями экономической ботаники и декоративного садоводства. В настоящее время эта роль снижается, и стратегией ботанических садов становится, в первую очередь, глобальное сохранение естественного биоразнообразия [Havens et al., 2006]. Задача по сохранению биоразнообразия в Aichi Biodiversity Target 9 сформулирована жёстко: «Инвазионные чужеродные виды и пути их проникновения в естественные сообщества должны быть идентифицированы и подвергнуты ранжированию по степени приоритетности. Наиболее угрожающие (агрессивные) виды должны жёстко контролироваться или уничтожаться, а меры по контролю путей распространения таких видов для предотвращения их интродукции и натурализации должны быть разработаны и приняты» [цит. по: Виноградова, 2012].

В связи с этим в настоящее время приоритетом является установление характеристик видов, которые способствуют потенциальному успеху инвазии [Виноградова и др., 2012; Куклина и др., 2015; Яценко, Виноградова, 2018; Швецов, 2020]. Однозначного объяснения причин того, почему чужеродные виды более обильны в регионах вторичного ареала, чем в регионах естественного ареала, до сих пор нет [Виноградова и др., 2010]. Именно в ботанических садах, как очагах первичной преднамеренной интродукции, необходимо тщательно изучать тенденцию к натурализации выращиваемых растений и выявлять полезные и негативные свойства интродуцированных видов [Богачёв и др., 2022; Харкевич, 1966]. Определение опасности инвазионных видов растений и предотвращение их распространения позволит сократить затраты на борьбу с последствиями этого процесса [Miller et al., 2006; Burt et al., 2007; Хорун, 2011; Roberts et al., 2011; Файвуш, Таманян, 2014; Виноградова и др., 2015].

К одним из наиболее агрессивных и опасных инвазионных видов относятся расте-

ния кавказского происхождения *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *H. mantegazzianum* Sommier & Levier [Pyšek et al., 2007; Дгебуадзе, 2014; Петрова, 2015; Захожий и др., 2022]. В настоящий момент среди чужеродных видов Московского региона, включающего г. Москву и Московскую область, доля растений с кавказским ареалом составляет 1.6% [Майоров и др., 2020]. Поэтому крайне важным является понимание процессов натурализации именно видов горных систем Кавказа, как района со схожими со Средней Россией климатическими условиями.

В Главном ботаническом саду РАН (г. Москва) создание ботанико-географических экспозиций отдела природной флоры началось в 1945 г. Предполагалось возможно более полно представить различные элементы растительности всей страны. Изначально экспозиция флоры Кавказа была создана на равнинной территории, а затем в 1974–1975 гг. её перенесли на другой участок, где были сформированы равнинная лесная и горная части. Исходный материал для экспозиции поступал практически из всех флористических районов и с различных высотных поясов Кавказа. Часть видов была выращена из семян, поступивших по Делектусу, в том числе из ботанических садов. На экспозиции произрастали растения из всех основных растительных сообществ Кавказа: горных лиственных и хвойных лесов, аридных редколесий, низинных и предгорных субтропических колхидских и талышских лесов, субальпийских редколесий и стлаников, субальпийских лугов, высокогорных альпийских лугов и ковров, субальпийского высокотравья, интразональных послелесных и приречных лугов, представители степной, петрофитной, нагорно-ксерофитной и прибрежно-водной растительности [Ботанико-географические экспозиции..., 2007].

В первые годы создания экспозиции флоры Кавказа происходило быстрое накопление растительного материала. Так, к 1961 г. коллекция уже включала 763 образца. При переносе экспозиции в 1974 г. не удалось сохранить 343 образца. Однако, уже к 1988 г. коллекционный фонд достиг максимального значения за все годы исследований – 887 образцов. В 1990-х гг. уход за растениями

существенно сократился, прекратились регулярные экспедиции. В результате, за период 1991–2004 гг. было утеряно 678 образцов, в основном, высокодекоративных и нуждающихся в особой агротехнике растений.

Многолетний опыт наблюдений и ослабление ухода за экспозицией в последние несколько десятилетий позволяют сделать обоснованный вывод об устойчивости оставшейся части преднамеренно интродуцированных растений в климатических условиях г. Москвы и повышает ценность коллекции растений Кавказа для изучения инвазионного процесса.

Цель настоящей работы – выявление особенностей биологии, экологии и таксономии растений флоры Кавказа, определяющих инвазионный потенциал видов в климатических условиях г. Москвы.

Материалы и методика

Наблюдения за живыми растениями на экспозиции Кавказа и в питомнике отдела флоры проводились в 2014–2021 гг. Учтены данные, приведённые в монографиях «Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы» [Майоров и др., 2013] и «Спонтанная флора территории Главного ботанического сада как отражение динамики внедрения чужеродных видов растений в естественные экосистемы» [Виноградова и др., 2020]. Со времени создания списка спонтанной флоры территории Главного ботанического сада [Виноградова и др., 2020] выявлено ещё 17 таксонов, демонстрирующих высокий риск реализации инвазионного потенциала.

В комплексный анализ (по таксономии, жизненным формам, площади естественного ареала и др.) включено 1246 таксонов (2805 образцов) из 432 родов, относящихся к 106 семействам. Эти таксоны разделены на две группы – натурализовавшиеся в Главном ботаническом саду РАН и не натурализовавшиеся, то есть не сформировавшие спонтанные популяции. Натурализовавшиеся виды разделены на 4 группы по их инвазионному потенциалу.

В оценке инвазионного потенциала натурализовавшихся видов мы опирались на

классификацию европейских ботанических садов [Sharing information..., 2022]. Статус 1 присвоен чужеродным видам, массово распространённым как на территории ГBS РАН, так и за его пределами, статус 2 – видам, активно расселяющимся по территории ГBS, не занятой коллекцией, статус 3 – видам, сформировавшим локальные спонтанные популяции вне коллекции, а в случае вегетативного разрастания – устойчивые клоны, утратившие физическую связь с материнскими растениями, статус 4 – видам, хотя бы единожды отмеченным вне коллекционного участка.

В группу натурализовавшихся не включены растения (383 вида), которые самовозобновляются на экспозиции, но не проявляют склонности к дальнейшему расселению. Не включены также виды, которые натурализуются в границах ГBS РАН на других экспозициях (флоры Европы, дендрария, декоративных растений и на производственной территории), но на кавказской коллекции не дичали.

При анализе влияния жизненной формы на адаптационные возможности растений, использована классификация жизненных форм (с некоторыми изменениями), принятая в научном издании «Растения природной флоры Главного ботанического сада...» [Растения..., 2013]. Изученные виды отнесены к 16 биоморфологическим группам, причём многолетние травянистые растения по способности к вегетативному размножению разделены на 3 группы – вегетативно-подвижные, вегетативно-малоподвижные и вегетативно-неподвижные.

При анализе распространения растений мы подразделили виды на 3 категории: широкоареальные, узкоареальные и эндемики. Под широкоареальными понимали виды, распространённые на нескольких материках в пределах одной или нескольких смежных природных зон; под узкоареальными – распространённые на части материка; к группе эндемиков отнесены виды, приуроченные к кавказскому региону.

Ботанико-географические районы приняты в соответствии с Проектом «Конспекта флоры Кавказа» [Меницкий, 1991]. Номенклатура семейств и видов приведена в

соответствии с базой данных World Checklist of Vascular Plants (WCVP) [The World Checklist, 2022]. Подтверждающие гербарные сборы хранятся в Гербарии ГБС РАН [МНА].

Результаты и их обсуждение

Из испытанных за 76 лет на экспозиции Кавказа 1246 таксонов проявили выраженную способность к натурализации в условиях ГБС РАН только 57 видов (4.5%). Реально за пределы экспозиции «сбежали» 12 видов, имеющие 1 и 2 категорию статуса, то есть ценотический барьер преодолело менее 1% от всех испытанных видов. За границы ГБС РАН ни один преднамеренно интродуцированный вид не вышел. Таким образом, наши данные не подтверждают гипотезу, известную как «правило 10» [Kühn et al., 2004], согласно которой только 10% чужеродных видов, преодолевших один из барьеров, преодолевают следующий барьер. Экологический и репродуктивный барьеры преодолевает большая часть преднамеренно интродуцированных растений, поскольку коллекция собирается целенаправленно и много внимания уделяется подбору устойчивых видов. Напротив, ценотический барьер преодолевает меньше 10% самовозобновляющихся растений, поскольку сотрудники ГБС РАН контролируют расселение этих видов агротехническими методами. По всей вероятности, «правило 10» касается только непреднамеренно интродуцированных растений, и в интродукционных учреждениях оно не действует.

За время существования экспозиции наибольшее количество образцов привезено из районов Центрального и Западного Кавказа, Западного, Южного и Центрального Закавказья. Натурализовавшиеся растения практически без потерь пережили перенос экспозиции в 1974 г., а в 1990-е гг. получили возможность активно распространяться. В настоящее время 66 образцов 57 видов (29%) из 229 образцов, культивируемых на экспозиции, относятся к успешно натурализовавшимся (рис. 1).

Натурализовавшиеся образцы, в основном, привезены из Центрального и Западного Кавказа (рис. 2), поэтому особое внимание по контролю расселения нужно уделять образцам именно этого происхождения. Также существенная доля натурализовавшихся на экспозиции образцов (15%) имеет своим источником не природные сообщества, а получена из других ботанических садов. Это ещё раз подтверждает гипотезу о том, что фактором, сокращающим продолжительность лаг-фазы, является преднамеренная интродукция растений из вторичного ареала вида, где уже произошёл отбор генотипов, приспособленных к новым условиям произрастания.

На основе собственных полевых наблюдений за растениями экспозиции флоры Кавказа и обобщения литературных данных нами выявлено 57 видов, демонстрирующих признаки инвазионности.

К высокоинвазионным растениям (статус 1) отнесён один вид – *Heracleum sosnowskyi*

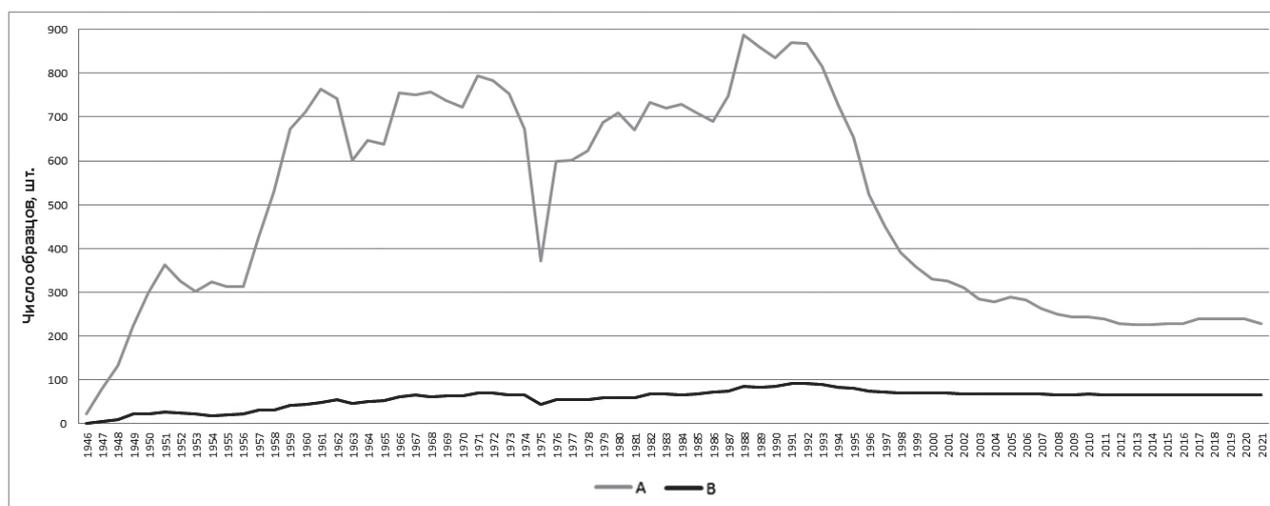


Рис. 1. Многолетняя динамика изменения численности образцов в коллекции: всех изученных – А, из них впоследствии натурализовавшихся – В.

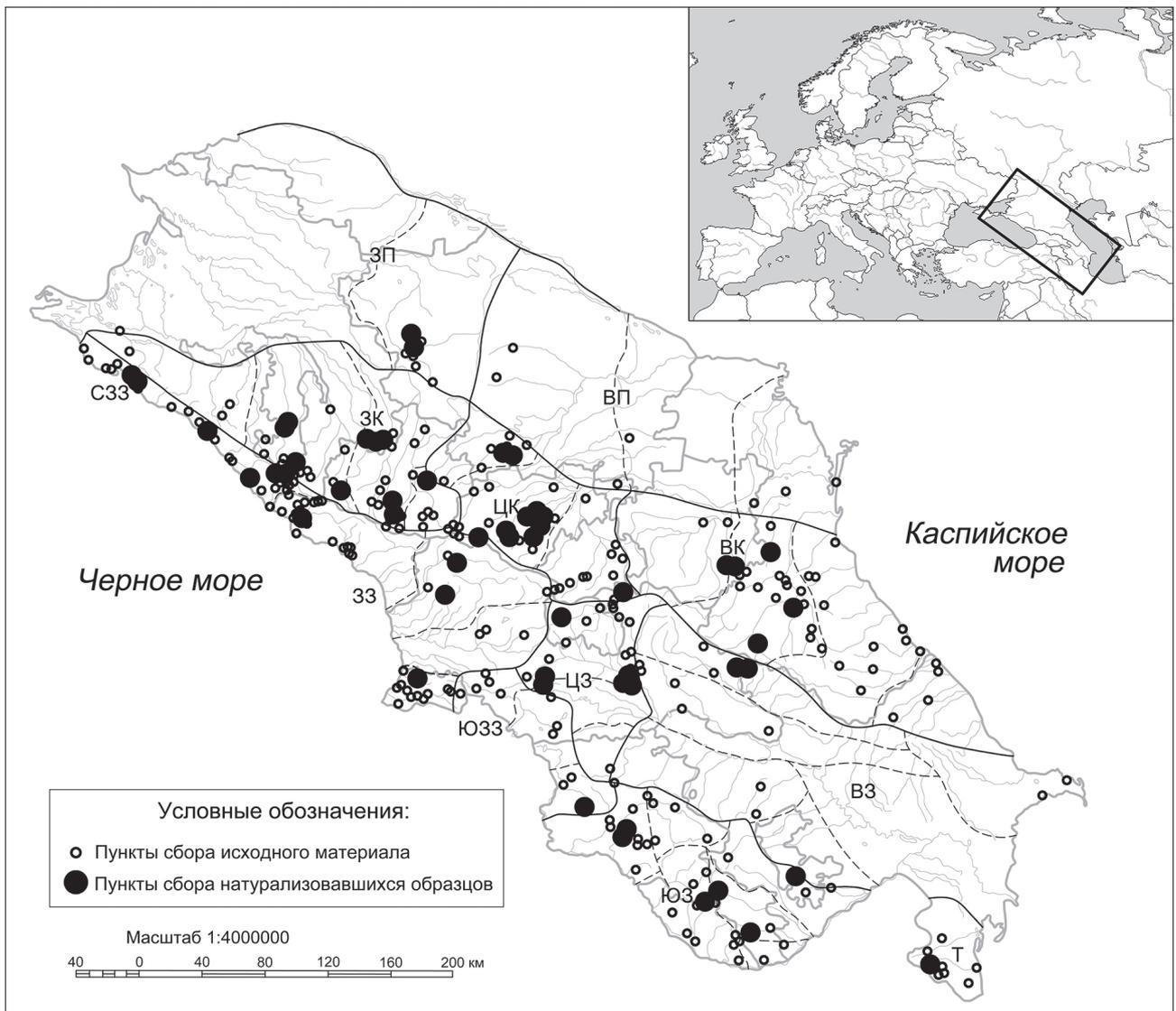


Рис. 2. Пункты сбора исходного материала (ЗП – Западное Предкавказье; ВП – Восточное Предкавказье; ЗК – Западный Кавказ; ЦК – Центральный Кавказ; ВК – Восточный Кавказ; СЗЗ – Северо-Западное Закавказье; ЗЗ – Западное Закавказье; ЦЗ – Центральное Закавказье; ВЗ – Восточное Закавказье; ЮЗЗ – Юго-Западное Закавказье; ЮЗ – Южное Закавказье; Т – Тальш).

Manden., привезённый в 1949 г. из Кабардино-Балкарии (Эльбрусский район, ущелье Адыр-су). Образец образует массовый самосев на экспозиции и уходит за её пределы, но на прилегающую к ботаническому саду территорию наши растения не вышли. Источником расселяющейся по Московской обл. популяции являются растения, интродуцированные не непосредственно с Кавказа, а «сбежавшие» из сельскохозяйственной культуры в 1980-е гг. В настоящее время растения на экспозиции строго контролируются и не допускаются до плодоношения.

В группу инвазионных растений со статусом 2 отнесено 11 видов. В последние

годы проявляют себя как злостные сорняки и образуют монодоминантные заросли *Chaerophyllum aureum* L., *Symphytum asperum* Lepech. и *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Vobrov. (рис. 3). Из-за высокой отавности (способности побегов быстро отрастать) применение частых скашиваний практически не останавливает их активное распространение. Расселились по всей экспозиции и местами образуют плотные заросли *Galega orientalis* Lam. и *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. Под пологом леса образовали устойчивые популяции *Allium paradoxum* (M.Bieb.) G.Don, *Cardamine quinquefolia* (M.Bieb.) Schmalh., *Phedimus stolonifer* (S.G.Gmel.) 't Hart, *Symphytum*

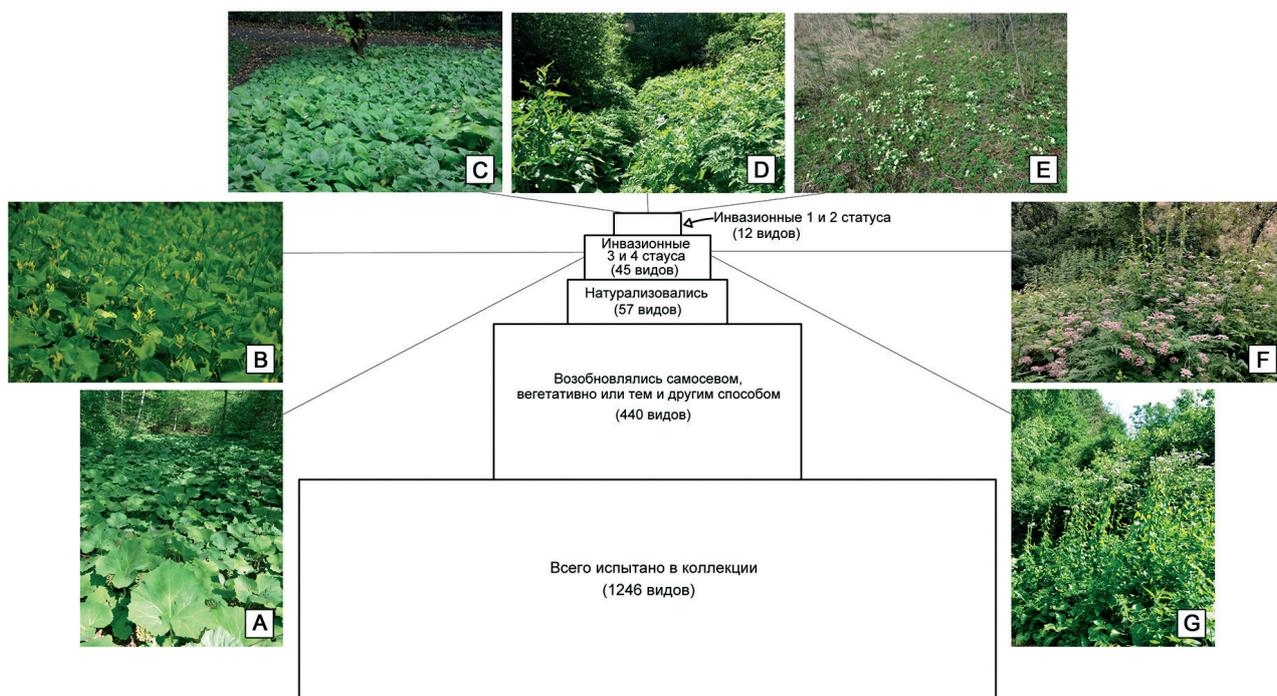


Рис. 3. Популяции натурализовавшихся растений кавказской экспозиции с проективным покрытием более 90%, угрожающие аборигенным и культивируемым видам: **A** – *Petasites albus*, **B** – *Aristolochia clematitidis*, **C** – *Dipsacus pilosus*, **D** – *Symphytum asperum* и *Chaerophyllum aureum*, **E** – *Primula vulgaris*, **F** – *Pimpinella rhodantha*, **G** – *Cicerbita macrophylla*.

caucasicum M.Bieb. и *Scopolia caucasica* Kolesn. ex Krayer. Активно распространяется *Primula vulgaris* Huds., местами ее проективное покрытие достигает 70%.

К группе инвазивных видов со статусом 3 отнесено 28 видов. Помимо ранее указанных [Виноградова и др., 2020], отмечено ещё 6 таксонов, активно захватывающих территорию на экспозиции. Как злостный корневищный сорняк проявляет себя *Aristolochia clematitidis* L., ежегодно на разреженных местах отмечаются густые всходы и разновозрастные самосевные экземпляры *Philadelphus coronarius* L., активно разрастается вегетативно и образует сплошные заросли *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (C.A. Mey.) Jav., расселяется самосевом и местами образует плотные колонии *Pimpinella rhodantha* Boiss., активно расселяются в питомнике *Digitalis ciliata* Trautv и *Verbascum phoeniceum* L.

К группе растений, хотя бы единожды отмеченных вне коллекционных участков (статус 4) отнесено 17 видов, из них 11 видов (возможно, в связи с изменением климата) повышают инвазивную активность в последнее время. Ежегодно расселяются самосевом

Alcea rugosa Alef., *Echinops sphaerocephalus* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Papaver orientale* L., *Quercus macranthera* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen., *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi, *Scabiosa columbaria* L., *Scabiosa ochroleuca* L. Активное распространение отмечено у *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Asch., *Polygonatum glaberrimum* K.Koch и *Viola somchetica* K.Koch.

Необходимо отметить, что некоторые кавказские виды, испытанные на других экспозициях ГБС РАН (в дендрарии, на экспозиции декоративных растений, флоры Европы и на производственной территории), проявляют там более высокую инвазивную активность, тогда как на экспозиции флоры Кавказа не расселяются. К таковым относятся: *Hypericum androsaemum* L., *Carpinus betulus* L., *Prunus avium* (L.) L., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Euphorbia cyparissias* L., *Fragaria viridis* Weston, *Clematis vitalba* L., *Circaea lutetiana* L., *Ligustrum vulgare* L., *Mespilus germanica* L., *Rhamnus imeretina* Booth ex G.Kirchn. Это мы объясняем не столько случайными факторами (болезни, ошибки в агротехнике и кража растений), сколько различным географическим

происхождением образцов. Подтверждается гипотеза, что инвазионный потенциал является не свойством вида, а свойством определённого генотипа. И далеко не все генотипы того или иного вида обладают высоким инвазионным потенциалом.

Проведён комплексный анализ видов экспозиции флоры Кавказа по их таксономическому положению, долготелетию в культуре, способности к размножению, эколого-ценотической приуроченности, жизненной форме и естественному ареалу.

Таксономическое положение. В таксономическом спектре всей группы преднамеренно интродуцированных видов наиболее широко представлены семейства Asteraceae (139 видов), Lamiaceae (88), Fabaceae (77), Poaceae (75), Rosaceae (70), Apiaceae (49), Ranunculaceae (48), Asparagaceae (47), Caryophyllaceae (45), Amaryllidaceae (38). Высокое положение семейств Fabaceae и Poaceae обусловлено их привлекательностью для интродукции в качестве кормовых растений. Самыми многочисленными являются роды *Campanula* (30 видов), *Iris* (28), *Allium* (24), *Sorbus* (18), *As-*

tragalus (16), *Festuca* (16), *Dianthus* (15), *Ornithogalum* (15), *Primula* (15), *Psephellus* (15), что свидетельствует о существенной декоративной направленности интродукционных работ.

В таксономическом спектре группы натурализовавшихся видов семейство Asteraceae (4 вида), понижает статус до 2 места и делит его с семейством Asparagaceae (4), а ведущую роль играют семейства Apiaceae и Caprifoliaceae (по 5 видов) (рис. 4). Семействами с высокой представленностью натурализовавшихся видов являются Boraginaceae и Parvaceae (по 3 вида), Amaryllidaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Primulaceae, Rosaceae, Sapindaceae (по 2). Наиболее же агрессивные таксоны (1, 2 статус) относятся к семействам Apiaceae и Boraginaceae (по 2 вида). Необходимо отметить, что таксономическое распределение натурализовавшихся видов экспозиции Кавказа существенно отличается от пропорций чужеродной флоры Европы [Rušek et al., 2009], и таксономического распределения инвазионных видов флоры Сред-

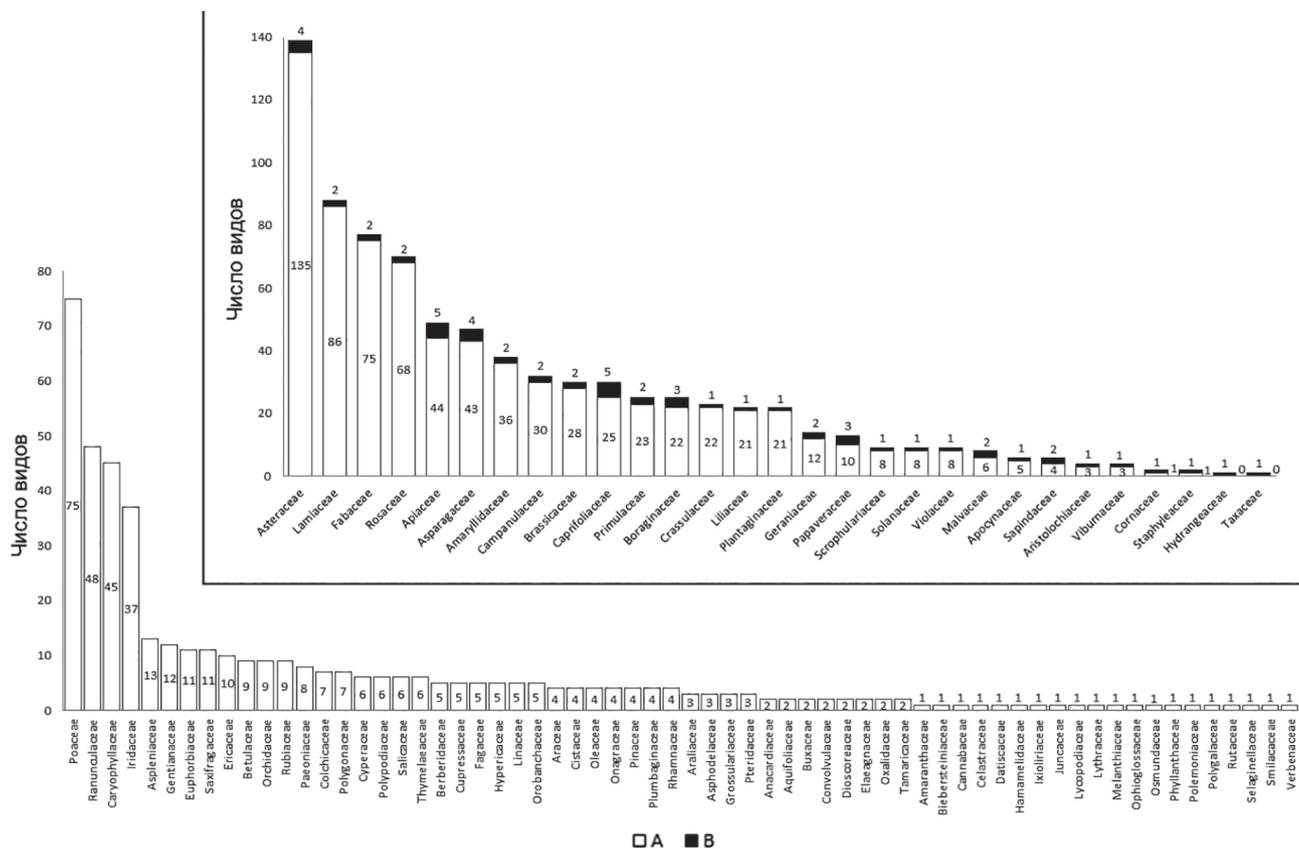


Рис. 4. Соотношение не натурализовавшихся (А) и натурализовавшихся (В) видов экспозиции флоры Кавказа.

