

ISSN 1996–1499

**2023 №1**



РОССИЙСКИЙ  
ЖУРНАЛ  
БИОЛОГИЧЕСКИХ  
ИНВАЗИЙ

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



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

## Содержание

<i>Абрамова Л.М., Рогожников Д.Р., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Крюкова А.В.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ <i>LUPINUS POLYPHYLLUS</i> LINDL. (FABACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН	2
<i>Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацык Н.А.</i> МЕЖГОДОВАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ГРЕБНЕВИКА <i>VEROE OVATA</i> BRUGUIÈRE, 1789 НА ВНЕШНЕМ ШЕЛЬФЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ ЧЁРНОГО МОРЯ	16
<i>Викторов А.Г.</i> ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ И ОПЫТ РЕГУЛИРОВАНИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТРАНСГЕННЫХ ОРГАНИЗМОВ В АКВАКУЛЬТУРЕ НА ПРИМЕРЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ	31
<i>Ивичева К.Н., Филоненко И.В.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>BRANCHIURA SOWERBYI</i> BEDDARD, 1892 (OLIGOSCHAETA) В ШЕКСНИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА)	42
<i>Коляда Н.А., Чилахсаева Е.А., Гниненко Ю.И., Коляда А.С.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ <i>PLATYGASTER ROBINIAE</i> BUHL & DUSO, 2007 (HYMENOPTERA: PLATYGASTRIDAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	47
<i>Морозова О.В.</i> АРХЕОФИТЫ ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ	53
<i>Полунина Ю.Ю., Кондрашов А.А., Уткина Я.В.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРЕБНЕВИКА-ВСЕЛЕНЦА <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> AGASSIZ, 1865 (STENOPHORA) НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ ОСЕНЬЮ 2021 ГОДА	130
<i>Семенченко В.П., Литинская Т.П., Ризевский В.К., Алехнович А.В.</i> РАНЖИРОВАНИЕ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ БЕЛАРУСИ ПО ВЕЛИЧИНАМ ИХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ОСНОВЕ GISS (GENERIC IMPACT SCORING SYSTEM)	139
<i>Соколова А.С., [Микряков В.Р.], Микряков Д.В.</i> УРОВЕНЬ НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ИММУННЫХ КОМПЛЕКСОВ И ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	146
<i>Сухолозова Е.А., Орлова Ю.В., Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г., Хорина Н.А., Языкова Г.И., Сухолозов Е.А.</i> МОНИТОРИНГ ФИТОСАНИТАРНОГО СТАТУСА КОЛЮЧЕСЕМЯННИКА КОРОТКОЩЕТИНИСТОГО В ПРИМОРСКОМ КРАЕ	153
<i>Хлопкова М.В., Бархалов Р.М., Гусейнов К.М., Гасанова А.Ш., Зурхаева У.Д.</i> ИНВАЗИИ НОВЫХ МОРФОТИПОВ <i>CORBICULA FLUMINALIS</i> И <i>CORBICULA FLUMINEA</i> (BIVALVIA: CORBICULIDAE) В БАССЕЙН ДАГЕСТАНСКОГО РАЙОНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ	166
<i>Krainyuk V.N., Ivanov K.P., Sereda Yu.I.</i> THE FIRST RECORD OF THE EUROPEAN WEATHERFISH <i>MISGURNUS FOSSILIS</i> (COBITIDAE) IN KAZAKHSTAN WATERS	180
<i>Sazhnev A.S.</i> EXPANSION OF <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA IS CONTINUING	182

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

© 2023 Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р.\*, Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Крюкова А.В.