ней России [Виноградова и др., 2010], где несомненным лидером является семейство Asteraceae. Высокое положение семейств Apiaceae и Boraginaceae объясняется тем, что одной из основных задач интродукционных работ был поиск высокоурожайных кормовых растений. Главные качества кормовых культур – большая зелёная масса, многоукосность и долголетие, эти же признаки присущи многим высокоинвазионным растениям. Самыми многочисленными родами среди натурализовавшихся видов являются *Symphytum* (3), *Acer*, *Allium*, *Campanula*, *Corydalis*, *Geranium*, *Heracleum*, *Primula*, *Scabiosa*, *Scilla* (по 2).

Долголетие. Неоспоримым показателем устойчивости растений в культуре является длительность жизни, под которой мы подразумеваем общий возраст сменяющих друг друга поколений. Среди растений субальпийского высокогорья отмечено наибольшее число длительно культивируемых видов – 21% из них жили более 50 лет. Несколько уступали им представители лесов – имели продолжительность жизни более 50 лет 16% видов из данной группы (таблица).

Высокую долговечность в культуре демонстрируют многие растения, приуроченные к субальпийским редколесьям, а также к субтропическим лесам Колхиды и Талыша,

из них произрастали более 50 лет – 14% и 13% видов, соответственно. Длительно культивируемые виды отмечены среди растений субальпийских лугов, скал и осыпей лесного пояса, прибрежно-водных и лугостепных растений – 5%, 5%, 4% и 3%, соответственно. Недолго удерживались в культуре растения из засушливых и высокогорных областей Кавказа, приуроченные к скальным и каменистым субстратам. Растения этих местообитаний, в основном, не переживали пятилетний возраст, среди них отсутствуют виды, культивируемые более 50 лет.

Размножение. Способность к размножению, несомненно, является показателем успешного приспособления растений к новым условиям. За весь период исследований не размножались 373 вида (30% от изученных), из них переходило к цветению 138 видов. Размножались только вегетативно 49 видов, 39 из них переходили к цветению, причём ни один вид из данной группы не стал инвазионным. Цветли и плодоносили 824 вида (66% от всех испытанных), из них больше половины (440 видов) переходило к самовозобновлению: 103 вида расселялись самосевом, 208 – вегетативно, а 129 – распространялись и тем и другим способом. Причём из группы растений, возобновлявшихся самосевом, натурализовалось

Таблица. Длительность выращивания растений из разных эколого-ценотических групп

Эколого-ценотическая группа	Возраст, лет									
	до 2	3-5	6-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-75
Альпийские луга и ковры	8	8	6	16	8	1	3	0	0	0
Субальпийские луга	17	7	21	44	25	18	6	2	3	2
Высокогорные скалы и осыпи	24	17	24	48	16	4	0	0	0	0
Субальпийские леса и стланики	1	1	1	5	5	1	4	0	2	1
Субальпийское высокогорье	1	0	2	3	8	5	3	0	4	2
Скалы и осыпи лесного пояса	8	9	16	31	13	5	6	1	2	2
Леса	14	18	26	50	28	30	45	14	22	5
Лугостепи	17	11	17	32	22	4	10	3	1	0
Степи	14	9	20	35	12	12	6	0	0	0
Нагорные ксерофиты, полупустыни и аридные редколесья	50	45	26	36	19	5	3	0	0	0
Прибрежная и водная растительность	4	5	10	11	8	5	4	1	1	0
Субтропические леса Колхиды и Талыша	2	4	4	8	5	2	3	1	3	0
Луга	2	8	8	11	0	3	2	0	0	0

16% видов, а среди распространяющихся вегетативным способом – только 6%. Особый интерес представляют растения, способные размножаться как вегетативно, так и самосевом. К группе с такой широтой репродуктивных стратегий относится наибольшее количество (19%) натурализовавшихся видов.

Все представители субальпийского высококотравья цвели и плодоносили в условиях г. Москвы, 5 из них расселялись самосевом, 2 – естественно вегетативно, а 10 – возобновлялись и тем и другим способом. Среди лесных растений самовозобновление отмечено у 55% видов, и по этому показателю они уступали только растениям высококотравья (61%). Как и следовало ожидать, самовозобновление луговых и лугостепных видов было высоким – 50% и 50%, соответственно. Меньший репродуктивный потенциал был свойственен растениям скал и осыпей лесного пояса, субальпийских лугов, прибрежно-водным и степным растениям – самовозобновление отмечено у 44%, 41%, 39% и 36% видов, соответственно. Наиболее слабое возобновление отмечено у растений альпийских лугов, высокогорных скальных видов, нагорных ксерофитов, видов субтропических и субальпийских лесов – 34%, 23%, 23%, 21% и 14%, соответственно.

Эколого-ценотическая приуроченность. Решающую роль в успешности натурализации растений Кавказа в климатических условиях г. Москвы играла эколопоическая приуроченность. Наибольшей долей натурализовавшихся видов (32%) характеризовались представители субальпийского высококотравья (рис. 5). В настоящее время именно растения высококотравья засоряют коллекцию, вытесняют как абортгенные, так и культивируемые виды и, по сути, являются трудноискоренимыми сорняками.

Одной из главных причин того, что растения наиболее инвазионно-активной группы субальпийского высококотравья быстро захватывают территорию во вторичном ареале и практически не склонны к расселению в районе естественного ареала, является их изолированное в климатическом отношении положение на родине. Высокотравье приурочено, как правило, к нижней части субальпийского пояса, где формируется в условиях умеренно холодного климата с достаточным увлажнением и хорошо выраженным зимним периодом с высоким снежным покровом, поэтому может произрастать на Кавказе только в узком диапазоне условий и не имеет возможности мигрировать как по высотному, так и по широтному градиенту из-за нарастающей

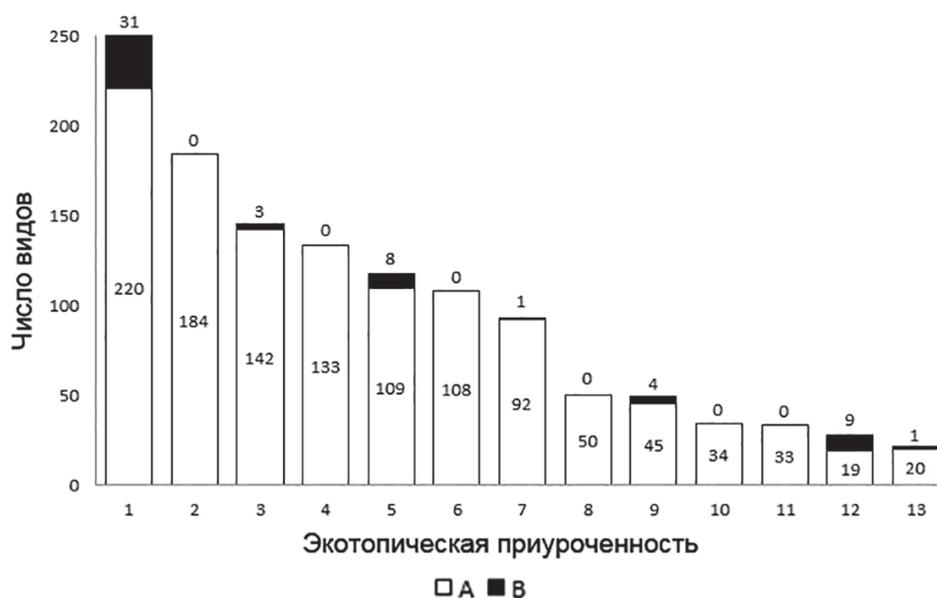


Рис. 5. Соотношение не натурализовавшихся (А) и натурализовавшихся видов (В) в зависимости от типа местобитания. 1 – леса; 2 – нагорные ксерофиты, аридные редколесья и полупустыни; 3 – субальпийские луга; 4 – высокогорные скалы и осыпи; 5 – лугостепи; 6 – степи; 7 – скалы и осыпи лесного пояса; 8 – альпийские луга и ковры; 9 – прибрежная и водная растительность; 10 – луга; 11 – субтропические и горные леса Колхиды и Талыша; 12 – субальпийское высококотравье; 13 – субальпийские леса и стланики.

аридизации климата. Умеренно-континентальные условия Средней полосы России с теплым, достаточно влажным летом и снежной, умеренно морозной зимой являются климатическим аналогом их природных местообитаний. Преодолевая экологический барьер посредством преднамеренной интродукции, растения высокотравья получают возможность для активного расселения во вторичном ареале.

Значительная доля натурализовавшихся растений (12%) вышла из лесных местообитаний Кавказа. Успешной натурализации прибрежно-водных и лугостепных видов способствовали аналогичные экологические факторы в условиях г. Москвы – среди них натурализовалось 8% и 7% видов, соответственно. Менее выраженной склонностью к агрессивному расселению характеризовались растения субальпийских лугов – натурализовались только 2% видов данной группы. Что касается растений субальпийских лесов и скальных видов лесного пояса, только по одному виду из каждой группы натурализовались в условиях г. Москвы. Большинство растений интразональных лугов Кавказа на-

тивно встречаются во флоре умеренной зоны, поэтому зафиксировать их дичание не представляется возможным.

Распространению растений из засушливых местообитаний, высокогорий, субтропических экотопов и петрофитных формаций препятствовала их приспособленность к определенной длине вегетационного периода, освещенности, количеству осадков, теплу и эдафической среде. Они не преодолевали экологический барьер, требовали поддержания специфических условий культивирования и, как правило, не выдерживали конкуренции с мезофильными аборигенными видами. Хотя размножение тем или иным способом было отмечено у растений из всех изученных эколого-морфологических групп, за всё время исследований ни один из видов, приуроченных к нагорно-ксерофитным местообитаниям, полупустыням, аридным редколесьям, степям, альпийским лугам и коврам, высокогорным скалам и осыпям и субтропическим лесам Колхиды и Талыша не натурализовался.

Жизненные формы. За весь период наблюдений среди преднамеренно интродуци-

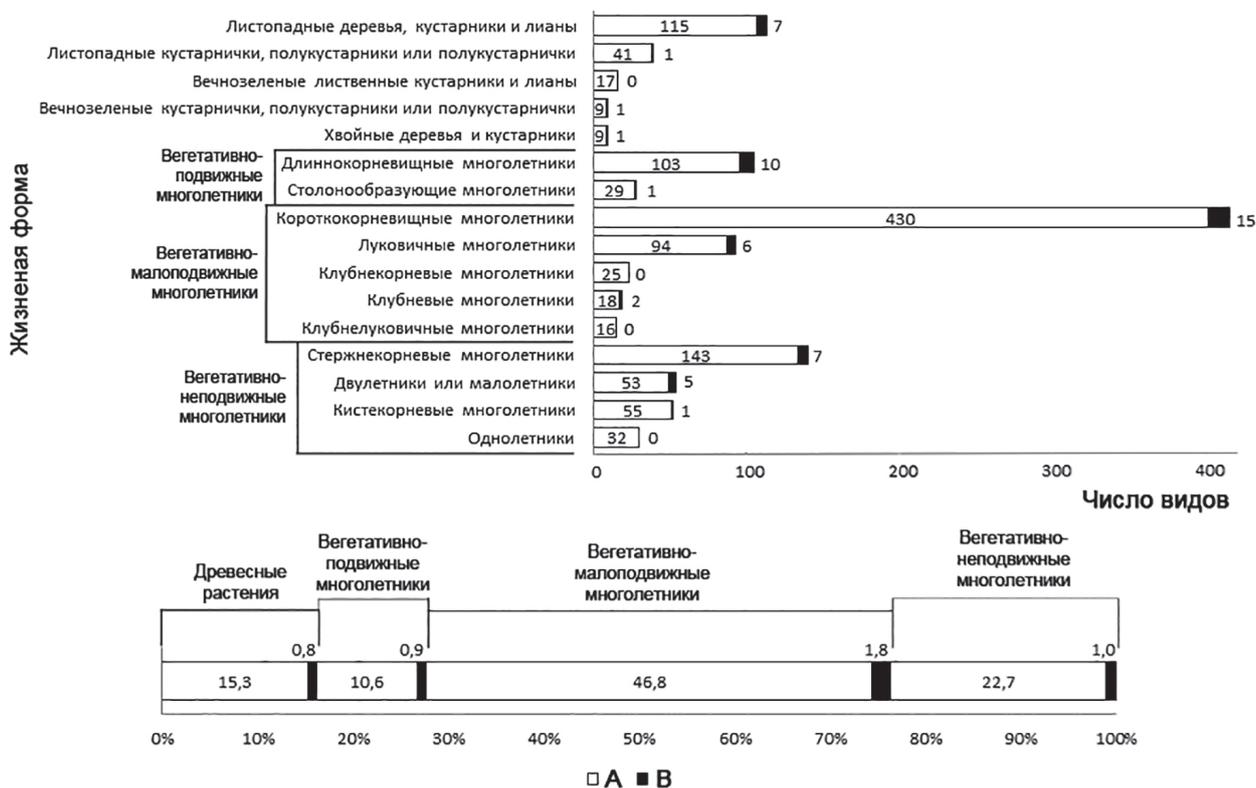


Рис. 6. Соотношение не натурализующихся (А) и натурализовавшихся (В) растений разных жизненных форм.

рованных видов преобладали травянистые растения (81%), однако в настоящее время на экспозиции число травянистых видов только в 2 раза превышает число древесных. В группе древесных растений натурализовалось 10 видов (0.8% от всех изученных). Среди многолетних травянистых растений несколько большей активностью отличались вегетивно-малоподвижные многолетники – среди них натурализовалось 23 вида (1.8% от всех изученных), из группы вегетивно-неподвижных и вегетивно-подвижных многолетников натурализовалось 13 и 11 видов (1.0% и 0.9%), соответственно (рис. 6). Сходные результаты получены при изучении натурализации гималайских растений в городах Кашмира [Mehraj et al., 2018].

Самовозобновление было отмечено во всех группах жизненных форм, слабо возобновляются только хвойные и вечнозелёные лиственные растения. Среди натурализовавшихся видов в настоящее время преобладают короткокорневищные (15 видов), длиннокорневищные многолетники (10), листопадные деревья и кустарники (7), стержнекорневые (7), луковичные многолетники (6) и двулетники (5 видов). Из групп однолетних растений, вечнозелёных лиственных кустарников, корнеклубневых и клубнелуковичных растений ни один вид не натурализовался. Группу однолетних растений, в основном, составляли сорные виды засушливых местообитаний, не представляющие явной ценности для интродукции, поддержание которых в культуре требовало ежегодного посева, что сдерживало их распространение в коллекции. Многие виды в условиях ботанического сада, где высока антропогенная нагрузка, не могут в полной мере проявить инвазионные свойства. Так, высокодекоративные растения, которых особенно много среди корнеклубневых, клубнелуковичных и луковичных растений, не имеют возможности расселяться на экспозиции.

Площадь естественного ареала. Проведённый анализ распространения преднамеренно интродуцированных видов показал, что несколько более устойчивыми являются широкоареальные виды, однако узкоареальные и эндемичные растения по этому показателю

уступали незначительно. Так, из группы широкоареальных высокоустойчивыми и устойчивыми было 81% видов, из узкоареальных – 77%, из эндемичных – 74%. Из группы широкоареальных натурализовалось 6% видов, из узкоареальных и эндемиков – 5% и 3% видов, соответственно. В наших исследованиях гипотеза о большей способности к колонизации видов, распространённых в обоих полушариях, чем видов, с более ограниченным распространением [Smith, 1981], подтверждается только частично, так как единственный высокоинвазионный вид – *Heracleum sosnowskyi* – является эндемиком. По доле высокоинвазионных и инвазионных (статус 1 и 2) группа эндемиков не уступает широкоареальным и узкоареальным видам – 1.1% против 1.0% и 0.9%, соответственно. Таким образом, распространённое мнение о трудности интродукции эндемичных растений в наших исследованиях не получило подтверждения. На результат их переселения влиял, прежде всего, эколого-ценотический фактор, а не эндемичность как таковая.

Заключение

Из преднамеренно интродуцированных за 76 лет 1246 таксонов экспозиции флоры Кавказа успешно натурализовались на территории ГБС РАН – 57 таксонов (4.5%). Реально за пределы экспозиции «сбежали» 12 видов (менее 1%). Донорами натурализовавшихся образцов были, в основном, районы Центрального и Западного Кавказа.

В отличие от спектра ведущих семейств преднамеренно интродуцированных видов (Asteraceae – Fabaceae – Poaceae), в таксономическом спектре натурализовавшихся видов семейство Asteraceae понижает статус до 2 места и делит его с Asparagaceae, а ведущую роль играют Apiaceae и Caprifoliaceae. Наиболее агрессивные таксоны относятся к семейству Apiaceae и Boraginaceae.

Репродуктивный барьер преодолело 66% видов. Самовозобновляются на экспозиции 41% видов: только вегетативным способом возобновляются 6% видов, только семенным – 16% видов, а наибольшая доля приходится на виды, способные самовозобновляться как самосевом, так и вегетативно (19%).

По ценотической приуроченности количество самовозобновляющихся видов снижается в ряду: виды субальпийского разнотравья (61%) → лесные (55%) → луговые → лугостепные → скальные виды лесного пояса → субальпийские луга → прибрежно-водные → степные → альпийские луга → высокогорные скалы и осыпи → растения засушливых мест → субтропические леса → субальпийские леса. Количество натурализовавшихся видов также наиболее высоко среди представителей субальпийского высокогорья (32%) и лесов Кавказа (12%).

Древесные растения менее склонны к натурализации: инвазионными стало всего 0.8% от преднамеренно интродуцированных древесных растений, тогда как у травянистых этот показатель почти в пять раз выше – 3.7%.

Самовозобновление отмечено у видов всех жизненных форм, однако ни один вид не стал инвазионным среди однолетников, вечнозелёных листовых кустарников, корнеклубневых и клубнелуковичных растений. Однолетние виды представлены в основном ксерофильными сорняками, которые в условиях г. Москвы переходят к двухлетнему циклу развития. Высокодекоративные виды, которые преобладали среди корнеклубневых, клубнелуковичных и луковичных растений не имеют возможности спонтанно расселяться из-за высокой антропогенной нагрузки.

Наибольшее количество как устойчивых (81%), так и натурализовавшихся растений (6.2%) отмечено среди широкоареальных видов, однако гипотеза о большей способности к колонизации широкоареальных видов подтверждается только частично, так как единственный высокоинвазионный вид является эндемичным, а в группе инвазионных видов со статусом 2 эндемики, широкоареальные и узкоареальные виды присутствуют в равных долях. Распространённое мнение о трудности интродукции эндемичных растений подтверждение не получило.

Нередко инвазивность образцов одного вида разного эколого-географического происхождения существенно различается. Эти данные поддерживают гипотезу о том, что инвазионный потенциал является характеристикой определённого генотипа, а не вида.

Для снижения потерь времени и труда на борьбу с расселением агрессивных видов вслед за *Heracleum sosnowskyi* намечено сокращение площадей с последующим постоянным строгим контролем таких видов, как: *Aristolochia clematitis*, *Cephalaria gigantea*, *Chaerophyllum aureum*, *Cicerbita macrophylla*, *Dipsacus pilosus*, *Petasites albus*, *Symphytum asperum* и *Telekia speciosa*. Данные виды нельзя рекомендовать для использования в озеленении частных и общественных территорий.

Вывод:

Наибольшую вероятность трансформации из преднамеренно интродуцированных растений в инвазионные имеют виды:

– диаспоры которых получены из других интродукционных учреждений, а не из естественного ареала;

– представители субальпийского высокогорья и лесного пояса гор Центрального и Западного Кавказа;

– представители семейств *Apiaceae*, *Carnifoliaceae*, *Asteraceae*, *Asparagaceae*;

– короткокорневищные многолетние травянистые растения, способные самовозобновляться как семенным, так и вегетативным способом.

Культивируемые растения, обладающие всем этим комплексом признаков, требуют повышенных мер контроля их расселения.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№ 122042600141-3).

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

- Богачёв И.Г., Творогов С.П., Каменева Л.А. Климатические предпосылки к натурализации *Magnolia sieboldii* S.L. в России // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 1. С. 31–40. doi: 10.35885/1996-1499-15-1-31-40
- Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. Итоги сохранения биоресурсов ex situ / Н.В. Трулевич, З.Р. Алфёрова, Ю.К. Виноградова, Н.И. Гутовская, В.М. Двораковская, Н.В. Костылёва, А.Г. Куклина, И.В. Павлова, В.Г. Шатко, А.Н. Швецов. М.: ГЕОС, 2007. 226 с.
- Виноградова Ю.К. Очередные задачи инвазионной биологии // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV междунар. науч. конференции. Ижевск, 04–07 декабря 2012 г. М.; Ижевск.: Институт компьютерных исследований, 2012. С. 56–59.
- Виноградова Ю.К. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах СНГ. М.: ГБС РАН, 2015. 68 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Бочкин В.Д. Влияние чужеродных видов растений на динамику флоры территории Главного ботанического сада РАН // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 22–41.
- 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.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Яценко И.О. Спонтанная флора территории Главного ботанического сада как отражение динамики внедрения чужеродных видов растений в естественные экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 385 с.
- Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В., Бринзда Ян, Майоров С.Р., Островский Р. К биологии цветения чужеродных видов. 2. *Robinia pseudoacacia*, *R. × ambigua*, *R. neotexicana* // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 4. С. 10–26.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 1. С. 55–70.
- Куклина А.Г., Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В. К биологии цветения чужеродных видов. 3. *Caragana arborescens* Lam. и *C. laeta* Kom. // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 3. С. 22–39.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербак А.В. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 576 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы / Под ред. проф. А.С. Демидова. М.: Фитон XXI, 2013. 160 с.
- Меницкий Ю.Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513–1521.
- Петрова С.Е. Особенности ранних этапов развития *Chaerophyllum aureum* L. – чужеродного вида зонтичных (Umbelliferae) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 81–94.
- Растения природной флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук / А.Н. Швецов., Н.В. Трулевич, В.М. Двораковская, Т.Ю. Коновалова, Т.С. Науменкова, Р.З. Саодатова, В.Г. Шатко, М.А. Галкина, Е.С. Казанцева, Л.А. Крамаренко, И.В. Павлова, Н.А. Шевырева, А.К. Мамонтов. М.: ГЕОС. 2013. 657 с.
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. Инвазивные и экспансивные виды растений Армении. Ереван: Институт ботаники НАН РА, 2014. 272 с.
- Харкевич С.С. Натурализация растений природной флоры Кавказа в Киеве // Бюлл. Гл. бот. сада. 1966. Вып. 61. С. 3–8.
- Хорун Л.В. О возможностях определения степени отсроченности инвазионной опасности заносных видов растений // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 3. С. 89–104.
- Швецов А.Н. *Chaerophyllum aureum* L. (Ariaceae) в Москве и Подмоскowie // Бюлл. Гл. бот. сада. 2020. Вып. 1. (206). С. 77–83. doi: 10.25791/BBGRAN.01.2020.1041
- Яценко И.О., Виноградова Ю.К. Инвазионная активность древесных растений в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 4. С. 117–131.
- Burt J.W., Muir A.A., Piovia-Scott J., Veblen K.E., Chang A.L., Grossman J.D., Weiskel H.W. Preventing horticultural introductions of invasive plants: potential efficacy of voluntary initiatives // Biol. Invasions. 2007. Vol. 9. P. 909–923. doi: 10.1007/s10530-007-9090-4.
- Havens K., Vitt P., Maunder M., Guerrant E.O., Dixon K. Ex Situ Plant Conservation and Beyond. BioScience. 2006. Vol. 56, Is. 6. P. 525–531. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[525:ESPCAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[525:ESPCAB]2.0.CO;2)
- Kühn I., Brandenburg M., Klotz S. Why do alien plant species that reproduce in natural habitats occur more frequently? // Divers. Distrib. 2004. Vol. 10. P. 417–425. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00110.x.
- Mehraj G., Khuroo A.A., Qureshi S., Muzafar I., Friedman C.R., Rashid I. Patterns of alien plant diversity in the urban landscapes of global biodiversity hotspots: a case study from the Himalayas // Biodivers Conserv. 2018. Vol. 27. P. 1055–1072. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1478-6>.
- Miller C., Kettunen M., Shine C. Scope options for EU action on invasive alien species (IAS) Final report for the European Commission., Brussels (Belgium): Institute for European Environmental Policy (IEEP), 2006. 109 p.

- Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Washington: CABI, Wallingford, 2007. 352 p.
- Pyšek P., Lambdon P.W., Arianoutsou M., Kuhn I., Pino J., Winter M. Alien Vascular Plants of Europe // In: DAISIE, Handbook of Alien Species in Europe. Dordrecht: Springer, 2009. P. 43–61.
- Pyšek P., Pergl J., Dawson W., Essl F., Kreft H., Weigelt P., Winter M., van Kleunen M. European Plant Invasions // In: Clements D.R., Upadhyaya M.K., Joshi S., Shrestha A. Global Plant Invasions, Switzerland: Springer, Cham, 2022. P. 151–165. https://doi.org/10.1007/978-3-030-89684-3_7.
- Roberts W., Harrod O., Mitterdorfer B., Pheloung P. Regulating invasive plants and use of Weed Risk Assessments // Current Opinion in Environmental Sustainability. 2011. Vol. 3. P. 60–65. doi: 10.1016/j.cosust.2010.11.007.
- Sharing information and policy on the potentially invasive plants in Botanic Gardens (Electronic resource) // (<http://www.botanicgardens.eu/aliens.htm>). Проверено 15.02.2022.
- Smith I.M.B. Colonist ability, altitudinal range and origins of the flora of Mt Field, Tasmania // J. Biogeogr. 1981. Vol. 8. No. 3. P. 249–261. doi: 10.2307/2844679.
- The World Checklist of Vascular Plants (Electronic resource) // (<https://wcvp.science.kew.org/>). Проверено 15.02.2022.
- van Kleunen M., Essl F., Pergl J., Brundu G., Carboni M., Dullinger S., Early R., González-Moreno P., Groom Q., Hulme P., Kueffer C., Kühn I., Máguas C., Maurel N., Nóvoa A., Parepa M., Pyšek P., Seebens H., Tanner R., Touza J., Verbrugge L., Weber E., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Klöner G., Talluto M.V., Dehnen-Schmutz K. The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions // Biol. Rev. 2018. Vol. 93, P. 1421–1437. doi: 10.1111/brv.12402.

INVASIVE POTENTIAL OF CAUCASUS PLANTS IN THE TSITSIN BOTANICAL GARDEN OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

© 2022 Sokolova V.V.^{a, *}, Khomutovskiy M.I.^{b, **}, Vinogradova Yu.K.^a

^a Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russia

^b Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119092, Russia

e-mail: *soka22@mail.ru, **maks-bsb@yandex.ru

The results of alien plant's naturalization in the Caucasus flora exposition of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (Moscow) are presented. In order to identify the characters contributing to the potential success of invasion, the naturalized and nonnaturalized species were compared. Out of the 1246 taxa have been intentionally introduced for 76 years, 57 species (4.5%) showed the ability to naturalize, while 12 species (less than 1%) actually “escaped” from the culture. The dispersal of resistant unpretentious plants was facilitated by the weakening of collection care in the 1990s. After the revision carried out in 2020, another 17 species have successfully naturalized. Apiaceae and Boraginaceae showed the highest degree of naturalization. Self-reproduction was observed in 440 species, and the greatest number of naturalized taxa (19%) belonged to plants that were reproduced both by vegetative propagation and by self-seeding, while among those propagated only by self-seeding, 16% of species were naturalized and among those propagated vegetatively, only 6%. Plants of subalpine tall grasses and forest communities of the Caucasus were the most adapted to the conditions of Moscow. None of the species confined to semi-deserts, arid sparse forests, upland xerophytic communities, steppes, alpine meadows, high-altitude rocks and screes and subtropical forests of Colchis and Talysh became invasive. Short-rooted and long-rooted perennial herbaceous plants prevailed among the naturalized plants. The widespread opinion about the difficulty of introducing endemic plants was not confirmed. In terms of the proportion of naturalized species, they were insignificantly inferior to wide range species, and superior to them in terms of the number of highly invasive and invasive species. The complex of characters that can predict a high probability of transformation of intentionally introduced plant species into invasive ones has been revealed. The results of the analysis of invasiveness of Caucasian species will be used to prevent the introduction of aggressive alien plants and to develop a scientifically based approach to plant exhibiting.

Key words: alien plants, naturalization, Caucasian flora, Main Botanical Garden, Moscow.

ОБНАРУЖЕНИЕ ГРЯЗЕВОГО КРАБА *DYSPANOPEUS SAYI* (S.I. SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ

©2023 Тимофеев В.А.*, Бондаренко Л.В.**

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, 299011, Российская Федерация
e-mail: *tamplier74@mail.ru; **bondarenko.luda@gmail.com

Поступила в редакцию 12.10.2022. После доработки 27.10.2022. Принята к публикации 09.11.2022

В августе 2022 г. в прибрежной зоне п-ова Казантип (бух. Шелковица) на северном побережье Керченского п-ова и в районе Аршинцевской косы (г. Керчь) впервые в водах европейской части России был обнаружен грязевой краб *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869). Нативный ареал этого вида располагается по всему атлантическому побережью Северной Америки, а инвазионный охватывает прибрежные воды атлантического побережья Европы, северную часть Средиземного моря и западную часть Чёрного моря. Будучи обнаружен в Чёрном море у побережья Румынии в 2009 г., *D. sayi* за последние 10 лет значительно расширил область распространения в Азово-Черноморском бассейне. Наиболее вероятно распространение этого вида балластными водами судов, но нельзя исключить вариант колонизации из существующих районов вселения путём переноса личинок крабов с морскими течениями. Присутствие самок с икрой и разновозрастных особей краба может говорить о натурализации грязевого краба в прибрежных районах Азовского моря. *D. sayi* является активным видом-вселенцем, заселяющим переходные воды между континентальными водоёмами и морем. В связи с этим важно вести мониторинговые исследования распространения данного краба с целью прогноза последствий для местных видов и экосистем.

Ключевые слова: биологические инвазии, интродукция, *Dyspanopeus sayi*, Азовское море, Керченский пролив.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-69-79

Введение

Исследование успешных инвазий помогает понять, какие биологические особенности гидробионтов им способствуют, как и откуда происходит вселение и какие изменения в экосистемах происходят при натурализации видов в новых районах обитания.

Одним из успешных видов-вселенцев считается краб *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869), который распространён практически по всему атлантическому побережью Северной Америки и в данном регионе является одним из наиболее многочисленных видов грязевых крабов [Williams, 1984; Nizinski, 2003]. Впервые появление этого краба за пределами своего естественного ареала было отмечено в 1960 г. в Уэльсе (Великобритания) [Naylor, 1960]. Вид успешно расселился как в прибрежных акваториях Великобритании [Ingle, 1980; Hayward, Ryland, 1995], так и у северных берегов Франции и Нидерландов [Vaz et

al., 2007]. В Средиземном море *D. sayi* отмечается с конца 1970-х гг. [Froggia, Speranza, 1993; Mizzan, 1995]. В лагунах Венеции и Марано этот вид стал доминирующим [Mizzan, 1995, 1998, 1999; Mizzan et al., 2005] и распространился вдоль Адриатического побережья на юг Италии [ICES, 2005; Florio et al., 2008]. В Чёрном море *D. sayi* впервые отмечен в 2009 г. у берегов Румынии [Micu et al., 2010; Petrescu et al., 2010].

D. sayi – эвригалинный вид, обитающий в эстуариях, мелководных прибрежных водах и распреснённых морских акваториях с солёностью до 17‰ [Dittel, Epifanio, 1982; Newell et al., 2007; Micu et al., 2010]. Кроме способности переносить значительные колебания солёности, этот вид толерантен к изменениям температуры. В колониях полихеты *Filograna implexa* из залива Барнгат (атлантическое побережье США) крабы обнаружены летом при температуре 23 °C [Heck, Hambrook,

1991]. Планктонные личинки *D. sayi* развиваются при температуре воды от 14 до 21 °С [Chamberlain, 1957]. Взрослые особи закапываются на зимовку при температуре воды ниже 3 °С [Gibbons, 1984]. Данный вид грязевого краба хорошо переносит абиотические загрязнения [Mizzan, 1999]. Благодаря этим эколого-физиологическим особенностям он легко адаптируется к условиям среды в новых местах обитания, что, в свою очередь, позволяет ему колонизировать обширные акватории за пределами естественного географического ареала.

Ни в восточной части Азово-Черноморского бассейна, ни в водах европейской части России грязевой краб ранее не был встречен. В данном исследовании сообщается о первой находке взрослых экземпляров *D. sayi* в территориальных водах европейской части Российской Федерации (Керченский пролив, Азовское море).

Материал и методика

D. sayi обнаружен в августе 2022 г. во время полевых работ по изучению биологического разнообразия, проводящихся с 2010 г. в прибрежной зоне п-ова Казантип (бух. Шелковица) на северном побережье Керченского п-ова (45°27'13.9" с. ш., 35°49'7.8" в. д.) и с 2019 г. в районе Аршинцевской косы (45°15'32" с. ш., 36°24'55.3" в. д.) (рис. 1) на глубинах от 0.5 до 1.5 м. Лов производили ручным способом с использованием водолазного оборудования. В районе бух. Шелковица краб обнаружен в друзах мидии *Mytilus galloprovincialis* Lmk, 1819. Бухта расположена на западном побережье п-ова Казантип у границы Казантипского государственного природного заповедника в открытой прибрежной акватории Азовского моря. В момент сбора материала солёность воды в этом районе составила в среднем 12‰, температура воды – 27 °С. Массовые виды донной макрофауны представлены двуствор-

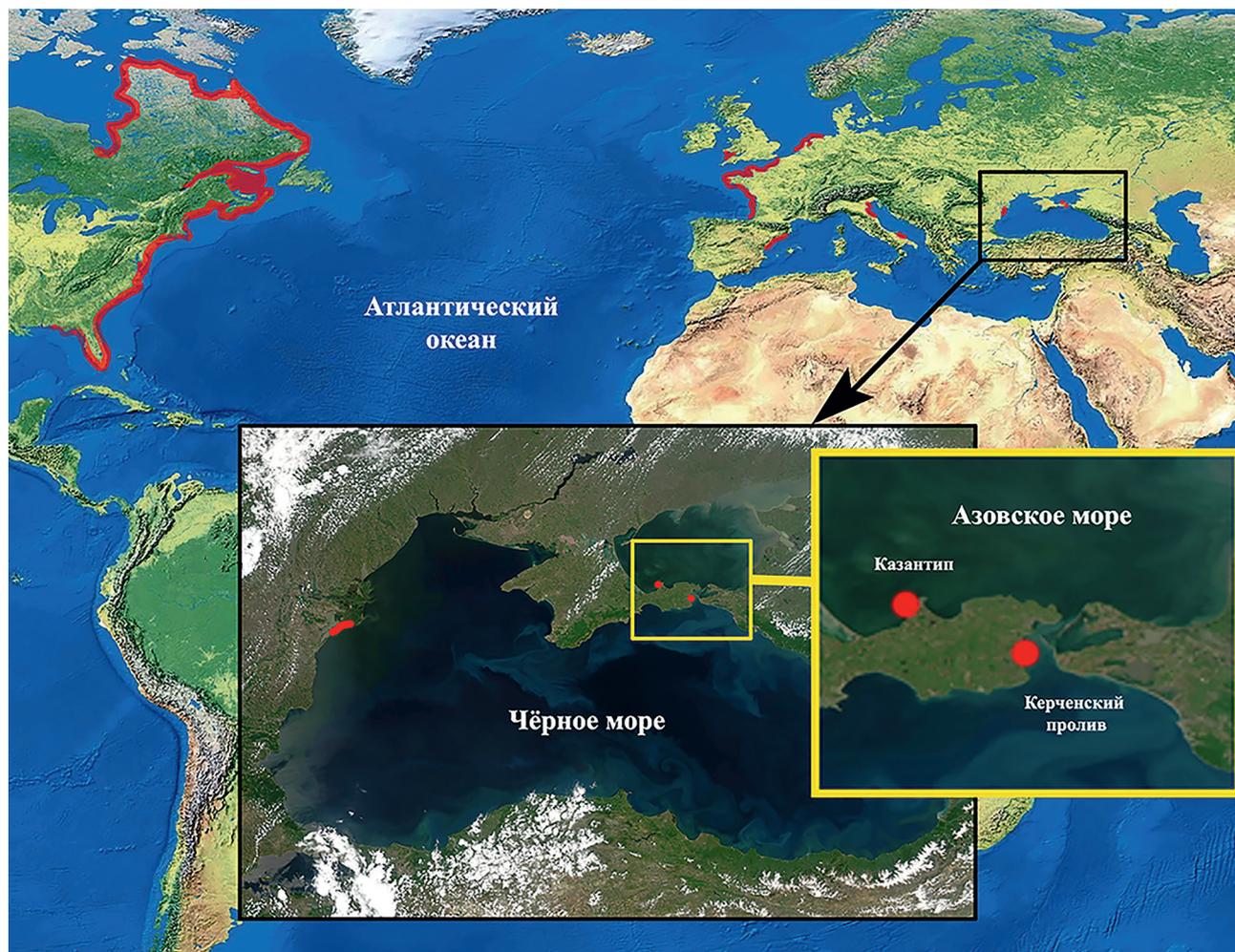


Рис. 1. Карта-схема районов обитания *D. sayi* в Мировом океане: красным цветом выделены районы обитания грязевого краба; жёлтым цветом – районы обнаружения в Азовском море.

чатый моллюском *M. galloprovincialis*, декаподами: крабом-вселенцем *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) и креветкой *Palaemon adspersus* Rathke, 1837. В районе Аршинцевской косы *D. sayi* обнаружен среди скоплений полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) и на расположенных рядом участках с затопленными зарослями камыша. Данный район представляет собой эстуарную среду с солёностью в 16‰, слабым течением и разнообразной средой обитания, включающей фрагменты бетонных конструкций, коряги, тростниковые заросли, илистое и песчаное дно, подвергающейся антропогенному воздействию. Температура воды на момент сбора материала составила 28 °С. Массовые виды донной макрофауны в этом районе представлены полихетой *F. enigmaticus*, десятиногими раками *P. adspersus*, *R. harrisi*, усоногим раком *Amphibalanus improvisus* Darwin, 1854 и двустворчатый моллюском *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789).

Экземпляры *D. sayi* идентифицированы по характерным морфологическим признакам вида [Williams, 1965; Martin, Abele, 1986; Frogliа, Speranza, 1993; Hayward, Ryland, 1995; Galil et al, 2002].

При помощи штангенциркуля измерены: ширина карапакса (DC) от вершины правого выступающего зубца до вершины левого выступающего зубца (как правило, это 4-й или 5-й зубцы), длина карапакса (LC) от середины лобного края до начала заднего дорсального края, высота карапакса (HC) от середины его дорсальной поверхности до середины вентральной поверхности. Для определения массы каждой исследованной особи (W) использованы весы AD 200. Солёность (S, ‰) и температуру измеряли солемером «Sension-5».

Все крабы были сфотографированы для документирования естественной окраски. Четыре особи из бух. Шелковица и шесть экземпляров (среди них самка с икрой) из лагуны у Аршинцевской косы зафиксированы в 96%-м этаноле. Образцы их тканей для анализа ДНК также помещены в 96%-й этанол и отправлены в коллекцию генетических образцов Лаборатории экологии прибрежных донных сообществ ИО РАН.

Результаты и обсуждение

Таксономическая, морфологическая и экологическая характеристика

Класс Crustacea Brünnich, 1772

Отряд Decapoda Latreille, 1802

Подотряд Xanthoidea, MacLeay, 1838

Инфраотряд Brachyura Linnaeus, 1758

Семейство Panopeidae, Ortmann, 1893

Род *Dyspanopeus* Martin&Abele, 1986

Вид *Dyspanopeus sayi* (S. I. Smith, 1869)

Морфологические особенности. Следующие диагностические признаки позволяют отличить грязевого краба *D. sayi* от обитающих в Азовском море и Керченском проливе видов Xanthoidea (*R. harrisi* и *Xantho poressa* (Olivi, 1792)):

1) панцирь *D. sayi* гладкий с 5 переднелатеральными зубцами, первый и второй из которых сросшиеся и разделены неглубокой бороздкой (рис. 2А), в то время как у *R. harrisi* панцирь с выступающими короткими линиями из мелких гранул в гастральной области, в середине и в бронхиальной области, с четырьмя зубцами на переднебоковом крае, последний из которых немного меньше остальных, у *X. poressa* карапакс с гладкой задней половиной, с тремя-четырьмя лопастями на переднебоковом крае, которые уменьшаются по направлению к переднему краю;

2) клешни *D. sayi* гладкие, с чёрными пальцами и окраской, распространяющейся на ладонь характерным узором, правая клешня значительно отличается от левой (рис. 2Б), у *X. poressa* на наружной поверхности неподвижного пальца клешней первых переоподов имеется продольный желобок, а у *R. harrisi* верхний край клешни с двумя продольными тупыми гребнями, подвижный палец сильно изогнут, внутренние края пальцев клешни с тупыми зубцами;

3) abdomen самца *D. sayi* практически ровный и состоит из 3–5 сегментов, сросшихся, но разделённых явными швами (рис. 2В), abdomen самца *X. poressa* конусовидно заужен к переднему краю, а abdomen самца *R. harrisi* конусовидным четвёртым сегментом, отличающимся как формой, так и размером от других сегментов, его третий сегмент не доходит до коксальных члеников последней пары переопод.

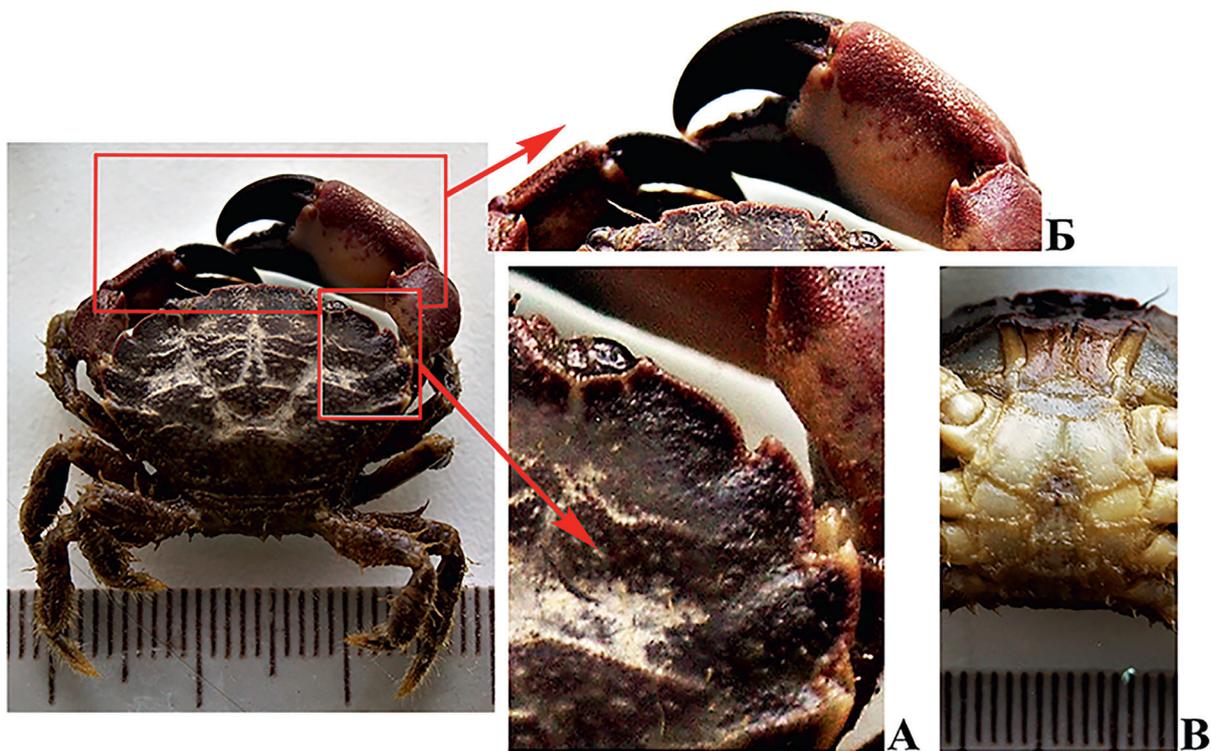


Рис. 2. Диагностические признаки *D. sayi* (одно деление линейки соответствует 1 мм).

Размер карапакса и размножение. Размеры и масса собранных нами самцов из бух. Шелковица варьировали в пределах – 20.3–27.7 мм DC, 14.6–19 мм LC, 7.5–10.5 мм HC, 2.5–6.5 г W, и 17.9–29.4 мм DC, 14–20.7 мм LC, 8.1–11.6 мм HC, 2.5–6.5 г W из Керченского пролива, соответственно. Максимальная ширина карапакса крабов из нативного ареала составила 30 мм, самцы значительно крупнее самок [Williams, 1984]. Размерно-ве-

совые характеристики обнаруженных нами самок составили: 12.6–20.3 мм DC, 10–15.2 мм LC, 5.8–6.3 мм HC и 0.8–2.7 г W, соответственно. Масса самой крупной самки с икрой, обнаруженной нами в Азовском море в августе, составила 2.7 г (рис. 3). В Чёрном море яйценосные самки отмечены с сентября до конца октября [Misu et al., 2010], в северной части Адриатики – в сентябре [Mizzan, 1999], тогда как в естественном ареале размножение



Рис. 3. Самка *D. sayi* с икрой из лагуны у Аршинцевской косы (Керченский пролив) (одно деление линейки соответствует 1 мм).

D. sayi происходит с июня по октябрь [Dittel, Epifanio, 1982]. Продолжительность жизни *D. sayi* из нативного ареала достигает 3 лет с тремя возрастными группами от 0+ до 2+ [Williams, 1984].

Окраска. Карапакс и переоподы самцов *D. sayi* из бух. Шелковица в основном коричневые с красноватым оттенком, абдомен светло-песочного цвета, пальцы клешней тёмно-коричневые, почти чёрного цвета (рис. 2 и 4А). Большинство особей из Керченского пролива (самка, рис. 3, и самец, рис. 4Б) окрашены темнее: карапакс и переоподы тёмно-коричневые, абдомен коричневый с желтоватыми пятнами, у половозрелых особей пальцы клешней чёрные, а у мелких особей светло-коричневые, начинающие темнеть к ладони. Такая окраска связана, вероятно, с местом обитания вида и соответствует документированной для особей из других участков, как природного (Атлантическое побережье США) [Williams, 1965], так инвазивного (Румыния) ареалов [Micu et al., 2010].

Среда обитания. В районе бух. Шелковица краб обитает в друзах мидий *M. galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), прикрепленных к прибрежным скалам. В районе Аршинцевской косы (Керченский пролив) *D. sayi* укрывается в колониях *F. enigmaticus*, используя клешни для создания нор в структуре рифов. Кроме этого, грязевые крабы расширяют и выкапывают

галереи в губчатой структуре колоний для добычи усоногих раков *A. improvisus*, которые прикрепляются к стенкам рифа и к основаниям тростниковых зарослей. Лучшие укрытия в рифах *F. enigmaticus* или в друзах *M. galloprovincialis*, прикрепленных к скальным поверхностям, как и в случае с черноморской популяцией *D. sayi*, занимают крупные самцы, между которыми происходит конкурентная борьба за территорию.

В нативном ареале *D. sayi* ведёт скрытый образ жизни, спасаясь от хищников в укрытиях, обеспечивающих высокую степень защиты, предпочитая при этом биогенные среды обитания. Так от краба *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 и от рыб-хищников особи *D. sayi* скрываются в рифах, созданных многощетинковыми червями вида *Filograna implexa* Berkeley, 1835 [Heck, Hambrook, 1991]. В Чёрном море одним из видов укрытий для *D. sayi* служат известняковые рифы, построенные серпулидным трубчатым червём *F. enigmaticus* [Micu et al., 2010].

Другие места обитания, которые предпочитает *D. sayi*: устричные рифы, скалы, обросшие мидиями, губки *Clathria prolifera* (Ellis&Solander, 1786), заросли макрофитов и крупный гравий [McDermott, Flower, 1952; Strieb et al., 1995; Mizzan, 1999]. В западной части Чёрного моря наблюдалось дифференцированное использование крабом местообитаний в течение суток: ночью *D. sayi* активно



Рис. 4. Особенности окраски *D. sayi* из разных биотопов: А – из скоплений *M. galloprovincialis*; Б – из колоний *F. enigmaticus* (одно деление линейки соответствует 1 мм).

питался *M. galloprovincialis* в друзах мидий, а днём прятался в рифах *F. enigmaticus*. Днём в норах среди мидийных поселений оставались только мелкие самцы и несколько самок [Micu et al., 2010]. Важно отметить, что в процессе распространения *D. sayi* для своего обитания предпочитает сложно структурированные биогенные среды [Lindsey et al., 2006].

Возможные пути расселения в Азово-Черноморском бассейне. Известно, что в естественном ареале *D. sayi* не мигрирует сезонно между побережьем и более глубокими водами, передвижения взрослых особей локальны, ограничены несколькими метрами между их укрытиями и местом нагула, поэтому распространение вида зависит в основном от переноса личинок как течениями [Strieb et al., 1995], так и человеком. Принимая во внимание способность этого вида к саморасселению, рассмотрим оба варианта его появления в Азовском море.

Естественное расселение *D. sayi* с западной части Чёрного моря в Керченский пролив с морскими течениями слабо вероятно в связи с макроциркуляцией вод Чёрного моря, которая представляет собой циклонический круговорот [Книпович, 1932; Залогин, Косарев, 1999]. Данное природное явление может препятствовать пассивному расселению взрослых особей или пелагических личинок *D. sayi* на восток вдоль северного побережья Чёрного моря. Распространение вида от западного побережья с течениями наиболее вероятно через южное направление к турецкому побережью и далее, вдоль прибрежной полосы на восток в сторону вод Грузии и юго-восточной части побережья Краснодарского края России. Скорость расселения *D. sayi* в Великобритании и Адриатическом море довольно низка по сравнению с распространением других чужеродных видов [Naylor, 1960; ICES, 2005; Mizzan et al., 2005; Vaz et al., 2007; Florio et al., 2008]. Естественное расселение в Чёрном море также, вероятно, будет медленным, если не произойдет многократных вторичных антропогенных реинтродукций [Micu et al., 2010].

Решающим фактором, определяющим систему течений Азовского моря и среднюю циркуляцию его водных масс, является

воздействие ветров, охватывающих значительную часть площади моря [Велокурова, Старов, 1947; Гидрометеорология..., 1991; Матишов, Матишов, 2009]. Большая изменчивость течений Азовского моря – это, как правило, следствие неустойчивости ветрового режима, мелководности моря и его сравнительно небольшой площади. При слабых и переменных ветрах циркуляция вод нарушается и течения становятся хаотичными. В Керченском проливе течение обычно направлено из Азовского моря в Чёрное, и гораздо реже – в обратном направлении [Гидрометеорология..., 1991]. Как следует из вышесказанного, естественное распространение личинок *D. sayi* из Керченского пролива в Азовское море возможно, хотя и достаточно затруднено, а дальнейшее их расселение по Азовскому морю может быть хаотичным.

Наиболее вероятным антропогенным способом распространения *D. sayi* (как пелагических личинок, так и взрослых особей) является забор, транспортировка и сброс балластных вод морскими транспортными средствами. Есть сведения о транскеанических интродукциях *D. sayi* с судовым балластом в Британию и Адриатическое море, и, поскольку первое появление грязевого краба в Чёрном море произошло в гавани Констанца (Румыния), весьма вероятно, что его интродукция в Чёрное море осуществлялась тем же способом [Micu et al., 2010]. Известно, что планктонные личинки *D. sayi* развиваются до 27 дней при температуре воды 14 °C и до 14 дней при 21 °C [Chamberlain, 1957], это позволяет транспортировать их морскими судами как на короткие, так и на дальние расстояния [Naylor, 1960; Galil et al., 2002; Darbyson et al., 2009]. Однако вселение в Чёрное море с побережья Северной Америки или Великобритании маловероятно из-за низкой интенсивности судоходства между этими областями [Micu et al., 2010]. Скорее всего, одним из способов инвазии *D. sayi* в Чёрное море послужило интенсивное судоходство между портами Румынии и портами, расположенными в северной части Адриатики, где, как известно, обитает *D. sayi* [Fabbri, Landi, 1999]. Распространение этого вселенца в Керченском проливе, а затем вглубь Азовского моря,

также, вероятнее всего, связано с транспортным потоком, поскольку точка сбора бентосных проб расположена вблизи стоянки крупнотоннажных судов и находится в районе активного судоходства. Морское движение крупнотоннажных и малотоннажных судов в проливе весьма интенсивно, не считая их постоянного скопления на перегрузочном рейде у входа в пролив [Фашук, Петренко, 2008].

В 2010 г., в ходе проведённого детального обследования сообществ макрозообентоса побережья п-ова Казантип, а в 2019 г. – сообществ макрозообентоса, населяющих рифы трубчатых червей *F. enigmaticus* в Керченском проливе, присутствие *D. sayi* не было зарегистрировано. Тем не менее, у некоторых из собранных нами в 2022 г. экземпляров грязевого краба DC достигала 30 мм (рис. 4), что соответствует размерам взрослых половозрелых особей из нативного ареала, где полный жизненный цикл составляет 3 года [Strieb et al., 1995]. Из этого следует, что с момента интродукции *D. sayi* в исследованных акваториях прошёл как минимум один полный жизненный цикл, что указывает на вероятную дату интродукции *D. sayi* в Азовское море в период между 2019 и 2022 гг. Наличие самок с яйцами свидетельствует о возможности формирования самовоспроизводящейся популяции этого вида в Керченском проливе.