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения УФИЦ РАН, Уфа, 450080, Россия  
e-mail: \*rogoznikovadr@gmail.com

Поступила в редакцию 22.12.2022. После доработки 13.02.2023. Принята к публикации 23.02.2023

Проанализированы распространение, морфометрические и популяционные характеристики инвазионного вида *Lupinus polyphyllus* Lindl. в Республике Башкортостан. Выявлено 25 локалитетов вида и обследованы 11 инвазионных популяций в 5 районах республики. Показано, что основным вектор инвазии *L. polyphyllus* – уход вида из садовой культуры, менее распространено спонтанное расселение вида по автомобильным дорогам. Плотность растений *L. polyphyllus* в ценопопуляциях составляет от 4.3 до 14.5 экз./м<sup>2</sup>. Надземная биомасса вида может достигать 1 кг и более с 1 м<sup>2</sup>. Доля вида в сообществе колеблется от 55.1 до 88.8%, то есть вид доминирует в большинстве сообществ. При вселении в луговые фитоценозы образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. Установлено, что максимальные значения параметров характерны для популяций, произрастающих в более благоприятных по влагообеспеченности условиях. Наиболее высокие показатели параметров отмечены в ценопопуляциях Булат-Елга, Чангакуль, минимальные – в ценопопуляциях Нефтекамск, Уразаево. 1 генеративный побег даёт от 13 до 95 шт. плодов и от 56 до 760 шт. семян, общая продуктивность 1 растения достигает 4543 шт. семян. Виталитетная оценка показала, что четыре ценопопуляции – процветающие, одна – равновесная, шесть – депрессивные. Прогнозируется увеличение числа локалитетов *L. polyphyllus* в Предуралье РБ в ближайшие годы.

**Ключевые слова:** *Lupinus polyphyllus* Lindl., инвазионный вид, ценопопуляция, морфометрические параметры, изменчивость, виталитет.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-02-15

### Введение

Предотвращение биологических инвазий чужеродных видов является актуальной экологической задачей современного периода. Ботанические сады, питомники, сельскохозяйственные угодья, дачные и приусадебные участки рассматриваются как возможные места одичания растений из культуры и возникновения очагов распространения инвазионных видов [Виноградова и др., 2010; Абрамова и др., 2021]. В Республике Башкортостан (РБ) одичание декоративных растений – довольно распространённое явление. К числу «беглецов из культуры» можно отнести *Acer negundo* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Heraclеum sosnowskyi* Manden., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Solidago canadensis* L. и др. [Абрамова, 2014]. Ярким примером натурализации декоративных растений является вселение в природные сообщ-

ества республики *Lupinus polyphyllus* Lindl. (люпина многолистного).

*Lupinus polyphyllus* – многолетнее поликарпическое растение. Стебли мощные, прямостоячие, высотой 50–150 см, почти голые или слабоопушённые. Листья очерёдные, пальчато-сложные, с 10–15 узколанцетными листочками шириной 1–2 см, черешок длинный. Прилистники шиловидные, опушённые, сросшиеся с черешком. Соцветие – верхушечная кисть, с многочисленными цветками. Венчик в 3 раза длиннее чашечки, белого, розового, синего или фиолетового цвета. Бобы многочисленные, плоские, в зрелом состоянии чёрные, густо опушённые седыми прижатыми волосками. Семена овальные, тёмно-коричневые или чёрные. Естественный ареал распространения – западная часть Северной Америки [Виноградова и др., 2010].

В Европу *L. polyphyllus* завезён как декоративная культура в 1826 г. В некоторых странах в конце XIX в. уже отмечен как «беглец из культуры» [Nylander, 1971; Hegi, 1964]. В России первый гербарный сбор *L. polyphyllus* из культуры датирован 1914 г. Первые отметки как натурализовавшегося растения приходятся на 1921 г. (в Ярославской обл.). В настоящее время активно расселяется во многих областях европейской части Российской Федерации (РФ) и Сибири [Виноградова и др., 2010, Чёрная книга..., 2016]. В Европейской России отмечен в 40 областях, натурализовался в 34 из них. В Сибири распространён в юго-западных регионах. На Дальнем Востоке находки люпина на данный момент времени единичны: одичавшим вид встречен на Камчатке и Сахалине [Виноградова и др., 2021].