Трофическая роль и возможные эффекты вселения. Крабы вида *D. sayi* являются важным промежуточным звеном в пищевой цепи водных экосистем. В нативном ареале на взрослых особей *D. sayi* охотятся три таких коммерчески важных вида десятиногих ракообразных как *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, *Ovalipes ocellatus* (Herbst, 1799) и *Cancer irroratus* (Say, 1817), а также рыба-жаба *Opsanus tau* (Linnaeus, 1766). На долю *D. sayi* в тёплое время года приходится 80% рациона этих хищников [Stehlik et al., 2004]. В Чёрном море *C. sapidus* встречается редко и только единичными экземплярами, поэтому он не в состоянии повлиять на численность популяции *D. sayi*. В эстуариях румынского побережья отмечено взаимное поедание молодёжи друг друга взрослыми особями таких видов Decapoda как *D. sayi*, *R. harrisii* и *Astacus leptodactylus* [Micu et al., 2010]. У побережья

США вид *Pagurus longicarpus* Say, 1817, являющийся фильтратором, питается находящимися в первой стадии развития личинками *D. sayi* [Whitman et al., 2001]. В Чёрном море сходное питание может быть отмечено для широко распространённого и многочисленного крабоида *Pisidia longicornis* (Linnaeus, 1767) [Micu et al., 2010]. В Азовском море на роль хищника, питающегося личинками *D. sayi*, может претендовать *P. adspersus*, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Бычки разных видов поедают молодёжь этих крабов, а судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) питается их взрослыми особями. Результатом лабораторных экспериментов [Micu et al., 2010] является тот факт, что крупный черноморский краб *Eriphia verrucosa* (Forskäl, 1775), являющийся прожорливым хищником более мелких крабов, активно охотится на взрослых особей *D. sayi*. Ночная активность не помогает *D. sayi* избежать нападения *E. verrucosa*, который также ведёт в основном ночной образ жизни [Micu et al., 2010]. В исследованных нами районах Азовского моря вид *E. verrucosa* не отмечен и, следовательно, не может быть для *D. sayi* серьёзной угрозой, в отличие от рыб, которые, по-видимому, являются единственными хищниками, поедающими взрослых *D. sayi*.

В лагуне Керченского пролива и в бух. Шелковица наблюдается такая же конкуренция *D. sayi* за укрытия и пищевые ресурсы с *R. harrisii*, как и в черноморских биотопах. Ночная активность *D. sayi* может способствовать разделению пищевого рациона с *R. harrisii*, который активен в дневное время. Следует отметить, что на каждую особь *D. sayi* приходится 5–6 экземпляров *R. harrisii* в акватории Казантипа и 8–10 – в Керченском проливе, что совпадает с данными [Micu et al., 2010]. Как и в эстуариях румынского побережья, в исследованных нами биотопах крупные самцы вида *D. sayi* занимают самые удачные норы в друзах мидий, на скалах или в колониях трубчатых червей.

В побережье Чёрного моря из-за большого перекрытия естественных ниш *D. sayi* конкурирует за пищу и убежища с местными мелкими видами крабов *Pilumnus spinulosus* Kessler, 1861 (*Pilumnus hirtellus* (Linnaeus,

1761)) и *X. poressa* [Micu et al., 2010]. В исследованных нами районах Азовского моря такая конкуренция не отмечается в связи с малочисленностью или отсутствием последних двух видов в данных регионах. Единственным значимым конкурентом для *D. sayi*, является вид-вселенец *R. harrisii*.

D. sayi является плотоядным крабом, преимущественно поедающим организмы с твёрдым панцирем, раковиной или экзоскелетом. Кроме этого, в лабораторных условиях у данного вида отмечен каннибализм. Три самца грязевого краба во время их линьки были атакованы и съедены сородичами, хотя была доступна другая пища [Micu et al., 2004].

В нативном ареале основной добычей *D. sayi* являются двустворчатые и брюхоногие моллюски, более мелкие крабы и даже молодь американского лобстера *Homarus americanus* Н. Milne-Edwards, 1837 [Barshaw, Lavalli, 1988]. При этом грязевой краб питается как дикой, так и культивируемой молодью моллюсков [Flagg, Malouf, 1983; Strieb et al., 1995]. Используя свою мощную основную клешню, *D. sayi* может полностью раздавить двустворчатого моллюска с раковиной диаметром до 8 мм [Landers, 1954; Whetstone, Eversole, 1978] и нападает на более крупных двустворчатых моллюсков, постепенно откалывая край раковины [Flimlin, Beal, 1993]. *D. sayi* охотится в сумерках или темноте, когда он хорошо скрыт и вокруг мало хищников [Mistri, 2004].

В Адриатическом море, куда произошло успешное вселение *D. sayi*, специалисты изучали естественное поведение крабов, их влияние на местную малакофауну, а также предпочтение в выборе добычи [Mizzan, 1998; Mistri, 2004]. Несмотря на то, что крабы этого вида способны вскрывать крупных двустворчатых моллюсков, они предпочитают питаться мелкой и средней добычей с длиной раковины до 20–25 мм [Mistri, 2004]. На начальном этапе своего вселения *D. sayi* способствовал значительному сокращению популяции таких местных видов *Bivalvia*, как *M. galloprovincialis*, *M. lineatus*, *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* (Olivi 1792) и усоного рака

A. improvisus [Mizzan, 1998]. Также зафиксировано поедание крабами молоди гастроподы *Phorcus articulatus* (Lamarck, 1822) (*Osilinus articulatus* (Lamarck, 1822)) и двустворчатого моллюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (*Musculista senhousia* (Bensonin Cantor, 1842)) [Mizzan, 1998; Mistri, 2004].

В Чёрном море в исследованных акваториях румынского побережья источником питания для *D. sayi* в основном являются мидии *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*, при этом следует отметить, что оба вида моллюсков очень многочисленны в этих районах. Никаких вредных последствий хищнической деятельности крабов не наблюдалось, хотя вид *D. sayi* присутствовал там минимум 3 года [Micu et al., 2004].

В Азовском море в бух. Шелковица основным источником пищи для *D. sayi* могут служить такие виды *Bivalvia* как *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*, усоногогий рак *A. improvisus*, а в лагунах Керченского пролива такие виды как *F. enigmaticus*, *A. improvisus*, *C. glaucum* и моллюск-вселенец *A. senhousia*.

D. sayi, скорее всего, уже колонизировал значительную часть побережья Азовского моря, но неясно, станет ли этот вид здесь столь же распространённым, как в умеренной климатической зоне западной части Атлантического океана, так как в акватории Азовского моря широко распространился конкурентный вид-вселенец *R. harrisii* [Залота, 2017]. Известно [Mizzan, 1995], что в северной части Адриатического моря, после первоначального периода вселения, *D. sayi* стал самым распространённым и многочисленным крабом в Венецианской лагуне, значительно превзойдя местные виды крабов *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 и *P. hirtellus*. Но впоследствии во многих районах обитания *D. sayi* его численность значительно сократилась вплоть до полного исчезновения [Mizzan et al., 2005].

О результатах инвазии грязевого краба *D. sayi* в экосистемы Азово-Черноморского региона пока рано говорить. Для этого необходим долгосрочный мониторинг поселений вселенца, поскольку последствия таких инвазий, как правило, проявляются после завершения натурализации и возрастания численности вида-вселенца в инвазионном

ареале [Herborg et al., 2005]. Фактом остаётся появление ещё одного бентосного хищника, обитающего в акваториях Азовского моря, где ранее из Decapoda в большом количестве встречался только *R. harrisii*. Клешни *D. sayi* намного сильнее, чем у *R. harrisii*, в связи с этим *D. sayi* способен питаться более крупной или более труднодоступной добычей, а также может занимать более выгодные естественные укрытия.

Появление нового вида Decapoda в Азовском море может оказаться как экономически ценным для рыбаков в качестве источника пищи многих рыб, так и источником сокращения численности видов *Bivalvia*. Кроме того, *D. sayi* может быть потенциальной угрозой для искусственных плантаций *M. galloprovincialis*, *O. edulis*, *C. gigas*.

Заключение

Таким образом, обнаруженный в 2022 г. в Азовском море краб по морфологическим параметрам идентифицирован как *D. sayi*. Присутствие самок с икрой и разноразмерных особей краба может говорить о наличии самовоспроизводящихся популяций грязевого краба в прибрежных районах Азовского моря. Учитывая, что основным источником пищи для *D. sayi* могут служить такие виды *Bivalvia*, как *M. galloprovincialis*, *M. lineatus*, *C. glaucum*, *A. senhousia*, усоногий рак *A. improvisus* и полихета *F. enigmaticus*, важно отслеживать распространение *D. sayi* с целью прогноза последствий для местных видов и экосистем.

Благодарности

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

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН № 121030100028-0.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Велокурова Н.И., Старов Д.К. Гидрометеорологическая характеристика Азовского моря. Л.: Гидрометеоздат, 1947. 116 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. V. Азовское море. СПб.: Гидрометеоздат, 1991. 236 с.
- Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 400 с.
- Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10, ФГБУ ИОРАН. М., 2017. 24 с.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской Экспедиции. 1932. Т. 10. С. 1–274 с.
- Матишов Г.Г., Матишов Д.Г. Новые принципы представления циркуляции вод Азовского моря // Труды Южного научного центра Российской академии наук Т. 4. Моделирование и анализ гидрологических процессов в Азовском море. Ростов на/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 2009. С. 196–202.
- Фащук Д.Я., Петренко О.А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2008. № 1. С. 15–22.
- Barshaw D.E., Lavalli K.L. Predation upon postlarval lobsters *Homarus americanus* by cunners *Tautogolabrus adspersus* and mud crabs *Neopanope sayi* on three different substrates: eelgrass, mud and rocks // Marine Ecology Progress Series. 1988. Vol. 48. P. 119–123.
- Chamberlain N.A. Larval development of *Neopanope texana say* // Biological Bulletin Marine Biological Laboratory, Woods Hole. 1957. Vol. 113. P. 338.
- Darbyson E., Locke A., Hanson J.M., Willison J.H.M. Marine boating habits and the potential for spread of invasive species in the Gulf of St Lawrence // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. Iss. 1. P. 87–94.
- Dittel A.I.R., Epifanio C.E. Seasonal abundance and vertical distribution of crab larvae in Delaware Bay // Estuaries. 1982. Vol. 5. P. 197–202.
- Fabbi R., Landi L. Nuove segnalazioni di molluschi, crostacei e pesciesotici in Emilia-Romagna e prima segnalazione di *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) in Italia (Mollusca Bivalvia, Crustacea Decapoda, Osteichthyes Cypriniformes) // Quaderno di Studi e. Notizie di Storia Naturale della Romagna. 1999. Vol. 12. P. 9–20.
- Flagg P.J., Malouf R.E. Experimental plantings of juveniles of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (Linne') in the waters of Long Island, New York // Journal of Shellfish Research. 1983. Vol. 3. P. 19–27.
- Flimlin G., Beal B.F. Major predators of cultured shellfish // NRAC Bulletin. 1993. No. 180. P. 1–6.
- Florio M., Breber P., Scirocco T., Specchiulli A., Cilenti L., Lumare L. Exotic species in Lesina and Varano lakes,

- Gargano National Park (Italy) // Transitional Waters Bulletin. 2008. Vol. 2. P. 69–79.
- Frogliola C., Speranza S. First record of *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) in the Mediterranean Sea (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) // Quaderni Istituto Ricerca Pesca Marittima. 1993. Vol. 5. P. 163–166.
- Galil B., Frogliola C., Noël P. CIESM atlas of exotic species in the Mediterranean. Vol. 2 Crustaceans: decapods and stomatopods. Monaco: CIESM Publishers, 2002. 192 p.
- Gibbons M.C. Aspects of predation by the crabs *Neopanope sayi*, *Ovalipes ocellatus* and *Pagurus longicarpus* on juvenile hard clams *Mercenaria mercenaria*. PhD dissertation. Marine Sciences Research Center, State University of New York at Stony Brook, 1984. 96 p.
- Hayward P.J., Ryland J.S. Handbook of the marine fauna of North-West Europe. Oxford: Oxford University Press, 1995. 800 p.
- Heck K.L., Hambrook J.A. Intraspecific interactions and risk of predation for *Dyspanopeus sayi* (Decapoda: Xanthidae) living on polychaete (*Filograna implexa*, Serpulidae) colonies // PSZNI Marine Ecology. 1991. Vol. 12. P. 243–250.
- Herborg L.M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe // Biological Invasions. 2005. Vol. 7. P. 959–968.
- ICES Report of the Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms (WGITMO). International Council for the Exploration of the Sea (CM Papers and Reports), CM 2005/ACME:05, 2005. 173 p.
- Ingle R.W. British crabs. London and New York: Oxford University Press, 1980. 222 p.
- Landers W.S. Notes on the predation of the hard clam *Venus mercenaria* by the mud crab, *Neopanope texana* // Ecology. 1954. Vol. 35. No. 3. P. 422.
- Lindsey E.L., Altieri A.H., Witman J.D. Influence of biogenic habitat on the recruitment and distribution of a subtidal xanthid crab // Marine Ecology Progress Series. 2006. Vol. 306. P. 223–231.
- Martin J.W., Abele L.G. Notes on male pleopod morphology in the brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893 sensu Guinot (1978) (Decapoda) // Crustaceana. 1986. Vol. 50. P. 182–198.
- McDermott J.J., Flower F.B. Preliminary studies of the common mud crab on oyster beds of Delaware Bay // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1952. P. 47–50.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // Marine Biodiversity Records, Marine Biological Association of the United Kingdom. 2010. Vol. 3. P. 1–6.
- Mistri M. Predatory behaviour and preference of a successful invader, the mud crab *Dyspanopeus sayi* (Panopeidae), on its bivalve first record of say's mud crab in the black sea 5 prey // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2004. Vol. 312. P. 385–398.
- Mizzan L. Notes on the presence and diffusion of *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) in the Venetian Lagoon // Bollettino del Museo Civico Storia Naturale di Venezia. 1995. Vol. 44. P. 121–130.
- Mizzan L. Caratteristiche ecologiche e popolazionali di alcuni biotopi particolari (pozze di sifonamento) a Lido di Venezia // Bollettino del Museo Civico Storia Naturale di Venezia. 1998. Vol. 48. P. 183–192.
- Mizzan L. Le specie alloctone del macrozoobenthos della Laguna di Venezia: il punto della situazione // Bollettino del Museo Civico Storia Naturale di Venezia. 1999. Vol. 49. P. 145–177.
- Mizzan L., Trabucco R., Tagliapietra G. Nuovidati sulla presenza e distribuzione di specie alloctone del macrozoobenthos della laguna di Venezia // Bollettino del Museo Civico Storia Naturale di Venezia. 2005. Vol. 56. P. 69–88.
- Naylor E. A North American xanthoid crab new to Britain // Nature. 1960. Vol. 187. P. 256–257.
- Newell R.I.E., Kennedy V.S., Shaw K.S. Comparative vulnerability to predators and induced defense responses of eastern oysters *Crassostrea virginica* and non-native *Crassostrea ariakensis* oysters in Chesapeake Bay // Marine Biology. 2007. Vol. 152. P. 449–460.
- Nizinski M.S. Annotated checklist of decapod crustaceans of Atlantic coastal and shelf waters of the United States // Proceedings of the Biological Society of Washington. 2003. Vol. 116. P. 96–157.
- Petrescu Ana-Maria, Krapal Ana-Maria, Popa Oana Paula, Iorgu Elena Iulia, Popa Luis Ovidiu. Xenodiversity of Decapoda species (Crustacea: Decapoda: Reptantia) from the Romanian waters // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2010. Vol. 53. P. 91–101.
- Stehlik L.L., Pikanowski R.A., McMillan D.G. The Hudson-Raritan Estuary as a crossroads for distribution of blue (*Callinectes sapidus*), lady (*Ovalipes ocellatus*) and Atlantic rock (*Cancer irroratus*) crabs // Fisheries Bulletin. 2004. Vol. 102. P. 693–710.
- Strieb M.D., Bricelj V.M., Bauer S.I. Population biology of the mud crab *Dyspanopeus sayi*, an important predator of juvenile bay scallops in Long Island (USA) eelgrass beds // Journal of Shellfish Research. 1995. Vol. 14. P. 347–357.
- Vaz S., terHofstede R., Martin J., Dewarumez J.-M., Verin Y., Le Roy D., Heessen H., Daan N. Benthic invertebrates community structure inferred from bottom trawl hauls observations and its relationships to abiotic conditions in the southern North Sea // ICES Technical Report 'Structure and dynamics of the benthos in ICES waters' CM 2007/A: 03, 2007. 21 p.
- Whetstone J.M., Eversole A.G. Predation on hard clams *Mercenaria mercenaria* by mud crabs *Panopeus herbstii* // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1978. Vol. 68. P. 42–48.
- Whitman K.L., McDermott J.J., Oehrlein M.S. Laboratory studies on suspension feeding in the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Decapoda: Anomura: Paguridae) // Journal of Crustacean Biology. 2001. Vol. 21. P. 582–592.
- Williams A.B. Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas // Fishery Bulletin. 1965. Vol. 65. P. 1–298.
- Williams A.B. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1984. 550 pp.

FINDING OF THE MUD CRAB *DYSPANOPEUS SAYI* (S.I. SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) IN THE SEA OF AZOV

©2023 Timofeev V.A.*, Bondarenko L.V.**

Federal Research Center A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS,
Sevastopol, 299011, Russian Federation
e-mail: *tamplier74@mail.ru; **bondarenko.luda@gmail.com

The mud crab *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869) was recorded in the waters of the European part of Russia in the coastal zone of the Kazantip Peninsula (Shelkovitsa bay) on the northern coast of the Kerch Peninsula and near the Arshintsevskaya Spit (Kerch) in August 2022 for the first time. The species natural geographic range is located along the entire Atlantic coast of North America and the invasion range includes the coastal waters of the Atlantic coast of Europe, the northern part of the Mediterranean Sea and the western part of the Black Sea. Discovered in the Black Sea off the coast of Romania in 2009, *D. sayi* has significantly expanded its distribution area in the Azov-Black Sea basin for the past 10 years. The most likely spread of this species by anthropogenic means as a result of intake, transportation and discharge of ballast water by marine transport vehicles, but the option of colonization from existing areas of settlement by transfer of crab larvae with marine currents cannot be excluded. The presence of females with eggs and different-sized crab specimens may indicate the presence of already established populations of mud crab *D. sayi* in the coastal areas of the Sea of Azov. *D. sayi* is an active invasive species inhabiting transitional waters between continental water bodies and the sea. Therefore, it is important to monitor the distribution of this crab in order to predict consequences for local species and ecosystems.

Key words: biological invasions, introduction, *Dyspanopeus sayi*, the Sea of Azov, Kerch Strait.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) У СЕГОЛЕТКОВ В ИНВАЗИВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) ИЗ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАСЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2023 Тютин А.В.^{а,*}, Медянцева Е.Н.^{а,**}, Базаров М.И.^{а,***}, Тютин В.А.^б

^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок 152742, Россия

^б Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, 150003, Россия
e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **medyantseva@ibiw.ru; ***bazarov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 29.04.2022. После доработки 21.10.2022. Принята к публикации 04.11.2022

После успешной натурализации в Горьковском водохранилище в 2005–2015 гг. переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним трематод, наблюдается интенсивное распространение апофаллэза у рыб, населяющих данный водоём. Пресноводная форма черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) входит в список вторых промежуточных хозяев для трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), вызывающей это заболевание. Цель исследования – изучение влияния расселения *C. cultriventris* на формирование крупных постоянных очагов апофаллэза в условиях Верхней Волги. Сравнивались данные по распространению заболевания в популяциях тюльки из Горьковского вдхр. и незарегулированного участка Нижней Волги (ниже каскада водохранилищ, координаты пелагических тралений от 47°08' с. ш., 47°17' в. д. до 46°51' с. ш., 47°41' в. д.). Выявлены высокие показатели встречаемости (Р, %) метацеркарий *A. muehlingi* на всей протяжённости Горьковского вдхр.: от наиболее северной точки у г. Рыбинска (58°01' с. ш., 39°06' в. д.) до приплотинного участка (56°41' с. ш., 43°21' в. д.). Установлено, что характер распределения метацеркарий *A. muehlingi* варьирует в различающихся по гидрологическим характеристикам участках водоёма. Для среднего участка водохранилища (переходный тип) значения встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* в группах наиболее мелких сеголетков тюльки (с длиной тела до 45 мм) оказались близки к максимально возможным (30.00–94.49%). В верхнем участке (речной тип), данный показатель не превысил 24.39%. Для нижнего участка водохранилища (расширение озеровидного типа) зарегистрированы минимальные значения встречаемости метацеркарий (6.76–14.84%). Значения индекса обилия и коэффициента вариации интенсивности заражения у сеголетков с опережающим темпом роста и двухлетков тюльки указывают на более выраженную у них, по сравнению с мелкими сеголетками, агрегированность метацеркарий. В выборках сеголетков тюльки из Нижней Волги в 2020 г. не выявлено статистически значимых различий по встречаемости метацеркарий (13.33–18.11%) между размерными группами. Таким образом, хотя основными вторыми промежуточными хозяевами *A. muehlingi* служат различные виды рыб семейства Cyprinidae, в некоторых случаях присутствие в экосистеме водоёма *C. cultriventris* может существенно повышать вероятность распространения апофаллэза. В условиях Верхней Волги благодаря высокой миграционной активности крупных особей черноморско-каспийской тюльки возможно формирование сплошной зоны распространения апофаллэза, без чётко выраженных границ между отдельными очагами заболевания.

Ключевые слова: вселенцы, *Clupeonella cultriventris*, Trematoda, *Apophallus muehlingi*, Горьковское водохранилище, бассейн Верхней Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-80-96

Введение

Одним из важных экологических последствий расселения чужеродных видов животных является распространение связанных с ними паразитов. Для водных экосистем особенно актуально изучение последствий распространения гельминтов класса Trematoda,

которые на различных этапах своего развития способны оказывать существенное влияние сразу на нескольких уровнях биоценоза. Мариты многих представителей рода *Apophallus* Lühe, 1909 отличаются относительно высокой степенью патогенности для своих окончательных хозяев: рыбоядных птиц, млекопитающих

и человека [Odening, 1970, 1973; Hung et al., 2013; Chai, Jung, 2017; Kuzmina et al., 2018]. Их метацеркарии вызывают зоонозы у многих видов рыб [Kent et al., 2004; Schaaf et al., 2018].

Вероятно, основным первым промежуточным хозяином для европейских представителей рода *Apophallus* можно считать пресноводного понто-азовского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) [Бисерова, 2005; Zhokhov et al., 2019]. Наиболее заметным паразитологическим последствием расселения *L. naticoides* за пределами нативного ареала стало распространение апофаллэза и россикотремоза, вызываемых метацеркариями *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) [Wierzbicka, Wierzbicki, 1973; Sándor et al., 2017]. Вспышки численности *L. naticoides* отмечали в бассейнах многих крупных европейских рек [Bij de Vaate et al., 2002; Panov et al., 2009; Самые опасные..., 2018]. В водохранилищах Верхней Волги именно регистрация метацеркарий *A. muehlingi* служила своеобразным индикатором появления в экосистеме постоянного поселения *L. naticoides*, но второй вид *A. donicus* в бассейне Верхней Волги получил меньшее распространение [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018]. Видимо, более успешному расселению *A. muehlingi*, по сравнению с *A. donicus*, способствует большее распространение данного вида у совершающих сезонные миграции основных дефинитивных хозяев – некоторых рыбацких птиц [Yakovleva et al., 2016]. К существенному ускорению развития всех разновидностей «чёрно-пятнистого» заболевания рыб, вызываемых паразитированием метацеркарий рода *Apophallus*, в условиях естественных водоёмов может приводить повышение температуры воды [Schaaf et al., 2018].

В 2004–2005 гг. в некоторых водохранилищах Верхней Волги (Иваньковском, Рыбинском и Горьковском) в числе прочих рыб-хозяев трематоды *A. muehlingi* была отмечена пресноводная форма черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Pisces, Clupeidae) [Tyutin, Slynko, 2010]. До этого времени в Горьковском водохрани-

лище (вдхр.) тюлька не имела специфичных для сельдевых рыб паразитов, и её постоянная паразитофауна формировалась почти исключительно за счёт метацеркарий местных видов трематод. В сентябре 2005 г. у тюльки впервые были обнаружены метацеркарии *A. muehlingi* на участке от г. Костромы до г. Плёс [Tyutin et al., 2013]. Средние показатели ее заражённости, рассчитанные для всего водоёма, оказались довольно высокими (встречаемость – $15.6 \pm 5.4\%$, индекс обилия – 0.4 ± 0.2 экз.). Через 10 лет точка наибольшего распространения метацеркарий *A. muehlingi* у тюльки совпала с местом первого обнаружения постоянного поселения моллюска *L. naticoides* (с плотностью до 80 экз./м² в русловой части водоёма на траверсе Костромского расширения в 2015 г.) [Perova et al., 2019]. Позднее, в среднем участке Горьковского вдхр., было найдено второе локальное поселение *L. naticoides* (в районе сброса подогретых вод Костромской ГРЭС) и выявлено наличие у моллюска редий *A. muehlingi* и *A. donicus*. Метацеркариями данных видов в зоне влияния тёплых вод оказалось заражено большинство особей карповых и окунёвых рыб [Тютин и др., 2020]. При исследовании популяции тюльки Горьковского вдхр. в 2014 г. было установлено, что встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у взрослых особей достигла 84.0%, а индекс обилия – 48.0 экз. [Бисерова, 2016]. При этом особо подчеркнуто, что такие показатели заражённости тюльки – одни из самых высоких для рыб водоёмов Центральной России.

Столь заметный рост заражённости тюльки в 2005–2014 гг., по нашему мнению, мог свидетельствовать либо об очень быстром формировании крупных постоянных очагов апофаллэза, либо быть следствием временной вспышки численности в отдельных локальных поселениях моллюска *L. naticoides*, что нередко отмечается у гидробионтов-вселенцев на начальных этапах их натурализации. Более подробный мониторинг заражённости тюльки в пределах всей акватории Горьковского вдхр. должен прояснить эти вопросы. Сравнительно бедная паразитофауна тюльки позволяет изучать отношения в рассматриваемой системе паразит – хозяин в пределах всего водоёма практически в чистом виде, без

существенного влияния других элементов сообщества паразитов. Из-за отсутствия достаточных сведений о роли тюльки в развитии первых очагов апофаллэза в дельте р. Волги [Ivanov, 2008], выяснение степени её участия в относительно молодой паразитарной системе, формируемой *A. muehlingi* в условиях крупного водоёма с зарегулированным стоком, представляется весьма актуальным с практической и теоретической точек зрения. Например, для нижневолжского Саратовского вдхр. отмечали, что заражённость тюльки бывает значительно ниже, чем у экологически близких массовых видов карповых рыб [Рубанова, 2015; Кириллов и др., 2018].

Цель данного исследования – на примере Горьковского вдхр. проанализировать влияние расселения пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки на формирование постоянных очагов апофаллэза в водохранилищах Верхней Волги.

Материал и методика

Заполненное в 1955–1957 гг. Горьковское вдхр. имеет протяжённость 448 км и общую

площадь 1591 км² [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987]. Береговая линия в некоторых местах отличается сложной конфигурацией. По гидрологическим параметрам в данном водоёме чётко выделяется верхний участок, относимый к речному типу (от г. Рыбинска до г. Костромы). Нижний (приплотинный) участок представляет собой озеровидное Юрьевское расширение (от г. Юрьевец до г. Городец). Средний участок по гидрологическим характеристикам относится к переходному типу. Отбор выборок рыб для паразитологического исследования проводили с учётом этих гидрологических особенностей Горьковского вдхр. Принимали во внимание наличие в среднем участке водоёма мелководного Костромского расширения и расположенной немного ниже от него по течению зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС.

Отлов рыб в Горьковском вдхр. выполнен по стандартной сетке траловых станций (14 точек траления) в ходе комплексного рейса НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев» 22–26 сентября 2020 г. (рисунок; номера точек траления соответствуют номерам в табл. 1). Время

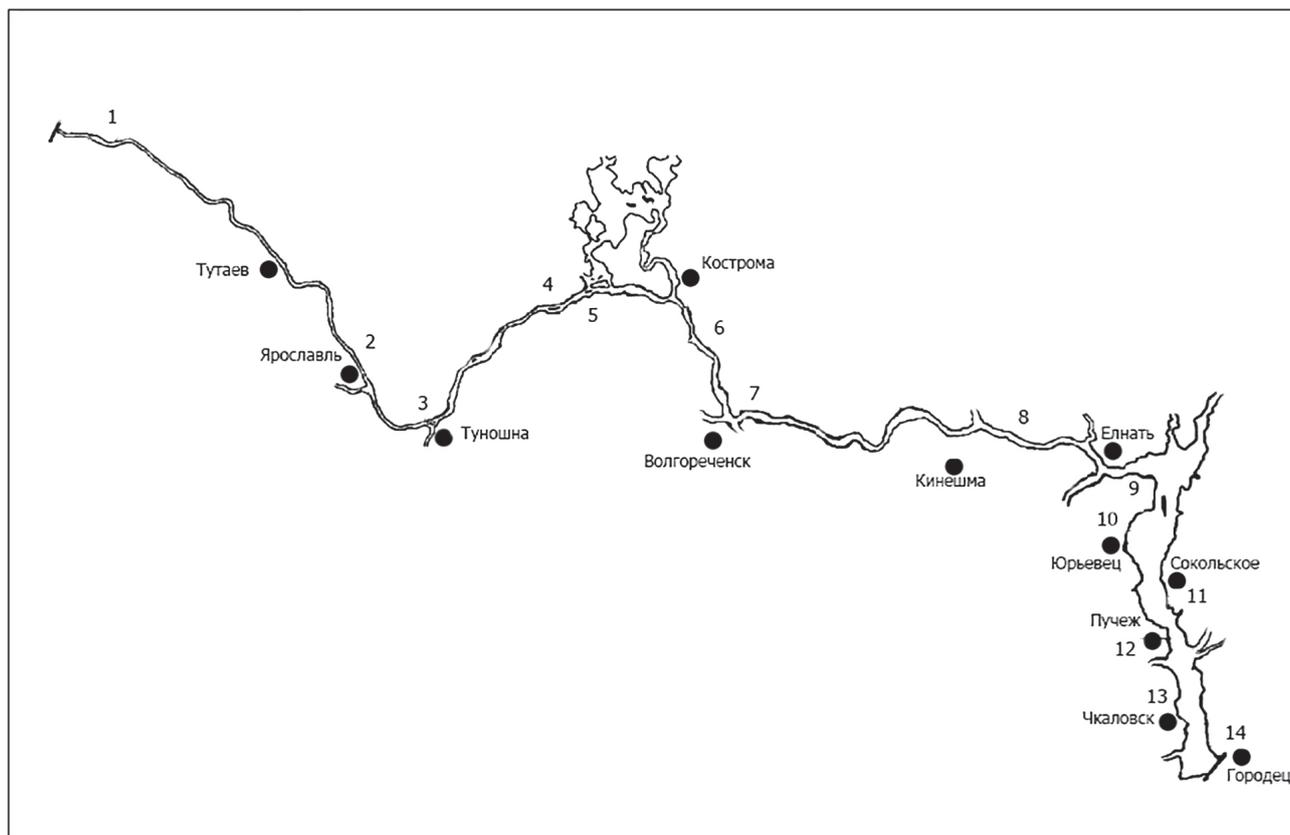


Рис. Карта-схема Горьковского водохранилища. Числами обозначены точки траления.

траления составляло 15 минут, использован пелагический трал с горизонтальным раскрытием 17.3 м, вертикальным 1.8 м, шагом ячеи (в кутке) не более 4.0 мм. Отлов проведён по выданным Московско-Окским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству разрешениям на добычу (вылов) водных биологических ресурсов № 77 2020 03 0135 44 У, № 77 2020 03 0137 37 У, № 77 2020 03 0138 52 У, № 77 2020 03 0136 44 У (согласно приказу Федерального агентства по рыболовству от 26.12.2019 № 756 «О предоставлении водных биологических ресурсов в пользование для осуществления рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, в 2020 году»).

Для сравнения использованы результаты исследования тюльки из пелагических тралений, выполненных 8 сентября 2020 г. в незарегулированном участке Нижней Волги (особи-сеголетки из двух уловов ниже каскада волжских водохранилищ). Помимо необходимости изучения влияния режима проточности, выбор этого участка обусловлен также попыткой провести анализ отношений в рассматриваемой системе паразит – хозяин, сложившихся за более длительный отрезок времени. Отлов рыб проведён по выданным Волго-Каспийским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству разрешениям на добычу (вылов) водных биологических ресурсов № 30 2020 03 4519 и № 30 2020 03 4520 (согласно приказу Федерального агентства по рыболовству от 26.12.2019 № 756 «О предоставлении водных биологических ресурсов в пользование для осуществления рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, в 2020 году»). Для сравнительного анализа особенностей вариантов паразитарных систем, формируемых *A. muehlingi* в различных экологических условиях, использованы данные по Горьковскому вдхр. (2000–2005 гг.) и Рыбинскому вдхр. (2005–2011 гг.), собранные по аналогичной методике и частично опубликованные ранее

[Тютин, 2005; Тютин, Медянцева, 2008; Тютин и др., 2010; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018].

Для более полного изучения особенностей формирования очагов апофаллёза, акваторию Горьковского вдхр. разделили на семь участков. Из этого водоёма методом неполных гельминтологических вскрытий были исследованы все пойманные особи тюльки разного возраста – 1119 экз. (преимущественно сеголетки из 14 точек траления – 1106 экз.). Для каждой точки траления определяли среднюю длину тела рыб до конца чешуйного покрова в двух размерных группах сеголетков ($l \pm SE$, мм), для крупных выборок – среднюю массу тела ($m \pm SE$, г). При изучении размерно-возрастных различий в заражённости и особенностей распределения метацеркарий *A. muehlingi* для корректного сравнения использовали выборки сеголетков не менее 100 экз., которые в некоторых случаях интегрировались из нескольких уловов (табл. 1, 2). В работе применяли стандартные гельминтологические методики [Быховская-Павловская, 1985]. Уровень заражённости оценивали по количеству выявленных при вскрытии рыб (на плавниках, под кожным покровом и в мускулатуре) полностью развитых и достигших инвазионности метацеркарий, окружённых чёрным пигментом (обычный размер цист 0.20×0.30 мм, реже – 0.30×0.35 мм). Только у таких метацеркарий отмечено начало развития гонад.

Обработка результатов проведена с применением стандартных методик [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. Математические расчёты выполнены в компьютерных программах STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel. В качестве основного показателя уровня заражённости использовали встречаемость паразитов в выборках рыб (the infection prevalence – доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки, $P \pm SE$). Принимая во внимание относительно небольшие объёмы выборок рыб, оценку достоверности различий встречаемости метацеркарий проводили по непараметрическому χ^2 -критерию Пирсона (Pearson's Chi-square test). При анализе данных также использова-

Таблица 1. Координаты точек пелагических тралений и количество исследованных особей черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*

Номера точек пелагических тралений	Координаты точки траления		Количество исследованных рыб	
	Широта	Долгота	Сеголетки (0+)	Двухлетки (1+)
Горьковское водохранилище				
№ 1	58°01' с. ш.	39°06' в. д.	12	0
№ 2	57°45' с. ш.	39°46' в. д.	22	0
№ 3	57°34' с. ш.	40°10' в. д.	33	0
№ 4	57°45' с. ш.	40°34' в. д.	37	1
№ 5	57°46' с. ш.	40°43' в. д.	71	1
№ 6	57°38' с. ш.	41°04' в. д.	72	0
№ 7 *	57°28' с. ш.	41°21' в. д.	116	11
№ 8	57°24' с. ш.	41°46' в. д.	21	0
№ 9 *	57°22' с. ш.	42°53' в. д.	181	0
№ 10	57°16' с. ш.	43°07' в. д.	139	0
№ 11	57°06' с. ш.	43°08' в. д.	137	0
№ 12	56°59' с. ш.	43°10' в. д.	52	0
№ 13	56°44' с. ш.	43°17' в. д.	144	0
№ 14	56°41' с. ш.	43°21' в. д.	69	0
Нижняя Волга				
№ 15	47°08' с. ш.	47°17' в. д.	273	1
№ 16	46°51' с. ш.	47°41' в. д.	57	0

Примечание. * – в точках № 7 и № 9 выполнено по два пелагических траления, в остальных точках – по одному.

ли индекс обилия метацеркарий (the abundance – среднее количество на одну исследованную особь хозяина, $A \pm SE$, экз.). Степень достоверности различий в значениях индекса обилия оценивали по непараметрическому К–W критерию для независимых переменных (Kruskal-Wallis test). В качестве дополнительных показателей, отражающих степень агрегированности мета-

Таблица 2. Соотношение числа особей двух размерных групп и средняя длина тела в интегральных выборках сеголетков черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*

Участки отлова (номера точек траления)	Соотношение числа особей двух размерных групп сеголетков	Средняя длина тела в группе мелких сеголетков, мм	Средняя длина тела в группе крупных сеголетков, мм
I (точки № 1, 2, 3, 4)	3.7273 (82/22)	38.9±0.6	49.3±0.6
II (точки № 5, 6)	2.3256 (100/43)	39.2±0.4	48.6±0.3
III (точка № 7)	0.9016 (55/61)	39.8±0.5	48.3±0.3
IV (точки № 8, 9)	1.6933 (127/75)	39.2±0.4	49.0±0.3
V (точка № 10)	1.1385 (74/65)	40.4±0.4	47.7±0.3
VI (точки № 11, 12)	2.3158 (132/57)	39.2±0.5	47.5±0.4
VII (точки № 13, 14)	5.8711 (182/31)	38.6±0.3	47.7±0.3
VIII (точки № 15, 16)*	21.0000 (315/15)	35.7±0.3	49.2±0.9

Примечание. Соотношение числа особей двух размерных групп сеголетков – число особей тюльки с длиной тела 24–44 мм, делённое на число особей с длиной тела 45–57 мм. * – участок отлова VIII расположен в Нижней Волге ниже каскада водохранилищ, участки отлова I–VII – в акватории Горьковского водохранилища.

церкарий, использовали значения минимальной и максимальной интенсивности заражения (the intensity range – IR min–max, экз.), а также коэффициент её вариации (отношение квадратного корня дисперсии интенсивности к её среднему значению – CV, %).

Результаты

В Горьковском вдхр., из-за растянутого по времени порционного нереста тюльки, к сентябрю сеголетки распались на две экологические группы с принципиально разным уровнем миграционной активности. Мелкие сеголетки с длиной тела от 24 до 44 мм доминировали на большинстве участков отлова и были относительно равномерно распределены по акватории (табл. 1, 2). Минимальные значения средней длины тела в группе мелких сеголетков зарегистрированы для самого северного и самого южного участков отлова (табл. 2). Максимальные были выявлены в средней части переходного участка Горьковского вдхр. (зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, участок отлова III, точка траления № 7) и верхней части озеровидного участка (участок отлова V, точка траления № 10). На участках III и V средние размеры мелких сеголетков не сильно отличались от других мест отлова, но доля крупных особей была заметно больше. В целом по водоёму крупные экземпляры (с длиной тела 45–57 мм) составили около трети от общего числа сеголетков тюльки, и их доля в уловах на разных участках заметно варьировала.

В популяции тюльки присутствовали особи высокотелой и прогонистой экоморфы. В явно привлекательной для тюльки зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (участок отлова III, точка траления № 7) средние значения массы тела сеголетков оказались относительно небольшими: 0.65 г у мелких особей и 1.05 г у крупных экземпляров. Более высокие показатели массы тела зарегистрированы в верхней части озеровидного Юрьевецкого расширения (участок отлова V, точка траления № 10): 0.78 г и 1.18 г, соответственно. В промежутке между этими участками средняя масса сеголетков варьировала в пределах 0.57–0.66 г у мелких особей и 1.12–1.34 г у крупных экземпляров (точки траления № 8, 9).

Склонные к миграции половозрелые особи тюльки в условиях пелагиали Горьковского вдхр. обычно успешно избегали попадания в трал и в уловах очень редки (табл. 1). Практически все они выловлены в средней части переходного участка водоёма вблизи зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (точка траления № 7, участок отлова III). На данном участке у двухлетков тюльки с длиной тела 62–82 мм (в среднем – 71.9 ± 1.6 мм) встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* составила 100% (с учётом двух особей из близких точек траления № 4 и № 5 – $n=13$). Разброс значений индивидуальной интенсивности заражения оказался не очень значительным (от 1 до 47 экз.). Индекс обилия метацеркарий у двухлетних особей (13.15 ± 3.59 экз.) статистически достоверно отличался ($H=7.4491$, $p<0.00635$) от значения данного показателя у мелких сеголетков (5.53 ± 1.03 экз., $n=55$). Между двухлетками и крупными сеголетками (10.98 ± 1.16 экз., $n=61$) различия не достоверны ($H=0.1211$, $p>0.72782$). Доля метацеркарий, не достигших состояния инвазионности и не учитываемых нами в расчётах, составила в среднем ~75%.

Сеголетки тюльки с длиной тела ≥ 45 мм доминировали только на участке отлова III. Здесь, в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, значения показателей встречаемости и индекса обилия метацеркарий у крупных сеголетков оказались статистически достоверно больше, по сравнению с мелкими особями (табл. 3). Выше по течению (участок отлова II) и на речном участке водоёма (участок отлова I) отмечен ещё более высокий уровень достоверности различий в значениях встречаемости и индекса обилия метацеркарий у двух размерных групп сеголетков. Только в нижней части переходного участка Горьковского вдхр. (участок отлова IV) крупные особи сеголетков тюльки заражены статистически достоверно слабее, чем мелкие экземпляры.

В пределах расположенного южнее озеровидного Юрьевецкого расширения заражённость сеголетков тюльки была сравнительно низкой. В целом, в Юрьевецком расширении характерные для других участков водоёма различия между размерными группами сего-

Таблица 3. Различия в показателях заражённости метацеркариями трематоды *Apophallus muehlingi* у сеголетков черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* двух размерных групп из разных участков отлова

Показатели заражённости	Размерная группа сеголетков тюльки		Достоверность различий
	<45 мм	≥45 мм	
I. Речной участок Горьковского водохранилища (точки траления № 1–4, n=104)			
P±SE, %	24.39±4.74	90.91±6.13	$\chi^2=32.4279$, p<0.00001**
IR min–max, экз. (CV,%)	1–38 (107.5)	1–13 (58.8)	–
A±SE	2.22±0.68	5.77±0.86	H=22.4656, p<0.00001**
II. Верхняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона выше влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, точки траления № 5–6, n=143)			
P±SE, %	30.00±4.58	93.02±3.88	$\chi^2=47.7953$, p<0.00001**
IR min–max, экз. (CV, %)	1–54 (111.8)	3–42 (69.1)	–
A±SE	2.86±0.72	10.79±1.26	H=44.5105, p<0.00001**
III. Средняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, точка траления № 7, n=116)			
P±SE, %	56.36±6.69	80.33±5.09	$\chi^2=7.7604$, p<0.00536*
IR min–max, экз. (CV, %)	1–31 (79.7)	1–48 (58.8)	–
A±SE	5.53±1.03	10.98±1.16	H=13.4784, p<0.00025*
IV. Нижняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона ниже влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, точки траления № 8–9, n=202)			
P±SE, %	94.49±0.00	40.0±5.66	$\chi^2=73.2363$, p<0.00001**
IR min–max, экз. (CV, %)	1–56 (72.4)	1–34 (88.9)	–
A±SE	14.95±1.04	4.08±0.88	H=63.1541, p<0.00001**
V. Верхняя часть озеровидного участка Горьковского водохранилища (точка траления № 10, n=139)			
P±SE, %	6.76±2.92	13.85±4.28	$\chi^2=1.9202$, p>0.16583
IR min–max, экз. (CV, %)	1–6 (86.4)	1–36 (180.4)	–
A±SE	0.16±0.09	0.86±0.56	H=0.5583, p>0.45493
VI. Средняя часть озеровидного участка Горьковского водохранилища (точки траления № 11–12, n=189)			
P±SE, %	13.64±2.99	28.07±5.95	$\chi^2=5.6216$, p<0.01775*
IR min–max, экз. (CV, %)	1–6 (64.8)	1–14 (107.9)	–
A±SE	0.26±0.07	0.82±0.28	H=2.7512, p>0.09716
VII. Нижняя часть озеровидного участка Горьковского водохранилища (точки траления № 13–14, n=213)			
P±SE, %	14.84±2.63	22.58±7.51	$\chi^2=1.1846$, p>0.27641
IR min–max, экз. (CV, %)	1–4 (53.0)	1–3 (58.8)	–
A±SE	0.27±0.05	0.29±0.12	H=0.3438, p>0.55761
VIII. Нижняя Волга (точки траления № 15–16, n=330)			
P±SE, %	18.10±2.17	13.33±8.78	$\chi^2=0.2211$, p>0.63817
IR min–max, экз. (CV, %)	1–19 (136.8)	5–6 (12.9)	–
A±SE	0.32±0.07	0.73±0.51	H=0.0459, p>0.83036

Примечание. n – количество исследованных особей сеголетков тюльки, экз. ** – различия между размерными группами сеголетков тюльки статистически достоверны на очень высоком уровне значимости (p<0.00001). * – различия статистически достоверны на менее высоком уровне значимости (0.00001<p<0.05). CV – коэффициент вариации интенсивности заражения, %. «–» – недостаточный объём данных для статистической обработки.

летков тюльки выражены относительно слабо. По причине слабовыраженной миграции крупных особей, а также низкой общей встречаемости, различия по показателям встречаемости и индекса обилия метацеркарий *A. muehlingi* между размерными группами сеголетков сравнительно невелики (табл. 3). Кроме этого, в Юрьеveckом расширении не выявлено статистически значимых различий между точками траления (№ 10–14) по встречаемости метацеркарий без учёта размерных групп сеголетков ($\chi^2=5.3163$, $p>0.25635$). Это позволило использовать общую интегральную выборку из всех пойманных на данном участке сеголетков тюльки ($n=541$) для анализа отличий между их размерными группами. Достоверно различались мелкие и крупные особи только по показателю встречаемости ($12.89\pm 1.71\%$ и $20.92\pm 3.29\%$, соответственно; $\chi^2=5.4999$, $p<0.01902$). Увеличение индекса обилия метацеркарий у крупных сеголетков, по сравнению с мелкими особями, не достигло статистически значимого уровня (0.24 ± 0.05 экз. и 0.73 ± 0.26 экз., соответственно; $H=2.5553$, $p>0.10992$).

В среднем по водоёму соотношение мелких и крупных сеголетков составило 2.1243 (752 экз./354 экз.). Подобными являются интегральные выборки из расположенного вблизи Костромского расширения участка отлова II и из расположенного в средней части Юрьеveckого расширения участка отлова VI. На данных участках значения встречаемости и индекса обилия у крупных сеголетков примерно в 2–3 раза больше, чем у мелких. Встречаемость метацеркарий у сеголетков тюльки ни в одном из его участков не достигла 100%. Стабильно высокие показатели коэффициента вариации интенсивности заражения характерны для выборок сеголетков тюльки со значениями встречаемости близкими к среднему уровню (около 25–30% у мелких и 28–40% у крупных сеголетков). При повышении значений встречаемости *A. muehlingi* наблюдалось снижение коэффициента вариации интенсивности заражения, свидетельствующее об уменьшении степени агрегированности метацеркарий. При минимальных значениях встречаемости (6.76% у мелких и 13.85% у крупных сеголетков) данный коэффициент

увеличивался (участок отлова V), что обусловлено преобладанием особей сеголетков тюльки с 1–2 экз. метацеркарий.

Похожая картина наблюдалась на участке Нижней Волги, расположенном за пределами каскада водохранилищ (участок отлова VIII), где отношения в рассматриваемой системе паразит – хозяин (*A. muehlingi* – *C. cultriventris*) начали формироваться гораздо раньше. Группа крупных сеголетков на участке отлова VIII представлена малочисленной выборкой из 15 экз. с максимальной длиной тела 52 мм. Средние значения длины тела в группе мелких сеголетков оказались значительно ниже, по сравнению с аналогичными выборками из Горьковского вдхр. (табл. 2). Средняя масса тела у нижеволжских сеголетков тюльки из группы особей с длиной тела <45 мм составила 0.46 г. Доля особей с длиной тела более 45 мм здесь крайне мала, поэтому даже с их учётом средняя длина тела сеголетков тюльки из Нижней Волги не превысила 36.9 ± 0.4 мм. Это меньше, чем у особей из Горьковского вдхр., отнесенных нами к категории мелких. Даже с учётом всех крупных экземпляров масса тела «усреднённого» нижеволжского сеголетка составила всего 0.72 г. В Горьковском вдхр. средняя масса тела 0.74 г была зарегистрирована только на фоне максимального доминирования мелких особей в верхнем бьефе Горьковской ГЭС (участок отлова VII). В верхнем участке Юрьеveckого расширения при соотношении размерных групп сеголетков тюльки близком к 1:1 этот показатель составил 0.96 г.

Обсуждение

Успешное распространение трематоды *A. muehlingi* в бассейне р. Волги во многом обусловлено использованием широкого круга вторых промежуточных хозяев, в качестве которых могут выступать многие виды рыб [Бисерова, 2005, 2016; Ivanov, 2008; Zhokhov et al., 2019]. Основными вторыми промежуточными хозяевами *A. muehlingi*, можно считать представителей семейства Cyprinidae, для которых не выявлено достоверных случаев абсолютной резистентности к заражению этой трематодой в пределах её ареала [Tyutin, Izvekova, 2013; Sándor et al., 2017]. Для прес-

новодных трематод с подобным триксенным жизненным циклом включение в паразитарную систему рыб из других семейств особенно важно в экосистемах, подобных верхневожским водохранилищам, где число видов и плотность популяций карповых рыб относительно невелики [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987; Структура и функционирование..., 2018].

Вероятно, быстрая адаптация *A. muehlingi* к паразитированию у *C. cultriventris* связана с особенностями происхождения пресноводной формы данного вида рыб. До середины XX в. тюлька имела только небольшие постоянные пресноводные популяции не выше современного г. Саратова. Строительство каскада водохранилищ создало объективные предпосылки для роста её численности и дальнейшего продвижения на север при повышении среднегодовых значений температуры. Возможно, именно длительная преадаптация волжской формы *C. cultriventris* к пресноводному образу жизни способствовала столь быстрому расселению её по волжским водохранилищам. Освоение водохранилищ тюлькой шло поэтапно, но в итоге все её волжские популяции оказались генетически близки между собой, существенно отличаясь от морских популяций Чёрного и Каспийского морей [Яковлев и др., 2001; Слынько, Терещенко, 2014]. Судя по всему, преадаптация тюльки к пресноводному образу жизни предопределила и относительную лёгкость, с которой тюлька вошла в круг вторых промежуточных хозяев для некоторых обычных для бассейна Верхней Волги видов трематод. Ранее на примере метацеркарий трематоды *Vucephalus polymorphus* Waer, 1827, была показана более высокая восприимчивость к заражению особей тюльки с типично пресноводными гаплотипами по полиморфному локусу Ldh, по сравнению с особями, сохранившими морской гаплотип Ldh [Тютин и др., 2010].

На физиологическом уровне пресноводная форма тюльки пока явно не является идеальным хозяином *A. muehlingi*. Во всяком случае, исследованные нами группы сеголетков тюльки в Горьковском вдхр. выглядят экологически и физиологически неоднород-

ными и состоящими из особей с различной резистентностью к заражению *A. muehlingi*. Судя по значениям встречаемости метацеркарий *A. muehlingi*, восприимчивость особей тюльки всех возрастных групп к заражению довольно высокая. Однако относительно небольшие значения индекса обилия свидетельствуют о гибели большинства личинок *A. muehlingi* на начальных этапах развития. По нашим наблюдениям, до 75% личинок этого вида погибает вскоре после проникновения в мускулатуру тюльки. Даже в условиях средней части Горьковского вдхр., где встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у сеголетков тюльки может быть >90%, максимальная интенсивность заражения полностью развитыми метацеркариями достигает уровня >50 экз. только в единичных случаях. Благодаря низкой интенсивности заражения сохраняется возможность участия мелких особей сеголетков тюльки в распространении апофалёза даже в центре очага заболевания, так как паразитарная нагрузка у них не достигает летального уровня. Возможность проявления кумулятивного эффекта при паразитировании в верхневожских популяциях тюльки нескольких видов патогенных паразитов уменьшилась из-за наблюдаемой в последние годы тенденции к снижению распространённости в бассейне Верхней Волги трематоды *B. polymorphus* [Тютин и др., 2020]. Близкие значения коэффициентов вариации интенсивности заражения, полученные для метацеркарий *B. polymorphus* и *A. muehlingi*, подтверждают сходный характер агрегированности их распределения и свидетельствуют о сохранении к 2020 г. физиологической и экологической неоднородности популяции тюльки Горьковского вдхр. Вероятно, только при скачкообразном росте численности тюлька способна элиминировать существенную часть гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi*, как за счёт их сравнительно низкой приживаемости, так и в результате последующей гибели значительного числа рыб уже на втором году жизни. Помимо прочего, тюлька, являющаяся единственным представителем семейства Clupeidae в верхневожских водохранилищах и имеющая высокий уровень генетического полиморфизма, вероятно, спо-

способствует поддержанию высокого уровня генетического разнообразия трематоды *A. muehlingi*. Не исключено, что меньший успех в распространении в бассейне Верхней Волги трематоды *A. donicus* отчасти объясняется именно неучастием тюльки в реализации её жизненного цикла.

При изучении карповых рыб из бассейна р. Волги ранее было отмечено, что на организменном уровне патогенное влияние на рыб-хозяев относительно мелких метацеркарий *A. muehlingi* обычно сравнительно не велико [Бисерова, 2005; Tyutin, Izvekova, 2013]. Тем не менее, для молоди аборигенных карповых рыб участие в формирующейся паразитарной системе *A. muehlingi* может быть серьёзно ограничено кумулятивным эффектом, возникающим из-за сложной структуры сообщества паразитов. В частности, в дельте Волги именно с появлением дополнительной паразитарной нагрузки в виде апофалёза связывали значительное (до 80%) повышение смертности сеголетков некоторых карповых рыб, хотя при отсутствии других видов патогенных паразитов у мальков с длиной тела 20–30 мм могло паразитировать до 300–500 экз. метацеркарий *A. muehlingi* [Бисерова, 2005].