В настоящее время люпин многолистный является одним из наиболее агрессивных видов Европы [Lambdon et al., 2008; Nentwig et al., 2018; Schulze-Brüninghoff et al., 2020] и других регионов мира [Виноградова и др., 2014; Vetter et al., 2019]. Наибольшее распространение вид получил в северных европейских странах – Швеции, Норвегии, Польше, Германии, странах Балтии [Gudzinskas, 1999, 2005; Elven, Fremstad, 2000; Tyler et al., 2015], а также в северных регионах России, преимущественно в лесной зоне [Лебедева, 2015; Меньшакова, 2015; Костина, 2020]. Нередок также в средней полосе России [Виноградова и др., 2010], может произрастать вплоть до тундровой зоны [Бялт, Егоров, 2019]. Во многих странах вид выращивался как фуражная, улучшающая почву или почвоукрепляющая культура, особенно для придорожных откосов, что способствовало его расселению. Люпин многолистный сегодня широко натурализовался по рекам, лугам, откосам автомобильных и железных дорог, рудеральным местам, вырубкам [Otte et al., 2002; Mossberg, Stenberg, 2004; Otte, Maul, 2005; Fremstad, 2010; Follak et al., 2018]. Отмечено негативное влияние люпина многолистного на видовой состав и функции луговых растительных сообществ [Hansen et al., 2021].

Изучению различных особенностей биологии *L. polyphyllus* (биоморфологии, биологии цветения и плодоношения, семенной

продуктивности и др.) посвящены многие работы [Aniszewski et al., 2001; Виноградова и др., 2012, 2014; Babich et al., 2014; Антипина, Платонова, 2015; Лебедева, 2015; Меньшакова, 2015; Абрамова и др., 2016; Рогожникова, Абрамова, 2016; Молокова и др., 2019; Ramula, Kalske, 2020; Jurkonienė et al., 2021; Osipova et al., 2021; и др.].

Люпин многолистный включён в «Чёрную книгу флоры Средней России» [Виноградова и др., 2010], Чёрную книгу флоры Сибири [2016], «Чёрную книгу флоры Республики Башкортостан» [Абрамова и др., 2021] и других регионов РФ.

В РБ первая природная находка *L. polyphyllus* датирована 1994 г. в Татышлинском районе. В настоящее время вид выявлен в 4 районах бореально-лесной зоны, в 4 районах широколиственно-лесной зоны, в 2 районах лесостепной зоны и в 2 районах степной зоны [Мулдашев и др., 2017; Абрамова и др., 2021]. В Башкортостане вид имеет 2-й инвазионный статус.

Цель работы – выявить эколого-биологические и популяционные характеристики и современное распространение *L. polyphyllus*, внедряющегося в природные экосистемы РБ.

### Материал и методы

В 2015–2019 гг. проведено обследование одиннадцати ценопопуляций (ЦП) *L. polyphyllus* в 5 районах РБ. Ценопопуляции названы по близлежащему населённому пункту. Для изучения популяционных характеристик в каждой из ЦП на трансекте через 5 м закладывалось 10 пробных площадок размером 1 м<sup>2</sup>. Определялись ведущие популяционные характеристики: плотность особей, наземная биомасса инвазионного вида и общая наземная биомасса сообщества (в сыром виде) [Злобин и др., 2013].

Во всех ЦП выполнены геоботанические описания сообществ по методу Ж. Бранун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964] с применением дедуктивного метода Копечки – Гейни [Корецкы, Hejny, 1978].

В качестве учётной единицы принимали особь среднегенеративного онтогенетического состояния. Ввиду того, что вид появился на территории РБ относительно недавно, он



не образует очень плотные заросли и поэтому видно чёткое разделение особей в ценопопуляциях. У вида преобладает семенное размножение. Изучение морфометрии проводилось согласно методу В.Н. Голубева [1962] на 25 средневозрастных генеративных особях. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения во всех ценопопуляциях по 16 морфометрическим параметрам, а также в фазе плодоношения в 6 ценопопуляциях по 8 показателям семенной продуктивности и параметров семян по общепринятой методике [Вайнагий, 1974].