По нашим наблюдениям, к осени, в период завершения эмиссии церкарий из моллюсков, большая часть сеголетков тюльки в Горьковском вдхр. имеют длину тела 40–44 мм. Но основную роль в сохранении очага апофаллёза в средней части водоёма, скорее всего, играют довольно многочисленные экземпляры с длиной тела 45–50 мм: из-за высокой вероятности их выживания в зимний период и большей миграционной активности, способствующей распространению заболевания. Мелкие сеголетки с длиной тела 24–44 мм, преобладающие на большинстве участков отлова в Горьковском вдхр., явно не способны совершать протяжённые миграции и сравнительно равномерно распределены в водоёме. Вероятно, показатель средней длины тела у мелких сеголетков довольно адекватно отражает общие экологические условия в разных локальных точках: обеспеченность кормом, негативное влияние пресса хищников или антропогенное загрязнение. Следует

отметить, что темп роста в группе мелких сеголетков в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС принципиально не отличался от других участков водоёма.

В пределах Горьковского вдхр. высокая доля крупных сеголетков тюльки отмечена только в уловах из средней части переходного участка (в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС) и верхней части озеровидного участка. Судя по всему, значительная часть крупных сеголетков мигрировала на данные участки, так как в целом по водоёму крупные экземпляры (с длиной тела 45–57 мм) составили только около трети от общего числа сеголетков тюльки. Вероятно, результаты исследования уловов, в которых соблюдается эта пропорция, наиболее точно характеризуют размерно-возрастные особенности заражённости тюльки. В этом случае, несмотря на разную численность сеголетков двух размерных групп, доля паразитирующих у них метацеркарий *A. muehlingi* в общей численности гемипопуляции должна быть примерно одинакова.

Значительная вариабельность доли крупных сеголетков в уловах на разных участках, по нашему мнению, может быть объяснена предрасположенностью крупных особей к совершению дальних миграций. По-видимому, основным вариантом миграции крупных сеголетков тюльки в условиях Горьковского вдхр. является перемещение против течения. Это прослеживается и по показателям заражённости метацеркариями трематоды *A. muehlingi*. Пассивный скат по течению некоторых самых мелких особей тюльки, вероятно, имеет меньшее значение для формирования структуры её пелагических скоплений. В пользу этого предположения свидетельствует то, что хотя в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС значения встречаемости и индекса обилия метацеркарий у крупных сеголетков статистически достоверно больше, чем у мелких особей, уровень значимости этих различий не является максимальным. Выше зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (участок отлова II, точки траления № 5–6) и на речном участке водоёма (участок отлова I, точки траления № 1–4,) достоверность различий в значениях встречаемости

и индекса обилия метацеркарий у двух размерных групп сеголетков тюльки выражены в ещё большей степени. В группах крупных сеголетков, несмотря на более высокую заражённость, значения коэффициента вариации интенсивности заражения оказались заметно ниже, по сравнению с группами слабо мигрирующих мелких особей.

В нижней части переходного участка Горьковского вдхр. (участок отлова IV, точки траления № 8–9) показатели заражённости указывают на наличие миграции вверх по течению относительно слабо заражённых особей тюльки из озеровидного Юрьевецкого расширения. Не исключён, безусловно, и небольшой пассивный скат отдельных наиболее заражённых особей тюльки из группы мелких сеголетков. Благодаря этим процессам здесь складывается довольно парадоксальная картина: статистически достоверны более высокие показатели заражённости у мелких сеголетков по сравнению с более крупными экземплярами. Точку траления № 9 можно рассматривать в качестве южной границы крупного очага апофаллёза, сформировавшегося в средней части Горьковского вдхр.

В пределах расположенного южнее озеровидного Юрьевецкого расширения заражённость сеголетков тюльки сравнительно низкая, вероятно, из-за реофильности первого промежуточного хозяина (моллюска *L. naticoides*) или низкой плотности популяций рыбоядных птиц. В верхней части Юрьевецкого расширения это отчасти может быть связано и с нагульными миграциями тюльки в затопленные устья крупных притоков – рек Немда и Унжа. В целом, из-за наличия в Горьковском вдхр. участков руслового типа и склонности тюльки к миграциям, при формальной привязке результатов вскрытия рыб к отдельным точкам траления, локальные данные по размерной структуре сеголетков и роли их размерных групп в поддержании численности *A. muehlingi* получаются не точными.

В 2005 г. ситуация по апофаллёзу на большей части акватории Горьковского вдхр. была относительно благополучной [Tyutin et al., 2013]. В этот период у тюльки из пелагических траловых уловов ИБВВ РАН метацеркарии *A.*

muehlingi были обнаружены только в средней части водоёма. Встречаемость метацеркарий на участке от г. Костромы до г. Плёс составила $31.8 \pm 9.9\%$ при интенсивности заражения 1–8 экз. и индексе обилия 0.86 ± 0.39 экз. Преимущественное распространение апофаллёза в средней части Горьковского вдхр. отмечено и в 2020 г. Вероятно, существенную роль в этом играет температурный фактор. Помимо влияния подогретых сбросных вод бытовых и промышленных стоков крупных областных центров (г. Ярославль и г. Кострома) дополнительный вклад вносит работа Костромской ГРЭС. При работе электростанции в режиме максимальной нагрузки сброс подогретой воды в Горьковское вдхр. может обеспечивать разницу температур в 5–8 °С, по сравнению с фоновыми значениями, что нередко вызывает повышение плотности скоплений рыб в этой части водоёма [Голованов, Базаров, 2008]. Возможно, этот фактор способствовал также формированию популяции тюльки со столь заметной экологической дифференцировкой группировок сеголетков на две разные по проявлению миграционной активности размерные группы.

Полученные в 2020 г. результаты показали, что возрастание степени неравномерности распределения метацеркарий в группах более крупных сеголетков заметнее проявляются на участках Горьковского вдхр. со сравнительно высоким уровнем заражённости рыб. Отсутствие существенных различий между размерными группами тюльки по характеру распределения метацеркарий *A. muehlingi* при низком уровне заражённости выявлено ранее в Рыбинском вдхр. В этом водоёме моллюск *L. naticoides* образовал относительно плотные поселения тюльки в пределах сравнительно небольшого по площади Волжского плёса. Большинство постоянных нерестовых участков тюльки в Моложском и Шекснинском плёсах оказались вне зоны массового распространения *L. naticoides* [Структура и функционирование..., 2018]. Только в отдельные годы с неблагоприятными условиями для успешного нереста в Волжском плёсе, заражённые *A. muehlingi* взрослые особи тюльки этого нерестового стада бывают относительно равномерно распределены по

всей акватории Рыбинского вдхр. Кроме того, различия по встречаемости *A. muehlingi* в размерно-возрастных группах тюльки в пределах Волжского плёса выражены слабо, даже при сравнении сеголетков и двухлетков в условиях нормального нереста [Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018]. В частности, в 2010 г. в Волжском плёсе встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* не превышала $0.4 \pm 0.2\%$ у сеголетков тюльки ($n=694$) и $0.8 \pm 0.6\%$ у особей в возрасте 1+ ($n=245$). Почти столь же низкие значения встречаемости были отмечены и годом ранее: $0.8 \pm 0.6\%$ ($n=253$) и $0.6 \pm 0.4\%$ ($n=475$), соответственно.

В целом, из-за ограниченности распространения *L. naticoides* в Рыбинском вдхр., участие тюльки в развитии паразитарной системы *A. muehlingi* в условиях данного водоёма выражено слабее, по сравнению с Горьковским вдхр. Более заметный вклад в поддержание численности гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi* Рыбинского вдхр. вносят некоторые массовые виды пелагических карповых рыб. Например, у синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) и уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* может достигать 12.0% и 17.0%, соответственно [Тютин, Кияшко, 2018]. Тем не менее, даже в этом случае следует учитывать, что в условиях верхневолжских водохранилищ тюлька оказалась способной давать значительные всплески численности и стала очень успешным пищевым конкурентом молоди местных видов рыб. Как следствие, в периоды роста численности тюльки в пелагических скоплениях нередко регистрировался спад численности молоди других видов рыб [Яковлев и др., 2001; Рыбы Рыбинского..., 2015]. Судя по встречаемости партенит *A. muehlingi* у моллюска *L. naticoides*, заметно снижающейся только в годы с исключительно неблагоприятными погодными условиями, численность популяции *A. muehlingi* относительно постоянна даже в условиях Рыбинского вдхр. [Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013; Тютин, Кияшко, 2018]. Очевидно, что без сравнительно успешной адаптации к паразитированию у тюльки численность *A. muehlingi* в условиях верхневолжских водохранилищ

испытывала бы более значительные межгодовые колебания.

Судя по полученным нами в 2020 г результатам, значение тюльки в поддержании численности *A. muehlingi* в незарегулированном участке р. Волги, расположенном ниже каскада водохранилищ, относительно невелико. В первую очередь, это может быть связано с небольшой длиной тела у основной массы сеголетков тюльки, хотя, при слабой охваченности этой части пресноводной популяции промысловым ловом, даже сосредоточенная в ней небольшая часть гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi* имеет некоторое значение для сохранения общей численности популяции трематоды. Специальные паразитологические исследования мелких видов пелагических рыб с учётом размерной структуры их популяций проводятся относительно редко, поэтому роль тюльки в паразитарных системах *A. muehlingi* из других волжских водохранилищ изучена довольно слабо. Например, в 2005 г. было отмечено участие этого вида рыб в формировании локального очага апофаллёза в северной части средневожского Чебоксарского вдхр. [Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. Метацеркарии, первоначально отнесённые к *A. muehlingi*, были выявлены здесь не только у тюльки, но и у всех видов рыб, отловленных в прибрежной зоне: плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), жереха *Leuciscus aspius* (Linnaeus, 1758), обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), обыкновенной щиповки *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758), обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. Дальнейшее исследование этого материала показало, что для представителей семейства Percidae (судак и речного окуня) видовая принадлежность метацеркарий была указана не точно. Все случаи наших находок метацеркарий рода *Apophallus* у окуневых рыб следует отнести к трематоды *A. donicus*, проявляющей более узкую специфичность ко вторым промежуточным хозяевам. В условиях нижневолжского

Саратовского вдхр. показатели заражённости метацеркариями *A. muehlingi* пресноводной формы тюльки оказались значительно ниже (встречаемость – 17.4%, индекс обилия – 0.9 экз.), по сравнению с массовым представителем карповых рыб – уклейкой *A. alburnus* (100.0% и 202.4 экз., соответственно) [Рубанова, 2015; Кириллов и др., 2018].

Повышенную патогенность метацеркарий, характерную для некоторых видов рода *Apoprothallus*, обычно связывают с повреждением скелета рыб при проникновении личинок в глубокие слои мускулатуры [Kent et al., 2004]. По нашим наблюдениям, трематода *A. muehlingi* также может быть отнесена к числу таких видов. Как у тюльки, так и у карповых рыб обычной является локализация метацеркарий *A. muehlingi* не только в подкожном слое мускулатуры, но и в её глубине, а также вдоль костей скелета и на позвоночнике. Наиболее сильно бывают поражены участки мускулатуры вблизи хвостового, анального, брюшных и грудных плавников. При этом в мускулатуре заражённых рыб обычно регистрируется повышенное содержание гликогена, что рассматривается как одно из проявлений снижения их плавательной активности [Tyutin, Izvekova, 2013; Тютин, Кияшко, 2018].

Изучение заражённости тюльки метацеркариями *A. muehlingi* свидетельствует о том, что зона распространения моллюска *L. naticoides* в Горьковском вдхр. к 2020 г. оказалась значительно шире, чем показывают данные гидробиологического мониторинга. Вероятно, это связано с тем, что большинство гидробиологических проб отбирают в глубоководной русловой зоне. Судя по заражённости рыб, в акватории Горьковского вдхр. достаточно быстро (в течение последних 10 лет) сформировался единый крупный очаг апофаллёза, охватывающий всю среднюю часть водоёма. В последние годы общее число поселений и средняя численность популяций моллюска *L. naticoides* в верхневолжском бассейне имеют тенденцию к росту, хотя плотность поселений обычно не превышает 100–200 экз./м² [Perova et al., 2018; Perova et al., 2019; Тютин и др., 2020]. Во многом именно благодаря высокой встречаемости партенит трематод рода *Apoprothallus*, нередко превышающей

50.0%, даже небольшое увеличение площади поселений *L. naticoides* способно оказывать серьёзное влияние на общую паразитологическую ситуацию в экосистемах водоёмов.

Заключение

Учитывая высокую заражённость метацеркариями *A. muehlingi*, можно констатировать, что вклад черноморско-каспийской тюльки *C. cultriventrис* в формирование общей паразитологической ситуации в акватории Горьковского вдхр. существенно вырос по сравнению с начальным периодом натурализации этого вида рыб. Трематода *A. muehlingi* проявляет узкую специфичность к первому промежуточному хозяину (моллюску *L. naticoides*), поэтому регистрация её метацеркарий у сеголетков рыб служит хорошим биологическим индикатором расселения данного понто-азовского вселенца. Судя по заражённости наиболее мелких особей сеголетков тюльки, моллюск *L. naticoides* распространился в Горьковском вдхр. значительно шире, чем выявляется при стандартных гидробиологических исследованиях.

Показатели заражённости сеголетков тюльки метацеркариями *A. muehlingi* в осенний период заметно варьируют в различающихся по гидрологическим характеристикам участках Горьковского вдхр. Минимальная заражённость сеголетков зарегистрирована в приплотинном участке водоёма. Максимальные значения встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* выявлены у тюльки из среднего (переходного типа по режиму проточности) участка, что отчасти может быть связано с влиянием сброса подогретых вод Костромской ГРЭС. Возможно, именно наличие зоны влияния тёплых вод способствовало формированию в Горьковском вдхр. популяции *C. cultriventrис* с экологической дифференцировкой группировок сеголетков на две размерные группы, различающиеся по проявлению миграционной активности. Довольно высокие показатели заражённости тюльки в верхнем участке водоёма явно связаны с миграцией против течения наиболее крупных сеголетков.

На настоящий момент в Горьковском вдхр. ситуация по апофаллёзу сохраняется отно-

сительно благополучной только в верхней и нижней частях водоёма. На среднем участке выявлено наличие крупного очага апофаллёза, отличающегося высокой стабильностью. Тюлька играет существенную роль в его сохранении, а также в формировании мелких очагов данного гельминтоза в северной и южной частях водоёма. Популяция *C. cultriventris* в условиях Горьковского вдхр. до настоящего времени остаётся экологически и физиологически неоднородной и явно состоит из особей с различной восприимчивостью к заражению *A. muehlingi*. Стабильно высокие значения коэффициента вариации интенсивности заражения, отражающего степень агрегированности метацеркарий, характерны для выборок сеголетков тюльки со значениями встречаемости близкими к средним (~25–30% в группах мелких особей и ~28–40% в группах крупных сеголетков). Для незарегулированного участка Нижней Волги (ниже каскада волжских водохранилищ) показана меньшая роль тюльки в распространении апофаллёза и не выявлено заметно выраженных различий между размерными группами сеголетков по встречаемости метацеркарий *A. muehlingi*.

Пример Горьковского вдхр. показывает, что хотя основными вторыми промежуточными хозяевами *A. muehlingi* служат различные виды рыб семейства Сургинidae, в некоторых случаях присутствие в экосистеме *C. cultriventris* может существенно повышать вероятность распространения апофаллёза. Благодаря высокой миграционной активности крупных особей тюльки в условиях водохранилищ Верхней Волги может сформироваться почти сплошная зона распространения апофаллёза, не имеющая чётко выраженных границ между отдельными очагами заболевания. Поэтому, распространение трематоды *A. muehlingi* можно отнести к числу наиболее негативных последствий натурализации *L. naticoides* и *C. cultriventris* в бассейне Верхней Волги. Учитывая, что масса тела даже наиболее крупных сеголетков тюльки редко превышает 1.5 г, дальнейшее повышение плотности популяции *A. muehlingi* может сделать трематоду серьёзным фактором естественного отбора для данного вида рыб.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в сборе материала экипажу НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания РФ (№ 121051100100-8, № 121051100109-1, № 121051100104-6).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus 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. Оценка состояния сообществ промысловых рыб некоторых водоёмов Центральной России в отношении опасных для человека гельминтов // Труды Центра паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 2016. Т. 49. С. 11–12.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Голованов В.К., Базаров М.И. Гидроакустические исследования поведения и распределения рыб в районе подогретых вод Костромской ГРЭС и на смежных участках Горьковского водохранилища // В кн.: Гидроакустические исследования на внутренних водоёмах. Материалы докладов Всероссийской конференции. Ярославль: Изд-во ООО «Принтхауз», 2008. С. 26–39.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Евланов И.А. Паразиты рыб (Pisces) Самарской области. Сообщение 2. Platyhelminthes, Nematoda и Acanthocephala // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 5(4). С. 652–674.
- Рубанова М.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища метацеркариями *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1898) Lühe, 1909 // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4. С. 222–225.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филлигрань, 2015. 418 с.

- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Полиграф-Плюс, 2014. 328 с.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. DOI: 10.31857/S9785907036185000001
- Тютин А.В. Каспийская килька – новый промежуточный хозяин гельминтов в верхневолжских водохранилищах // В кн.: Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Материалы Третьей науч.-практич. конференции. Вып. 3. Т. 1. Ярославль: ВВО РАЭ, 2005. С. 304–308.
- 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 *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2. Приложение. С. 41–46.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Карабанов Д.П., Кияшко В.И. Гельминты и генетическая структура популяций их хозяев // В кн.: Теоретические и практические проблемы паразитологии. Материалы междунар. науч. конференции. М.: Россельхозакадемия, 2010. С. 382–385.
- Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А. Паразиты и эндосимбионты у моллюсков-вселенцев в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС // Экология водных беспозвоночных. Тезисы Междунар. конференции, посвящённой 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского / Ред. С.М. Жданова. Ярославль: Филлигрань, 2020. С. 85.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 52–69.
- 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
- Chai J.-Y., Jung B.-K. Fishborne zoonotic heterophyid infections: An update // Food and Waterborne Parasitology. 2017. Vol. 8–9. P. 33–63. DOI: 10.1016/j.fawpar.2017.09.001
- Hung N.M., Madsen H., Fried B. Global status of fish-borne zoonotic trematodiasis in humans // Acta Parasitologica. 2013. Vol. 58. No. 3. P. 231–258. DOI: 10.2478/S11686-013-0155-5
- 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
- Izyumova N.A. Parasitic fauna of reservoir fishes of the USSR and its evolution. New Delhi: Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd, 1987. 325 p.
- Kent M.L., Watral V.G., Whipps C.M., Cunningham M.E., Criscione C.D., Heidel J.R., Curtis L.R., Spitsbergen J., Markle D.F. A digenean metacercaria (*Apophallus* sp.) and a myxozoan (*Myxobolus* sp.) associated with vertebral deformities in cyprinid fishes from the Willamette River, Oregon // Journal Aquat. Anim. Health. 2004. Vol. 16. P. 116–129. DOI: 10.1577/H00004.1
- Kuzmina T.A., Tkach V.V., Spraker T.R., Lyons E.T., Kudlai O. Digeneans of northern fur seals *Callorhinus ursinus* (Pinnipedia: Otariidae) from five subpopulations on St. Paul Island, Alaska // Parasitology Research. 2018. Vol. 117. No. 4. P. 1079–1086. DOI: 10.1007/S00436-018-5784-Z
- 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
- Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. muehlingi* // Biol. Zentralbl. 1973. Vol. 92. P. 455–494.
- 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
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. Appearance and distribution of new alien species in the Upper Volga reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 30–38. DOI: 10.1134/S2075111719010119
- Sándor D., Molnár K., Gibson D.I., Székely C., Majoros G., Cech G. An investigation of the host-specificity of metacercariae of species of *Apophallus* (Digenea: Heterophyidae) in freshwater fishes using morphological, experimental and molecular methods // Parasitology Research. 2017. Vol. 116. No. 11. P. 3065–3076. DOI: 10.1007/S00436-017-5617-5
- Schaaf C.J., Kelson S.J., Nusslé S.C., Carlson S.M. Black spot infection in juvenile steelhead trout increases with

- stream temperature in northern California // *Environmental Biology of Fishes*. 2018. Vol. 100. No. 6. P. 733–744. DOI: 10.1007/S10641-017-0599-9
- 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.
- The river Volga and its life / Edited by F.D. Mor-dukhai-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
- Wierzbicka J., Wierzbicki K. Metacercariae of the genus *Apophallus* Lühe, 1909 (Trematoda: Heterophyidae) in Western Pomerania of Poland // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 1973. Vol. 3. No. 1. P. 75–89.
- 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
- 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

DISTRIBUTION PATTERNS OF METACERCARIAE OF THE TREMATODA *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) IN UNDERYEARLINGS IN AN INVASIVE POPULATION OF *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) FROM THE GORKY RESERVOIR (UPPER VOLGA BASIN)

© 2023 Tyutin A.V.^{a,*}, Medyantseva E.N.^{a,**}, Bazarov M.I.^{a,***}, Tyutin V.A.^b

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, 152742, Russia

^b P.G. Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003, Russia

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **medyantseva@ibiw.ru; ***bazarov@ibiw.ru

After the successful naturalization of the prosobranch mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) and a number of associated trematodes in the Gorky Reservoir (in 2005–2015) an intensive spread of apophallosis in fish of this water body has been observed. As one of the second intermediate hosts of the trematode causing this disease, *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), a freshwater form of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) was recorded. The aim of the work is to study the consequences of dispersal of *C. cultriventris* for the formation of large permanent foci of apophallosis in the Upper Volga. For comparison, data on the spread of this type of “black-spot” disease in the populations of *C. cultriventris* from the Gorky Reservoir and an unregulated area of the Lower Volga (downstream the cascade of Volga reservoirs, pelagic trawl coordinates from 47°08'N, 47°17'E to 46°51'N, 47°41'E) were used. The high rates of occurrence of *A. muehlingi* metacercariae (the infection prevalence P, %) are recorded in the fall along the entire area of the Gorky Reservoir: from the northernmost site near Rybinsk (58°01'N, 39°06'E) to the dam area (56°41'N, 43°21'E). It is found that the distribution pattern of *A. muehlingi* metacercariae varies in the sections of the reservoir differing in hydrological characteristics. In the middle (transitional type) section of the reservoir the prevalence of *A. muehlingi* metacercariae in groups of the smallest Black Sea-Caspian kilka fingerlings (with a body length of up to 45 mm), is close to the maximally possible (30.00–94.49%). In the upper (river-type) section of the reservoir, the prevalence of metacercariae in this group of fish does not exceed 24.39%. The minimum values of this indicator are found in the lower (lake-type) section of the reservoir (6.76–14.84%). Judging by the values of the abundance index and the coefficient of variation in the infection intensity, the aggregation of metacercariae is more pronounced in the groups of faster growing underyearlings and the Black Sea-Caspian kilka yearlings as compared to the groups of the smallest fingerlings. In the Black Sea-Caspian kilka fingerlings samples from the Lower Volga in 2020 reveals no statistically significant differences between the infection prevalence values (13.33–18.11%) in the different size groups. Thus, although the main second intermediate hosts of *A. muehlingi* are various fish species of the Cyprinidae family, in some cases the presence of *C. cultriventris* in the water body ecosystem can significantly increase the likelihood of apophallosis spread. In conditions of the Upper Volga, due to the high migration activity of large individuals of the Black Sea-Caspian kilka, a continuous zone of apophallosis can form without clearly defined boundaries between the individual foci of disease.

Keywords: invaders, *Clupeonella cultriventris*, Trematoda, *Apophallus muehlingi*, Gorky Reservoir, Upper Volga basin.

DISTRIBUTION, PLANT COMMUNITIES, AND ECOPHYSIOLOGY OF *CAKILE EDENTULA* (BRASSICACEAE), AN INVASIVE ALIEN SPECIES IN PRIMORYE TERRITORY, RUSSIAN FEDERATION

© Chubar E.A.¹, Burundukova O.L.²

¹ A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia
e-mail: czubarj@rambler.ru

² Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russia
e-mail: burundukova.olga@mail.ru

Received August 3, 2021; revised October 27, 2022; accepted November 20, 2022

We studied the distribution and relationship with the indigenous supralittoral species of the North Atlantic species *Cakile edentula* (Bigelow) Hook. along the eastern coast of Primorye Territory. The *C. edentula* annual community usually occupies sandy beaches and outer ribs of front dunes free of vegetation. This species is also associated with different plant communities of beaches and dunes: *Salsoletum komarovii*, *Elymo-Caricetum kobomugi*, *Elymo-Caricetum pumilae*, *Artemisia stellerianae-Leymetum mollis*, and *Leymo mollis-Glehnetum littoralis*. Furthermore, it forms short-lived communities with *Jacobea pseudoarnica*, *Lathyrus japonicus*, and *Rosa rugosa* in some parts of the coast, and also communities with *Phragmites australis* on salt marshes in the Tumen River estuarine zone. The functional traits of *C. edentula* leaves - volume of mesophyll cell, the number of chloroplasts per mm² of leaf surface, the ratio of the total surface area cells to the unit leaf area (Ames/A), the total number of chloroplasts per cell - were investigated. The high values of the integral parameters of *C. edentula* leaf mesophyll are quite comparable to those of desert halophytes and 1.5–4 times are higher than the values reported for several of the Northeast Asian coastal species such as *Artemisia stelleriana*, *Chorisis repens*, *Glehnia littoralis*, *Jacobea pseudoarnica*, *Lathyrus japonicus* et al. According to its ecological strategy, *C. edentula* can be attributed to ruderal–stress-tolerant (RS) species. This study was based on standard phytosociological and physiological methods with examination of quantitative leaf anatomy.

Keywords: *Cakile edentula*, plant communities, non-indigenous species, naturalization, quantitative leaf anatomy, Peter the Great Bay, Russia.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-97-100

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

References

- Adrianov, A.V., Ed., Biological Safety of the Far Eastern Seas of the Russian Federation: Comprehensive Target Program of Oriented Fundamental Research of FEB RAS for 2007-2012, Vladivostok: Dal'nauka, 2014. 476 p.
- Barbour, M.G. and Rodman, J.E., Saga of the west coast searockets: *Cakile edentula* ssp. *californica* and *C. maritima*, *Rhodora*, 1970, vol.72, no. 791, pp. 370–386.
- Betekhtina, A.A., Ronzhina, D.A., Ivanova, L.A., Malygim, M.V., and Ivanov, L.A. Relative growth rate and its components in invasive species *Heracleum sosnowskyi* and congeneric native *H. sibiricum*, *Russ. J. Biol. Invasions*, 2019, vol.10, no.1, pp.5–11. <https://link.springer.com/article/10.1134/S207511171901003X>
- Boyd, R.S., Herbivory and Species Replacement in the West Coast Searockets (*Cakile*, Brassicaceae), *The American Midland Naturalist*, 1988, vol. 119, no. 2, pp. 304–317. <https://doi.org/stable/10.2307/2425813>
- Boyd, R.S. and Barbour, M.G., Relative salt tolerance of *Cakile edentula* (Brassicaceae) from lacustrine and marine beaches, *Am. J. Bot.*, 1986, vol. 73, no. 2, pp. 236–241.
- Braun-Blanquet, J., *Pflanzensoziologie*, 3rd edition, Wien-New-York: Springer, 1964, 631 p.
- Burkovskaya, E.V., Leaf mesostructure of vascular plants in supralittoral of the Sea of Japan, *The Bulletin of KrasGAU*, 2008, no. 2, pp. 107–112.
- Burundukova, O.L., Neupokoeva (Burkovskaya), E.V., and Probatova, N.S., The sea coastal halophytes of the Far East southern part: the anatomical and physiological aspects of adaptation, in *Fauna and flora of the Far East*, Ussuriysk, 1997, no 3., pp. 210–215.
- Burundukova, O.L., Butovez, E.S., Koldaeva, M.N., and Ivanova, L.A., The mesostructure of Soja photosynthetic apparatus (wild and cultivated), in *Ecology and geography of plants and vegetation communities. Proceedings of the IV International scientific conference*

- (Yekaterinburg, 16–19 April 2018), Muchin, V.A., Ed., Yekaterinburg: Ural Federal University, Humanities University, 2018, pp. 114–118.
- Burundukova, O.L., Shuyskaya, E.V., Rakhmankulova, Z.F., Burkovskaya, E.V., Chubar, E.A., Gismatullina, L.G., and Toderich, K.N., *Kali komarovii* (Amaranthaceae) is a xero-halophyte with facultative NADP-ME subtype of C₄ photosynthesis, *Flora*, 2017, vol. 227, pp. 25–35.
- Cho, J.-S., Lee J.-S., and Kim, J.-W., Distribution of *Phragmites australis* communities with different habitat salinity, *J. Coast. Res.*, 2017, vol. 33, no. 5, pp: 1210–1216. <https://www.jstor.org/stable/44324460>.
- Chubar, E.A., Alien species in the flora of the small marine islands: life-strategy, coenotic activity, adventivity index (the Far East Marine Reserve, Primorye Territory), V.L. Komarov Memorial Lectures, Vladivostok: Dal'nauka, 2015, vol. 63, pp. 127–163.
- Chubar, E.A., *Cakile edentula* (Brassicaceae), a new genus and species for the Eastern Asian flora, *Botanicheskii Zhurnal*, 2008, vol. 93, no. 4, pp. 634–637.
- Chubar, E.A., Natural features of the region of the Tumen River lower reaches and adjacent areas, in The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth, Vladivostok: Dal'nauka, 2000, pp. 15–41.
- Cohen, A. N., and Carlton, T.T., 1996; Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: A case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and delta. U.S., Fish Wildl. Serv.
- Chytrý, M., Ed., *Vegetace České republiky*. T. 1–4. Praga, 2007–2013.
- Cody, M.L. and Cody, T.W., Morphology and spatial distribution of alien sea-rockets (*Cakile* spp.) on South Australian and western Canadian beaches, *Australian J. Bot.*, 2004, vol. 52, no. 2, pp. 175–183. <https://doi.org/10.1071/BT03101>.
- Cole, B.T., Adapting to beach and dune environments: a study of fitness and ecological factors in the coastal plant *Cakile edentula*. A Thesis to the Graduate Faculty for Degree of Master of Science Environmental Science, Department of Biology Faculty of Science University of Prince Edward Island, Canada, 2015, 114 p.
- Cousens, R.D., Ades, P.K., Mesgaran, M.B., and Ohadi, S., Reassessment of the invasion history of two species of *Cakile* (Brassicaceae) in Australia, *Cunninghamia*, 2013, vol. 13, pp. 275–290. <https://doi.org/10.7751/cunninghamia.2013.005>
- Cousens, R.D. and Cousens, J.M., Invasion of the New Zealand coastline by European sea-rocket (*Cakile maritima*) and American sea-rocket (*Cakile edentula*), *Invasive Plant Science and Management*, 2011, vol. 4, no. 2, pp. 260–263. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-10-00060.1>
- Dgebuadze, Yu. Yu., Invasions of Alien Species in Holarctic: Some Results and Perspective of Investigations, *Russian Journal of biological Invasions*, 2014, vol. 5, no. 2, pp. 61–64. <https://doi.org/10.1134/S2075111714020039>
- Doing, H., A comparative scheme of dry coastal sand dune habitats, with examples from the eastern United States and some other temperate regions, *Veröff. Geobot. Inst. Rübél*, 1981, vol. 77, pp. 41–72.
- Doing, H., Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world, *Vegetatio*, 1985, vol. 61, no.1/3, pp. 65–75. <http://www.jstor.org/stable/20146234>.
- Dudov, S.V., Grasslands of the Sea of Japan coast (Lasovskiy Nature Reserve named after L.G. Kaplanov. Primorye Territory), *Vegetation of Russia*. St. Petersburg, 2018, vol. 32, pp.19–34. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.32.19>
- Fukuda, T., Kato, Y., Sato, H., Taran, A.A., Barkalov, V.Yu., and Takahashi, H., Naturalization of *C. edentula* (Brassicaceae) on the beaches of Kunashiri and Etorofu Islands—the first record for the species from the Kuril Islands, *J. Jap. Bot.*, 2013, vol. 88, no. 2, pp. 124–128.
- Golub, V.B., Bondareva, V.V., Sorokin, A.N., and Nikolaychuk, L.F. Reed (*Phragmites australis* agg.) dominated plant communities in the lower Volga Valley, *Vegetation of Russia*. St. Petersburg, 2015, no. 26, pp. 26–37.
- Gorishina, T.K., Photosynthetic apparatus and environment, LGU, Leningrad, 1989, 204 p.
- Grime, J.P., *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester, N.Y., Wiley and Sons, 1979, 222 p.
- Hancock, T.E., *Ecophysiology of barrier island beach plants: Responses in form and function to daily, seasonal and episodic stresses* (Doctoral dissertation, Wake Forest University), Winston-Salem, 2009, North Carolina (USA), 175 p.
- Hill, M.O., TWISpan — a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and the attributes. Ithaca, 1979, 48 p.
- Ihm, B.-S., Lee, J.-S., and Kim, J.-W. Coastal Vegetation on the Western, Southern, and Eastern Coasts of South Korea, *Journal of Plant Biology*, 2001, vol. 44, no. 3, pp. 163–167.
- Ihm, B.-S., Lee, J.-S., Kim, J.-W., and Kim, J.-H., Coastal plant and relationships in the southwestern coast of South Korea, *Journal of Plant Biology*, 2007, vol. 50, no. 3, pp. 331–335.
- Ivin, V.V., Zvyagintsev, A. Yu., and Kashin I.A., Monitoring and control of Alien Species in Marine and Insular Specially Protected Areas by the Example of the Far East Marine State Natural Biosphere Reserve, *Russian Journal Biological Invasions*, 2014, Vol. 5, No. 3, pp. 156–175. <https://doi.org/10.1134/S2075111714030060>
- Kil, J.-H. and Lee, K.S., An Unrecorded Naturalized Plant in Korea: *Cakile edentula* (Brassicaceae), *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 2008, vol. 38, no. 2, pp. 179–185. <https://doi.org/10.1110/kjpt.2008.38.2.179>
- Kiyosue, Y. and Asai, Y., Establishment of an alien plant species *Cakile edentula* (Cruciferae) in western Japan, with notes on the first record of the species in the area, *Bulletin of the Tottori Prefectural Museum*, 2009, vol. 46, pp. 49–50.
- Krückeberg, A.R., *Cakile*. In: Rattenburg, J., Ed., *Chromosome number publication*, Madrono, 1948, vol. 9, pp. 257–259.
- Laisk, A., Oya, V., and Rakhi, M., Diffusion resistance of leaves and their anatomy, *Sov. Plant Physiology*, 1970, vol. 17, pp. 40–48.

- Lee, S.H., Lee, J.-S., and Kim, J.-W., Relationship between halophyte distribution and soil environmental factors in the west coast of South Korea, *Journal of Ecology and Environment*, 2018, vol. 42 (2), pp.1–8. <https://doi.org/10.1186/s41610017-0062-z>.
- Maarel van der, E., Boot, R., Dorp van, D., and Rijntjes, J., Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, The Netherlands; a comparison of the vegetation in 1959 and 1980, *Vegetatio*, 1985, no. 58, pp. 137–187.
- Martin, C.E., Lubbers, A.E., and Teeri, J.A., Variability in Crassulacean acid metabolism: a survey of North Carolina succulent species, *Botanical Gazette*, 1982, vol. 143, no. 4, pp. 491–497.
- Maun, M.A., Boyd, R.S., and Olson, L., The biological flora of coastal dunes and wetlands. 1. *Cakile edentula* (Bigel.) Hook., *J. Coast. Res.*, 1990, vol. 6, no.1, pp. 137–156.
- Maun, M.A. and Payne, A.M., Fruit and seed polymorphism and its relation to seedling growth in the genus *Cakile*, *Can. J. Bot.*, 1989, vol. 67, pp. 2743–2750.
- Mokronosov, A.T., Mesostructure and functional activity of photosynthesis apparatus, in *Mesostructure and functional activity of photosynthesis apparatus*, Torosshchina, A.S., Ed., Sverdlovsk: Ural University, 1978, pp. 5–15.
- Mulligan, G.A., Chromosome numbers of the family *Cruciferae*, *Can. J. Bot.*, 1964, vol. 42, pp. 1509–1519.
- Nobel, P.S., *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*, San Diego, Academic Press, 1991.
- Ohba, T., Miyawaki, A., and Tüxen, R. Pflanzengesellschaften der japanischen Dünen-Küsten, *Vegetatio*, 1973, vol. 26, pp. 3–143.
- Onyshchenko, V.A. and Andrienko, T.L., Eds., *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. P. 1. Biosphere reserves. Nature reserves*, Kyiv, 2012, 406 p.
- Payne, A.M. and Maun, M.A., Dispersal and floating ability of dimorphic fruit segments of *Cakile edentula* var. *lacustris*, *Can. J. Bot.*, 1981, vol. 59, pp. 2595–2602.
- Peinado, M., Ocaña-Peinado, F.M., Aguirre, J.L., Delgadillo J., Macias M.A., and Diaz-Santiago, G., A phytosociological and phytogeographical survey of the coastal vegetation of western North America: beach and dune vegetation from Baja California to Alaska, *Applied Vegetation Science*, 2011, vol. 14, pp. 464–484. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01134.x>
- POWO, <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Probatova, N.S., Kozhevnikova, Z.V., Kozhevnikov, A.E., and Rudyka, E.G., Chromosome numbers in some vascular plant species from the Amur River basin and Primorye (the Russian Far East), *Botanicheskii Zhurnal*, 2012, vol. 97, no. 1, pp. 111–125.
- Pyankov, V.I., The role of photosynthetic function in adaptation of plants to environmental conditions. The author's doctoral dissertation (030012, 030016). Moscow, Institute of plant physiology RAS. Yekaterinburg: publishing house of the Ural State University, 1993.
- Pyankov, V.I., Ivanova, L.A., and Lambers, H., Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plants species of different functional types in a boreal vegetation, in *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*, Lambers, H., Poorter, H., and Van Vuren, M.M., Eds., The Netherlands, Leiden: Backhuys Publishers, 1998, pp. 71–87.
- Rodman, J.E., Systematic and evolution of the genus *Cakile* (Cruciferae), *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 1974, vol. 205, pp. 3–146.
- Rodman, J.E., Introduction, establishment and replacement of sea-rockets (*Cakile*, Cruciferae) in Australia, *Journal of Biogeography*, 1986, vol. 13, pp. 159–171.
- Rodwell, J.S., Ed., *British Plant Communities. Vol. 4. Aquatic communities, swamps and tall-herb fens*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995, 283 p.
- Ronzhina, D. A., Ecological differentiation between Invasive and Native Species of the Genus *Epilobium* in riparian ecosystems is associated with plant functional traits. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2020), 11(2), pp. 132–142.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., and Hines, A.H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: Mechanisms, extent, and consequences, *Am. Zool.*, 1997, vol. 37, pp. 621–632.
- Ruiz, G.M., Fofonoff, P., and Hines, A.H., Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions, *Limnol. Oceanog.*, 1999, vol. 44 (3, part 2), pp. 950–972.
- Ryu, T.-B., Choi, D.-H., Kim, D., Lee, J.-H., Lee, D.-H., and Kim, N.-J., Distribution and current vegetation of *Cakile edentula*, an invasive alien species in Korea, *Journal of Ecology and Environment*, 2018, vol. 42 (15), no. 1, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1186/s41610-018-0072-5>.
- Sauer, J., Geographic reconnaissance of Western Australian seashore vegetation, *Australian J. Bot.*, 1965, no. 13, pp. 39–69.
- Sinelnikova, N.V., and Taran, G.S. Bank vegetation (Isoëto–Nanajuncetea, Phragmito–Magnocaricetea) of the Kolyma River upper reaches. *Russian Far East, Vegetation of Russia*. St. Petersburg, 2006, no. 9, pp. 58–68.
- Taira, T. and Hiroko, F., Emergence of alien plant species American sea rocket (*Cakile edentula*) on the sandy coast of Hokkaido Island, Japan, *Vegetation Science*, 2006, vol. 33, pp. 89–97.
- Taylor, R.L. and Mulligan, G.A., *Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 2. Cytological aspects of the Vascular Plants*, Canada Department of Agriculture, Ottawa, 1968, 148 p.
- Tyndall, R.W., 1985. Role of seed burial, salt spray, and soil moisture deficit in plant distribution on the North Carolina Outer Banks. Ph.D. thesis, University of Maryland, College Park.
- Tyndall, R.W., Teramura, A.H., and Douglass, L.W., Potential role of soil moisture deficit in the distribution of *Cakile edentula*, *Can. J. Bot.*, 1986, vol. 64, no 11, pp. 2789–2791. <https://doi.org/10.1139/b86-372>.
- Vakhrusheva, D.V., Mesostructure of photosynthesis apparatus of C₃ plants Central Asia arid zone: Dissertation ... candidate of biology: 03.00.16. The Academy of Sciences of the USSR V.L. Komarov Institute of botany, Sverdlovsk, 1989, 130 p.
- Veselkin, D.V., Ivanova, L.A., Ivanov, L.A., Mikrukova, M.A., Bol'shakov, V.N., and Betekhtina, A.A., The ability to quickly use resource is the basis of the *Heracleum*

- sosnowskyi* invasive syndrome, *Doclady Akademii Nauk*, 2017, vol. 473, no. 1, pp. 114–117. <https://link.springer.com/article/10.1134/S0012496617020041>
- Voronkova, N.M., Burkovskaya, E.V., Bezdeleva, T.A., and Burundukova, O.L., Morphological and biological features of plants related to their adaption to coastal habitats, *Russian Journal of Ecology*, 2008, vol. 39, no. 1(1), pp. 1–7.
- Weber, H.E., Moravec, J., and Theurillat, J.P., International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition, *Journal of Vegetation Science*, 2000, vol. 11, no. 5, pp. 739–768.
- Westhoff, V. and Van Der Maarel E., The Braun-Blanquet approach, in *Handbook of vegetation science*, vol. 5. Ordination and classification of communities, The Hague, 1973, pp. 617–726.
- Zhang, J., Seed dimorphism in relation to germination and growth of *Cakile edentula*, *Can. J. Bot.*, 1993, vol. 71, no. 12, pp. 1231–1235.
- Zhang, J., Early seedling development in relation to seed mass and morph in *Cakile edentula*. *Can. J. Bot.*, 1994, vol. 72, no. 3, pp. 402–406.
- Zhang, J., Differences in phenotypic plasticity between plants from dimorphic seeds of *Cakile edentula*. *Oecologia*, 1995, vol. 102, no. 3, pp. 353–360.
- Zhang, J. and Maun, M.A., Effects of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*, *Ecography*, 1992, vol. 15, no. 3, pp. 296–302.

THE CYPRESS JEWEL BEETLE *LAMPRODILA FESTIVA* (LINNAEUS, 1767) (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) – A REAL THREAT TO THE RELICT JUNIPER FORESTS OF THE BLACK SEA COAST OF THE CAUCASUS

© 2022 Khachikov E.A.^{a,*}, Kazeev K.Sh.^{a,**}, Poushkova S.V.^{b,***}

^aAcademy of Biology and Biotechnology namely D.I.Ivanovsky, Southern Federal University,
344090 Rostov-on-Don, Russia

^bFederal Research Center Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 344006 Rostov-on-Don, Russia
e-mail: *e_hachikov@mail.ru; **kamil_kazeev@mail.ru; ***posvet0578@gmail.com

Received March 22, 2022; revised September 5, 2022; accepted November 18, 2022

There are presented new materials on the distribution of the Cypress Jewel Beetle *Lamprodila (Palmar) festiva*, first discovered in natural stands of relict juniper forests in the vicinity of the villages Sukko and Bolshoi Utrish in the Abrau Peninsula of the Black Sea coast of the Caucasus.

Key words: Cypress Jewel Beetle, *Lamprodila (Palmar) festiva*, juniper forests, Black Sea coast.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-101-101

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S20751172104XXXXYY

Reference

- Cobos A. Fauna iberica de coleopteros Buprestidae. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 1986. 364 pp.
- Gobbi G. Le piante ospiti dei Buprestidi Italiani. Primo quadro d'Insieme (Coleoptera, Buprestidae) // Fragmenta Entomologica (Roma). 1986. Vol. 19. № 1. P. 169–265.
- Gubin A., Martynov V., Nikulina T. The first record of the Cypress Jewel Beetle *Lamprodila (Palmar) festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Buprestidae) in the Donbass // Subtropical and ornamental gardening. 2020. Vol. 75. P. 96–107. DOI: 10.31360/2225-3068-2020-75-96-107
- Hellrigl K.G. Ökologie und Brutpflanzen europäischer Prachtkäfer (Col., Buprestidae). Teil 1 // Zeitschrift für angewandte Entomologie. 1978. Vol. 85. № 2. P. 167–191. DOI: 10.1111/j.1439-0418.1978.tb04028.x
- Kereši T. Recent Records of the Cypress Jewel Beetle – *Lamprodila (Palmar) festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Buprestidae) in Serbia // Topola/Poplar. 2020. Vol. 205. P. 25–31. DOI: 10.5937/topola2005025K
- Nitzu E., Dobrin I., M. Dumbravă, and Gutue M. The range expansion of *Ovalisia festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Buprestidae) in Eastern Europe and its damaging potential for Cupressaceae // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle “Grigore Antipa”. 2016. Vol. 58. № 1-2. P. 51–57. DOI: 10.1515/travmu-2016-0006
- Richter A.A. Jewel Beetles (Buprestidae). Part 4 – tribes Ancylocheirini, Capnodini, Buprestini, Chrysobothrini // Fauna of the USSR. The Beetles. M-L., 1952. Vol. 13, Issue 4. 234 pp. (in Russian).
- Schmidt G., Diószegi M.S., Szabó V. and Hrotkó K. Cypress borer (*Lamprodila festiva*), a new urban pest in Hungary // Plants in Urban Areas and Landscape: Materials Int. Simp. Nitra, Slovakia, 2014. P. 32–34. DOI: 10.15414/2014.9788055212623.32-34
- Shchurov V.I., Kuchmistaya E.V., Vibe E.N., Bondarenko A.S., Skvortsov M.M. Boxwood moth *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) – a real threat to the biological diversity of the forests of the Northwest Caucasus // Proceedings of the Kuban State Agrarian University. 2015. Vol. 53. P. 178–190 (in Russian).
- Sinelnikov K. Yu. Cypress Jewel Beetle *Lamprodila festiva* (L.) on the southern coast of the Crimea, 2019a. Available: <https://vitusltd.ru/blog/lesozaschita/17147> (Accessed 05 February 2022).
- Sinelnikov K. Yu. The Cypress Jewel Beetle destroys thuja in Anapa and the suburbs, 2019b. Available: <https://vitusltd.ru/blog/lesozaschita/17839> (Accessed 05 February 2022).
- Volkovitsh M.G., Karpun N.N. *Lamprodila (Palmar) festiva* (L.) – A New Invasive Pest of in the Black Sea coast of the Caucasus, 2016. Available: <https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/lamfes16.htm> (Accessed 05 February 2022).
- Volkovitsh, M.G., Karpun N.N. A new invasive species of buprestid beetles in the Russian fauna: *Lamprodila (Palmar) festiva* (L.) (Coleoptera, Buprestidae), a pest of Cupressaceae // Entomological Review. 2017. Vol. 97. № 4. P. 425–437. DOI: 10.1134/S0013873817040042
- Zykov I.E. Revision of the Jewel Beetles of the genus *Palmar Schaefer* (Coleoptera, Buprestidae) fauna of the CIS and neighboring countries. I. Species overview // Entomological review. 1999. Vol. 78. № 1. P. 101–121.

A GROWING THREAT TO TIDAL FORESTS: INCURSION OF MANGROVE ECOSYSTEMS BY INVASIVE ALIEN SPECIES *ACACIA AURICULIFORMIS* A. CUNN. EX BENTH. (FABACEAE)

Sunanda Kodikara K.A.^{a*}, M.Ransara G.B.^a, Madarasinghe S.K.^b, Dissanayake N.P.^a,
Abeyasinghe N.K.^a, Prasangika K.D.^c, Dahdouh-Guebas F.^{d,e}, Jayatissa L.P.^a

^a Department of Botany, University of Ruhuna, Wellamadama, Matara, Sri Lanka

^b Department of Physics, University of Ruhuna, Wellamadama, Matara, Sri Lanka

^c Department of Mathematics, University of Ruhuna, Wellamadama, Matara, Sri Lanka

^d Laboratory of Plant Biology and Nature Management, Vrije Universiteit Brussel - VUB, Pleinlaan 2,
B-1050 Brussels, Belgium

^e Laboratory of Systems Ecology and Resource Management, Department of Organism Biology, Faculty of Sciences,
Université Libre de Bruxelles - ULB, Av. F.D. Roosevelt 50, CPi 264/1, B-1050 Brussels, Belgium

e-mail: *sunandaruh@gmail.com

Received May 19, 2021; revised October 28, 2022; accepted November 18, 2022

Abstract

Mangrove forests are reported to be invaded by invasive alien species (IAS). This study was therefore aimed at studying the level of distribution of the IAS, *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. in mangrove ecosystems in the southern coast of Sri Lanka and assessing the risk to periphery of mangrove forest by considering the Rekawa mangrove forest as a model site. Growth performances of two mangrove species; *Rhizophora mucronata* and *Avicennia marina* in the presence of *Acacia* plants were also tested under three different competition levels; low, moderate and high. According to the results, infestation of *Acacia* plants was significant in the southern coast of Sri Lanka, particularly in Matara and Hambantota districts ($p < 0.05$). Species diversity determined as the Simpson diversity index was high (0.77) in the periphery of the Rekawa mangrove forest. Four true mangroves and two associates co-occurring with *A. auriculiformis* in the periphery could be observed during the field validation experiment. The highest seedling ($15.4 \pm 2.2 \text{ m}^{-2}$) and sapling ($11.2 \pm 2.8 \text{ m}^{-2}$) densities were reported for *A. auriculiformis* plants. Dominance, calculated as the importance value index of different species in the mangrove periphery varied from 18.0-120.6 and the latter highest was recorded for *Acacia* which has the highest relative density (42.1%) and the relative dominance (52.5%). The total leaf area of the *Rhizophora* plants grown in the high-competition level was significantly lower than that of the control plants while the dry weights at three different competition levels; were significantly higher ($p < 0.05$) than the control. This could be due to the higher root biomass allocation. In *Avicennia* plants, cumulative shoot height, total leaf area and dry weight of the plants grown at the high-competition level were significantly lower than that of the control plants ($p < 0.05$). *A. auriculiformis* plants grown with these true mangrove species better performed and did not show any significant deviation from the respective control plants. The level of survival of *Acacia* was significantly reduced at 25 psu ($p < 0.05$). Early intervention and serious scrutiny are much needed to reverse the possible impacts of IAS on mangrove forests and the need for forest conservation is emphasized.

Keywords: Inter-specific competition, mangrove periphery, invasion, relative dominance, relative density, Important Value Index (IVI), threats

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-102-105

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

References

- Alejandro, A.A. and Lohengrin, A.C., The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities, *J. Ecol.*, 2008, vol. 3, no. 96, pp. 459-467.
- Ameen, M., Development of guiding principles for the prevention of impacts of alien species, 1999, Paper presented at a consultative workshop in advance of the 4th meeting of SBSTTA to the CBD organized by IUCN Bangladesh at Dhaka on May 25, 1999.
- Bhuyan, P., Khan, M.L., and Tripathi, R.S., Tree diversity and population structure in undisturbed and human-impacted stands of tropical wet evergreen forest in Arunachal Pradesh, Eastern Himalayas, India. *Biodivers. Conserv.*, 2003, vol. 12, pp. 1753-1773.
- Biswas, S.R., Biswas, P.L., Limon, S.H., Rong Yan, E., Shan Xu, M., and Khan, S.I., Plant invasion in mangrove forests worldwide, *For. Ecol. Manag.*, 2018, vol. 429, pp. 480-492.
- Biswas, S.R., Choudhury, J.K., Nishat, A., and Rahman, M., Do invasive plants threaten the Sundarbans mangrove

- forest of Bangladesh?, *For. Ecol. Manag.*, 2007, vol. 1–3, no. 245, pp. 1–9.
- Caffrey, J.M., Baars, J.R., Barbour, J.H., Boets, P., Boon, P., Davenport, K., Dick, J.T.A., Early, J., Edsman, L., Gallagher, C., Gross, J., Heinimaa, P., Horrill, C., Hudin, S., and Maciassac, H.J., Tackling invasive alien species in Europe: The top 20 issues, *Manag. Biol. Invasions.*, 2014, vol. 1, no. 5, pp. 1–20.
- Curtis, J.T., *The Vegetation of Wisconsin: An Ordination of Plant Communities*, 1959, University of Wisconsin, Madison, 657.
- Dahdouh-Guebas, F., Hugé, J., Abuchahla, G.M.O., Cannicci, S., Jayatissa, L.P., Kairo, J.G., Kodikara, K.A.S., Koedam, N., Mafaziya Nijamdeen, T.W.G.F., Mukherjee, N., Poti, M., Prabakaran, N., Ratsimbazafy, H.A., Satyanarayana, B., Thavanayagam, M., Velde, K.V., and Wodehouse, A., Reconciling nature, people and policy in the mangrove social-ecological system through the adaptive cycle heuristic, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 2021, pp. 106942.
- Dahdouh-Guebas, F., Jayatissa, L.P., Di Nitto, D., Bosire, J.O., Lo Seen, D., Koedam, N. How effective were mangroves as a defence against the recent tsunami?, *Curr. Biol.*, 2005, vol. 15, no. 12, pp. 443–447.
- Dahdouh-Guebas, F. and Koedam, N., A synthesis of existent and potential mangrove vegetation structure dynamics from Kenyan, Sri Lankan and Mauritanian case-studies. *Bull. Séanc. Acad. R. Sci. Outre-Mer - Meded. Zitt. K. Acad. Kolon*, 2002, vol. 48, no. 4, pp. 487–511.
- Dahdouh-Guebas, F., Van Hiel, E., C.W. Chan, J., Jayatissa, L.P., and Koedam, N., Qualitative distinction of congeneric and introgressive mangrove species in mixed patchy forest assemblages using high spatial resolution remotely sensed imagery (IKONOS), *System. Biodivers.*, 2004, vol. 2, no. 2, pp. 113–119.
- De Costa, W. A. J. M. and Suranga, H. R., Estimation of carbon stocks in the forest plantations of Sri Lanka, *J Natl Sci Found.*, 2012, vol. 40, no. 1.
- De Moura, C. J. R., Attias, N., and de Godoy Bergallo, H., The Risk of Invasions When Using *Acacia* spp. in Forestry. In *Mixed Plantations of Eucalyptus and Leguminous Trees*, 2020, Springer, Cham, pp. 221–240.
- De Silva, K.H.G.M. and De Silva, P.K., Status, diversity and conservation of the mangrove forests of Sri Lanka, *J. South Asian Nat. Hist.*, 1998, vol. 3, no. 1, pp. 79–102.
- Dissanayake, N.P., Madarasinghe, S.K., Kodikara, K.A.S., Jayatissa, L.P., Perera, A.J.D., Koedam, N. and Dahdouh-Guebas, F., Preliminary study on the propagule dependency of *Rhizophora* seedlings, *Journal of the Department of Wildlife Conservation.*, 2014, vol. 2, no.1, pp. 141–151.
- Dissanayake, N.P., Kodikara, K.A.S., Premachandra, S., and Jayatissa, L.P., Structural and functional responses of xylem in *Rhizophora mucronata* Lam. seedlings under drought and hypersaline conditions, *Ruhuna J. Sci.*, 2018, vol. 9, no. 1, pp. 13–31.
- Donato, D.C., Kauffman, J.B., Murdiarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., and Kanninen, M., Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics, *Nat. Geosci.*, 2011, vol. 4, pp. 293–297.
- Donnelly, A., Jones, M.B., O’Mahoney, T., and Byrne, G., Selecting environmental indicators for use in strategic environmental assessment, *Environ. Impact Assess.*, 2007, vol. 27, pp. 161–175.
- Fox, M.D. and Fox, J.B., The susceptibility of natural communities to invasion. In: Groves, R.H., Burdon, J.J. (Eds.), *Biol. Invasions.*, 1986, Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 57–66.
- Friess, D., Yando, E.S., Abuchahla, G.M.O., Adams, J.B., Cannicci, S., Canty, S.W.J., Cavanaugh, K.C., Connolly, R.D., Cormier, N., Dahdouh-Guebas, F., Diele, K., Feller, I.C., Fratini, S., Jennerjahn, T.C., Lee, S.Y., Ogurcak, D.E., Ouyang, X., Rogers, K., Rowntree, J.K., Sharma, S., Sloey, T.M., and Wee A.K.S., Mangroves give cause for conservation optimism, for now, *Curr. Biol.*, 2020, vol. 30, pp. 135–158.
- Gaertner, M., Breeyen, A., Hui, C., and Richardson, D., Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis, *Progress in Physical Geography*, 2009, vol. 33, no. 3, pp. 319–338.
- Goldberg, L., Lagomasino, D., Thomas, N., and Fatoyinbo, T., Global declines in human-driven mangrove loss, *Glob. Change Biol.*, 2020, vol. 26, no. 10, pp. 5844–5855.
- Hamdan, O., Aziz, H. K., and Hasmadi, I. M., L-band ALOS PALSAR for biomass estimation of Matang mangroves, Malaysia, *Remote Sens. Environ.*, 2014, vol. 155, pp. 69–78.
- Hejda, M., Pysek, P., and Jarosik, V., Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities, *J. Ecol.*, 2009, vol. 97, no. 3, pp. 393–403.
- Heringer, G., Bueno, M.L., Meira-Neto, J.A.A., Matos, F.A.R., and Neri, A.V., Can *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* hinder restoration efforts in the Brazilian Atlantic Forest under current and future climate conditions, *Biol. Invasions.*, 2019a, vol. 21, pp. 2949–2962.
- Heringer, G., Thiele, J., Do Amaral, C.H., Meira-Neto, J.A.A., Matos, F.A.R., Lehmann, J.R.K., Buttschardt, T.K., and Neri, A.V., *Acacia* invasion is facilitated by landscape permeability: The role of habitat degradation and road networks, *Appl. Veg. Sci.*, 2020, vol. 23, no. 4, pp. 598–609.
- Hilmi, E., Vikaliana, R., Kusmana, C., and Sari, L. K., The carbon conservation of mangrove ecosystem applied REDD program, *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 2017, vol. 16, pp. 152–161.
- Hossain, M.K., Alien invasive plant species and their effects on hill forest ecosystems of Bangladesh, *Invasive Plants and Forest Ecosystems.*, 2008, pp. 133–142.
- Huston, M. and Smith, T., Plant succession: life history and competition, *Am. Nat.*, 1987, vol. 130, no. 2, pp. 168–198.
- Islam M.M., Borgqvist H., and Kumar L., Monitoring Mangrove forest land cover changes in the coastline of Bangladesh from 1976 to 2015, *Geocarto Int.*, 2019, vol. 13, no. 34, pp. 1458–1476.
- Jayatissa, L.P., Dahdouh-Guebas, F., and Koedam, N., A review of the floral composition and distribution of mangroves in Sri Lanka, *J. Linn. So., Bot.*, 2002, vol. 138, pp. 29–43.

- Jayatissa, L.P., Present Status of Mangroves in Sri Lanka. In: The National Red List 2012 of Sri Lanka; Conservation Status of the Fauna and Flora. Weerakoon, D.K. and S. Wijesundara Eds., Ministry of Environment, Colombo, Sri Lanka, 2012, pp. 197-199.
- Jayatissa, L.P., Wickramasinghe, W.A.A.D.L., Dahdouh-Guebas F., and Huxham M., Interspecific variations in responses of mangrove seedlings to two contrasting salinities, *Int. Rev. Hydrobiol.*, 2008, vol. 93, pp. 700-710.
- Joker, D., Seed leaflet: *Acacia auriculiformis* Cunn ex Benth. Danida, Forest Seed Center, Humleback., 2000.
- Kariyawasam, C.S., Kumar, L., and Ratnayake, S.S., Invasive Plants Distribution Modeling: A Tool for Tropical Biodiversity Conservation with Special Reference to Sri Lanka, *Trop. Conserv. Sci.*, 2019, vol. 12, pp. 1-12.
- Kodikara, K.A.S., Jayatissa, L.P., Huxham, M., Dahdouh-Guebas, F., and Koedam, N., The effects of salinity on growth and survival of mangrove seedlings changes with age. *Acta bot. bras.*, 2017b, vol. 30, no. 4, pp. 521-531.
- Kodikara, K.A.S., Madarasinghe, S.K., Sripali, D., Ranasinghe, P., and Jayatissa, L.P., Ethno-botanical approach for controlling some selected invasive alien species (IAS) in southern coastal area of Sri Lanka: globally worth management strategy, *WILDLANKA.*, 2018, vol. 6, no. 2, pp. 053-065.
- Kodikara, K.A.S., Mukherjee, N., Jayatissa, L.P., Dahdouh-Guebas, F., and Koedam, N., Have mangrove restoration projects worked? An in-depth study in Sri Lanka, *Restoration Ecology.*, 2017a, vol. 25, no. 5, pp.705-716.
- Koedam, N. and Dahdouh-Guebas, F., Ecological quality changes precede changes in quantity in mangrove forests, *sci.*, 2008.
- Kull Christian, A., Tassin, J., Rambeloarisoa, G., and Sarraillh, J. M., Invasive Australian acacias on western Indian Ocean islands: a historical and ecological perspective, *African Journal of Ecology.*, 2008, vol. no. 4, pp. 684-689.
- Lorenzo, P., Pazos-Malvido, E., Reigosa, M. J., and González, L., Differential responses to allelopathic compounds released by the invasive *Acacia dealbata* Link (Mimosaceae) indicate stimulation of its own seed, *Aust. J. Bot.*, 2010c, vol. 58, no. 7, pp. 546-553.
- Lucas, R., Otero, V., Van De Kerchove, R., Lagomasino, D., Satyanarayana, B., Fatoyinbo, T., and Dahdouh-Guebas, F., Monitoring Matang's Mangroves in Peninsular Malaysia through Earth observations: A globally relevant approach. *Land Degradation & Development*, 2021, vol. 32, no. 1, pp. 354-373.
- Lucas R., Van De Kerchove R., Otero V., Lagomasino D., Fatoyinbo L., Hamden O., Satyanarayana B., and Dahdouh-Guebas F., Structural characterisation of mangrove forests achieved through combining multiple sources of remote sensing data, *Remote Sens. Environ.*, 2020, pp. 237: 111543.
- Lugo, A.E., Mangrove forests: a tough system to invade but an easy one to rehabilitate. *Mar. Pollut. Bull.*, 1999, vol. 37, no. (8-12), pp. 427-430.
- Madarasinghe, S.K., Kodikara, K.A.S., Dissanayake, N.P., and Jayatissa, L.P., *Acacia auriculiformis* (Fabaceae), a threat to mangrove forest in Rekawa lagoon Sri Lanka: A case study. In: Proceeding of the 35th Annual Sessions, 28. ISSN 2012-8924, Institute of Biology, Sri Lanka. 2015.
- Madarasinghe S.K., Yapa K.K.A.S., Satyanarayana B., Udayakantha P.M.P., Kodikara K.A.S., and Jayatissa L.P., Inland irrigation project causes disappearance of coastal lagoon; The trajectory of Kalametiya lagoon, Sri Lanka, from 1956 to 2016, *Coast Manage.*, 2020, vol. 48, no. 3, pp. 188-209.
- Madarasinghe, S.K., Amarasinghe, Y.W.P., Liyanage, C.H., Gunathilake, H.M.S.A.T., Jayasingha J.A.I.K., Jayasingha, M., Priyankara, W.K.L., Kodikara, K.A.S., Koedam, N., and Jayatissa, L.P., Retrospective study on changes in Dondra Lagoon (2006-2017) resulting from tsunami impact and post-tsunami development, *J. Coast. Conserv.*, 2020, vol. 24, no. 58. Pp. 1-11.
- Marambe, B., Bambaradeniya, C., Pushpa Kumara, D.K., and Pallewatta, N., Human dimensions of invasive alien species in Sri Lanka. In: J.A. McNeely (Editor), *The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Alien Species*, IUCN, Cambridge, 2001, pp. 135-144.
- Minteer C.R., Smith M.C., Madeira P., Goosem C., Zonneveld R., Makinson J., Wheeler G.S., and Purcell M., Is biological control for earleaf acacia (*Acacia auriculiformis*) Feasible in the United States?, *BIOCONTROL. SCI. TECHN.*, 2020, vol.12, no. 30, pp. 1275-1299.
- Mishra, R., *Ecology Workbook*. Oxford and IBH Publishing Company, Calcutta, 1968.
- Mukherjee, N., Sutherland, W.J., Dicks, L., Hugé, J., Koedam, N., and Dahdouh-Guebas, F., Ecosystem service valuations of mangrove ecosystems to inform decision making and future valuation exercises, *PLoS one*, 2014, vol. 9, no. 9, pp. e107706.
- Munasinghe, J. E., Status of forest genetic resources conservation and management in Sri Lanka. In *Forest Genetic Resources Conservation and Management: Proceedings of the Asia Pacific Forest Genetic Resources Programme (APFORGEN) Inception Workshop*, Kepong, Kuala Lumpur, Malaysia, Bioersivity International., 2003, pp. 116.
- Numbere, A., The Impact of Oil and Gas Exploration: Invasive *Nypa Palm* Species and Urbanization on Mangroves in the Niger River Delta, Nigeria, *Threats to Mangrove Forests.*, 2018, pp. 247-266.
- Okello, J.A., Alati, V.M., Kodikara, K.A.S., Kairo, J., and Dahdouh-Guebas, F., The status of Mtwapa Creek mangroves as perceived by the local communities, *WIOJMS*, 2019, vol. 18, no. 1, pp. 67-81.
- Pemadasa, M.A., *Green mantle of Sri Lanka*, 1996, Tharangee Printers, Colombo, Sri Lanka.
- Phillips, A.R., The nature of avian species, *Journal of the J. Arizona-Nevada Acad. Sci.*, 1959, vol. 1, pp. 22-30.
- Ren H., Lu H., Shen W., Huang C., Guo Q., Li Z., and Jian S., *Sonneratia apetala* Buch.Ham in the mangrove ecosystems of China: An invasive species or restoration species?. *Ecol. Eng.*, 2009, vol. 8, no. 35, pp. 1243-1248.
- Richards, D.R. and Friess, D.A., Rates and drivers of mangrove deforestation in Southeast Asia, 2000-2012, *PNAS.*, 2016, vol. 113, no. 2, pp. 344-349.
- Robert, E.M.R., Koedam, N., Beekman, H., and Schmitz, N., A safe hydraulic architecture as wood anatomical

- explanation for the difference in distribution of the mangroves *Avicennia* and *Rhizophora*, *Funct. Ecol.*, 2009, vol. 23, pp. 649–657.
- Ron, J. and Padilla, J. E., Preservation or conversion? Valuation and evaluation of a mangrove forest in the Philippines, *Enviro. Resour. Econ.*, 1999, vol. 14, no. 3, pp. 297–331.
- Satyanarayana B., Koedam N., De Smet K., Di Nitto D., Bauwens M., Jayatissa L.P., Stefano C., and Dahdouh-Guebas F., Long-term mangrove forest development in Galle-Unawatuna (Sri Lanka): testing predictions made 10 years ago using very high resolution remote sensing and very high resolution ground-truth data, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2011, vol. 443, pp. 51–63.
- Satyanarayana B., Van Der Stocken T., Rans G., Kodikara K.A.S., Ronsmans G., Jayatissa L.P., Husain M.L., Koedam N., and Dahdouh-Guebas F., Island-wide coastal vulnerability assessment of Sri Lanka reveals that sand dunes, planted trees and natural vegetation may play a role as potential barriers against ocean surges, *Glob. Ecol. Conserv.*, 2017, vol. 12, pp. 144–157.
- Souza-Alonso, P., Rodríguez, J., González, L., and Lorenzo, P., Here to stay. Recent advances and perspectives about *Acacia* invasion in Mediterranean areas, *Ann. For. Sci.*, 2017, vol. 74, no. 3, pp. 55.
- Starr, F., Starr, K., and Loope, L., *Acacia auriculiformis*, *Plants of Hawaii Reports.*, 2003.
- Tomlinson, P.B., *The Botany of Mangroves*, 2016, Cambridge University Press, Cambridge.
- UNEP (United Nations Environmental Programme), Report of the Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice on the work of its tenth meeting, 2005, Bangkok, 7–11 February. Documentation made available for Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity, eighth meeting, Curitiba, Brazil, 20–31 March 2006 as UNEP/CBD/COP/8/2. Available at: <http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-08/official/cop-08-02-en.pdf>
- Valery, L., Fritz, H., Lefeuvre, J., and Simberloff, D., In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself, *Biol. Invasions.*, 2008, vol. 10, pp. 1345–1351.
- Vandebroek I., Pieroni A., Stepp J.R., Hanazaki N., Ladio A., Nóbrega Alves R.R., Picking D., Delgoda R., Maroyi A., Van Andel T., Quave C.L., Paniagua-Zambrana N.Y., Bussmann R.W., Odonne G., Abbasi A.M., Albuquerque U.P., Baker J., Kutz S., Timsina S., Shigeta M., Oliveira T.P.R., Hurrell J.A., Arenas P.M., Puentes J.P., Hüge J., Yesil Y, Pierre L.J., Olango T.M., and Dahdouh-Guebas F., Reshaping the future of ethnobiology research after the Covid-19 pandemic, *Nat. Plants.*, 2020, vol. 6, pp. 723–730.
- Van T.T., Wilson N., Thanh-Tung H., Quisthoudt K., Quang-Minh V., Xuan-Tuan L., Dahdouh-Guebas F., and Koedam N., Changes in mangrove vegetation area and character in a war and land use change affected region of Vietnam (Mui Ca Mau) over six decades, *Acta Oecol (Montrouge).*, 2015, vol. 63, pp. 71–81.
- Vélez-Gavilán, J., *Acacia auriculiformis* (northern black wattle), *ISC.*, 2016.
- Vicente, S., Meira-Neto, J., Trindade, H., and Máguas, C., The distribution of the invasive *Acacia longifolia* shows an expansion towards southern latitudes in South America, *Bioinvasions Rec.*, 2020, vol. 9, no. 4, pp. 723–729.
- Vijayan, V., Evaluation for allelopathic impact of *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth on Seed germination and Seedling growth of Rice (*Oryza sativa* L), a widely cultivated Indian crop species, *Res. j. agric. biol. sci.*, 2015, vol. 3, no. 1, pp. 1–5.
- Vivekanandan, K., Experience with acacias in Sri Lanka, *Acacias for Rural, Industrial, and Environmental Development*, 1993, vol. 73.
- Wagner, V., Antunes, P. M., Irvine, M., and Nelson, C. R., Herbicide usage for invasive non-native plant management in wildland areas of North America, *J. Appl. Ecol.*, 2017, vol. 54, pp. 198–204.
- Walters B.B., Rönnbäck P., Kovacs J.M., Crona B., Husain S.A., Badola R., Primavera J.H., Barbier E., and Dahdouh-Guebas F., Ethnobiology, socio-economics and management of mangrove forests: A review, *Aquat. Bot.*, 2008, vol. 2, no. 89, pp. 220–236.
- Weerawardane, N. D. R., Paper presented at conference on developments in forestry and environment management in Sri Lanka development of forestry research in the forest department, 2008.
- Wijesundara, S., Invasive alien plants in Sri Lanka. In: *Invasive alien species in Sri Lanka – strengthening capacity to control their introduction and spread* (Eds) Marambe, B., Silva, P., Wijesundara, S., and Atapattu, N., Biodiversity Secretariat of the Ministry of Environment, Sri Lanka., 2010, pp. 27–38.
- Zu Ermgassen P.S.E., Mukherjee N., Worthington T.A., Acosta A., Da Rocha Araujo A.R., Beitzl C.M., Castellanos-Galindo G.A., Cunha-Lignon M., Dahdouh-Guebas F., Diele K., Parrett C.L., Dwyer P.G., Gair J.R., Johnson A.F., Kuguru B., Lobo A.S., Loneragan N.R., Longley-Wood K., and Spalding M., Fishers who rely on mangroves: Modelling and mapping the global intensity of mangrove-associated fisheries, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 2020, vol. 247, pp. 106975.

SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF THE ABUNDANCE OF THE BLACK SEA ALIEN SPECIES *PSEUDODIAPTOMUS MARINUS* SATO, 1913 (COPEPODA, CALANOIDA, PSEUDODIAPTOMIDAE) IN THE CRIMEAN COASTAL WATERS: INFLUENCE OF THE TEMPERATURE FACTOR

© 2022 Seregin S., Popova E.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol 299011
e-mail: serg-seryogin@yandex.ru; el-popova@yandex.ru

Received November 22, 2021; revised September 4, 2022; accepted November 18, 2022

Observation on the occurrence of the Black Sea alien species *Pseudodiaptomus marinus* were initiated since this species was reported in the coastal waters of Crimea, in 2016. Current study is focused on the 170-500 µm microplankton fraction represented by nauplii and the first copepodite stages. These data were complemented by the mesoplankton fraction abundance contributed by copepodite stages II–V and adults. Samples were collected by plastic bottles at the sea surface and by Juday and Apstein plankton nets in the upper 10 m layer. Naupliar stages of *P. marinus* were observed during the first three years after species invasion, in September, at the sea surface temperature range from 21.1 to 25.5 °C. From 2019 to 2020, specimens appeared in July, at temperatures from 25.8 to 26.0 °C. The presence of specimens in samples has been observed by the end of November or December, at sea surface temperature of 13.1 or 8.6 °C, respectively. The maximal abundance was observed in the inner part of the Sevastopol Bay. The correlation value of 0.7-0.9 was estimated between the abundance and sea surface temperature throughout the year. Inter-annual variations of the abundance were associated with an integrative indicator of temperature (in particular, the sum of active temperatures).

Key words: alien species, *Pseudodiaptomus marinus*, abundance, seasonal and inter-annual dynamics, temperature, Black Sea.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-106-107

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

References

- Altukhov, D.A., Gubanova, A.D., Mukhanov, V.S., 2014. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts. *Marine Ecology*, 35(1), 28–34.
- Budyko, M.I., 1978. Heat balance of the Earth. Hydro-meteoizdat, Leningrad, 46 pp. [Budy'ko, M.I., 1978. Teplovoj balans Zemli. Gidrometeoizdat, Leningrad, 46 s. (In Rus.)].
- Deschutter, Y., Vergara, G., Mortelmans, J., Deneudt, K., De Schampelaere, K., De Troch, M., 2018. Distribution of the invasive calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* (Sato, 1913) in the Belgian part of the North Sea. *Bio Invasions Records*, 7(1), 33–41.
- Garbazey, O.A., Popova, E.V., Gubanova, A.D., Altukhov, D.A., 2016. First Record of the Occurrence of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the Black Sea (Sevastopol Bay). *Marine Biological Journal*, 1(4), 78–80.
- Gubanova, A., Drapun, I., Garbazey, O., Krivenko, O., Vodiasova, E., 2020. *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 in the Black Sea: morphology, genetic analysis, and variability in seasonal and interannual abundance. *Peer Journal*. Iss. 8. Article no. e10153, 26 pp. DOI: 10.7717/peerj.10153
- Huang, Y., Zhu, L., Liu, G., 2006. The effects of bis(tributyltin) oxide on the development, reproduction and sex ratio of calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69, 147–152.
- Ivanov, V.A., Ovsyany, E.I., Repetin, L.N., Romanov, A.S., Ignatyeva, O.G., 2006. Hydrological and hydrochemical regime of the Sevastopol Bay and its changing under influence of climatic and anthropogenic factors. MHI NAS of Ukraine, Sevastopol, 90 pp. [Ivanov, V.A., Ovsyany'j, E.I., Repetin, L.N., Romanov, A.S., Ignat'eva, O.G., 2006. Gidrologo-gidroximicheskij rezhim Sevastopol'skoj buxty' i ego izmeneniya pod vozdejstviem klimaticheskix i antropogenny'x faktorov. MGI NAN Ukrainy', Sevastopol', 90 s. (in Rus.)].

- Jha, U., Jetter, A., Lindley, J.A., Postel, L., Wootton, M., 2013. Extension of distribution of *Pseudodiaptomus marinus*, an introduced copepod, in the North Sea. *Marine Biodiversity Records*, 6: e53. <https://doi.org/10.1017/S1755267213000286>.
- Lee, D.B., Song, H.Y., Park, C., Choi, K.H., 2012. Copepod feeding in a coastal area of active tidal mixing: Diel and monthly variations of grazing impacts on phytoplankton biomass. *Marine Ecology*, 33(1), 88–105.
- Liang, D., Uye, S., 1997. Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. IV. *Pseudodiaptomus marinus*, the egg-carrying calanoid. *Marine Biology*, 128, 415–421.
- Lučić, D., Mozetič, P., Francé, J., Lučić, P., Lipej, L., 2015. Additional record of the non-indigenous copepod *Pseudodiaptomus marinus* (Sato, 1913) in the Adriatic Sea. *Acta Adriatica*, 56, 275–282.
- Rajakaruna, H., Strasser, C., Lewis, M., 2012. Identifying non-invasible habitats for marine copepods using temperature-dependent R0. *Biological Invasions*, 14, 633–647.
- Rajakaruna, H., Lewis, M., 2017. Temperature cycles affect colonization potential of calanoid copepods. *Journal of Theoretical Biology*, 419, 77–89.
- Sabia, L., Zagami, G., Mazzocchi, M.G., Zambianchi, E., Uttieri, M., 2015. Spreading factors of a globally invading coastal copepod. *Mediterranean Marine Science*, 16, 460–471.
- Salvacion, M., Golez, N., Takahashi, T., Ishimaru, T., Ohno, A., 2004. Post-embryonic development and reproduction of *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda: Calanoida). *Plankton Biology and Ecology*, 51(1), 15–25.
- Sazhina L.I., 1985. Nauplii of mass species of pelagic copepods of the world ocean. Kiev, Naukova dumka, 238 pp. [Sazhina L.I. Naupliusy` massovy`x vidov pelagicheskix copepod mirovogo okeana. Kiev: Naukova dumka, 1985. 238 p. (in Rus.)].
- Seregin, S.A., Popova, E.V., 2016. Long-term dynamics of abundance of the copepod-invader, *Oithona davisae*, in the coastal waters of the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 7(4), 374–382.
- Seregin, S.A., Popova, E.V., 2019. Different-Scale Variations in the Abundance and Species Diversity of Metazoan Microzooplankton in the Coastal Zone of the Black Sea. *Water Resources*, 46(5), 769–779.
- Seregin, S., Popova, E., 2020. *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 – a New Species of Invasive Copepod in the Black Sea: The First Results of Invasion. *Russian Journal of Biological Invasions*, 11(2), 143–147.
- Seregin, S., Popova, E., in press. Abundance, species diversity and structure of the metazoan microzooplankton community in the bay - seaside gradient (on the example of the Sevastopol Bay). *Marine Biology Journal*. [Seregin, S.A., Popova, E.V., in press. Obilie, vidovoe raznoobrazie I struktura soobshhestva metazojnogo mikrozooplanktona v gradiente buxta – vzmor`e (na primere Sevastopol`skoj buxty`)]. *Morskoy biologicheskij zhurnal*. (in Rus.)].
- Sorokin, Yu.I., Kopylov, A.I., Mamaeva, N.V., 1985. Abundance and dynamics of microplankton in the central tropical Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 24, 27–41.
- Sovga, E.E., Mezentseva, I.V., Slepchuk, K.A., 2020. Comparison of assimilative capacity and trophic index for various parts of the Sevastopol Bay water area. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, 3, 63–76. [Sovga, E.E., Mezenceva, I.V., Slepchuk, K.A., 2020. Sravnenie assimilyacionnoj emkosti I indeksa trofnosti razlichny`x chastej akvatorii Sevastopol`skoj buxty`. E`kologicheskaya bezopasnost` pribrezhnoj i shel`fovoj zon morya, 3, 63–76. (in Rus.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-3-63-7>.
- Svetlichny, L., Hubareva, E., Khanaychenko, A., Uttieri, M., 2019. Response to salinity and temperature changes in the alien Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* introduced in the Black Sea. *Journal of Experimental Zoology*, 331, 416–426. <https://doi.org/10.1002/jez.2309>.
- Tachibana, A., Ishimaru, T., Itoh, H., Yoshida, Y., 2013. Seasonal and annual change in community structure of meso-sized copepods in Tokyo Bay, Japan. *Journal of Oceanography*, 69, 545–556.
- Temnykh, A.V., Tokarev, Yu.N., Mel`nikov, V.V., Zagorodnyaya, Yu.A., 2012. Diurnal dynamics and vertical distribution of pelagic Copepoda in open waters of southwestern Crimea (Black Sea) in autumn 2010. *Marine Ecology Journal*, 11(2), 75–84. [Temny`x, A.V., Tokarev, Yu.N., Mel`nikov, V.V., Zagorodnyaya, Yu.A., 2012. Sutochnaya dinamika I vertikal`noe raspredelenie pelagicheskix Copepoda v otkry`ty`x vodax u yugo-zapadnogo Kry`ma (Chernoje more) osen`yu 2010 g. Morskoy e`kologicheskij zhurnal, 11(2), 75–84. (In Rus.)].
- Tlili S., Ovaert J., Souissi A., Ouddane B., Souissi S., 2016. Acute toxicity, uptake and accumulation kinetics of nickel in an invasive copepod species: *Pseudodiaptomus marinus*. *Chemosphere*, 144, 1729–1737.
- Uriarte, I., Villate, F., Iriarte, A., 2016. Zooplankton recolonization of the inner estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species. *Journal of Plankton Research*, 38(3), 718–731. [doi:10.1093/plankt/fb060](https://doi.org/10.1093/plankt/fb060).
- Uttieri, M., Aguzzi, L., Aiese Cigliano, R., Amato, A., Bojanić, N., Brunetta, M., Camatti, E., Carotenuto, Y., Damjanović, T., Delpy, F. +29 more., 2020. WGEUROBUS – Working Group “Towards a European Observatory of the non-indigenous calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus*”. *Biological Invasions*, 22, 885–906.
- Uye, S., Iway, Y., Kasahara, S., 1982. Reproductive biology of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) in the Inland Sea of Japan. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*, 29(1), 25–35.
- Uye, S., Iwai, Y., Kasahara, S., 1983. Growth and production of the inshore marine copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the central part of the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*, 73, 91–98.