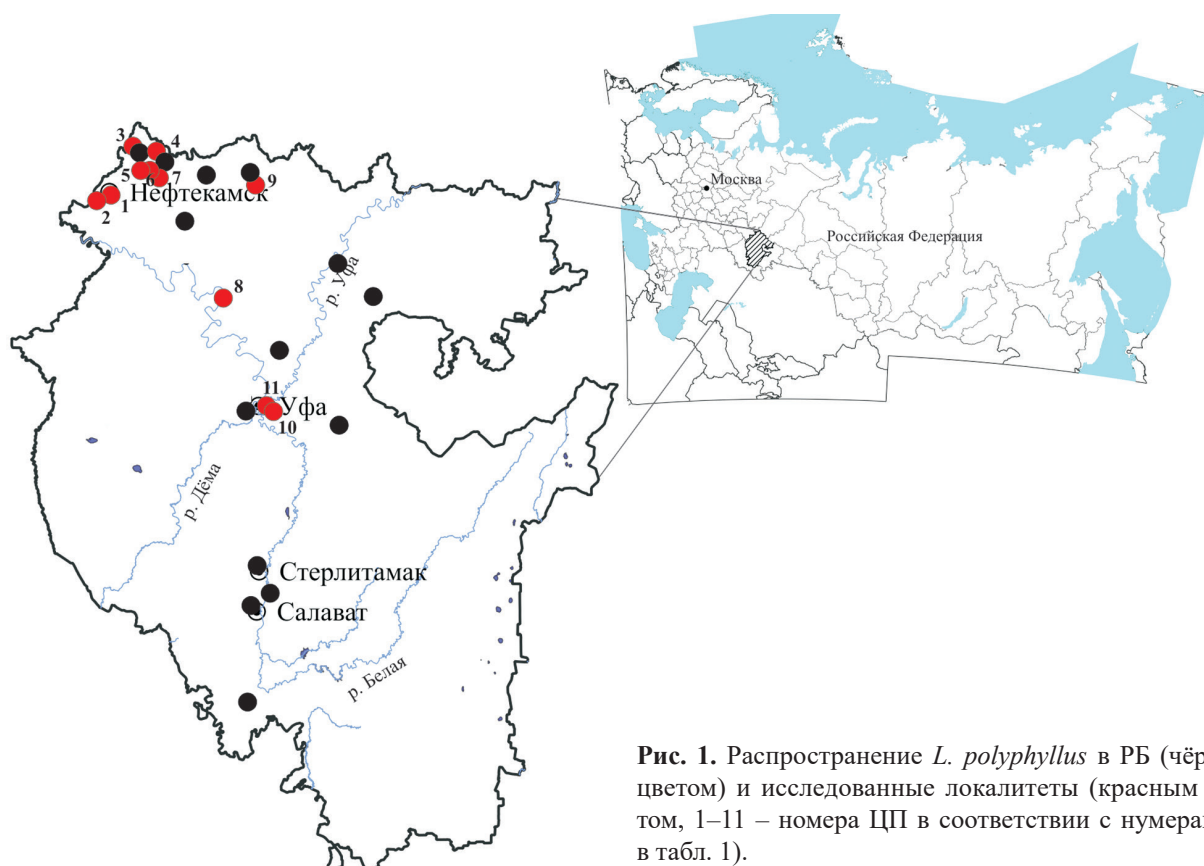
Методика оценки виталитетного состава была основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались растения средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляций. Предварительно были проведены факторный и корреляционный анализы, которые позволили выделить детерминирующий комплекс биометрических признаков. Были составлены виталитетные спектры, от-

ражающие соотношения растений высшего (а), промежуточного (b) и низшего (c) классов виталитета [Злобин и др., 2013], а также определён индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы: процветающие, равновесные, депрессивные.

Многомерный анализ проводили по программе Statistica 6,1 для 11 выборок [Кулаичев, 1996; Халафян, 2008]. В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию, выраженную расстоянием Махаланобиса. В кластерном анализе в качестве меры различия выборок использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу «одиночной связи» [Песенко, 1982]. Статический анализ провели в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей. При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения, среднее квадратичное отклонение, коэффициенты вариации [Зайцев, 1990].

### Результаты исследований

Современное распространение *L. polyphyllus* в РБ представлено на рисунке 1. Вид



**Рис. 1.** Распространение *L. polyphyllus* в РБ (чёрным цветом) и исследованные локалитеты (красным цветом, 1–11 – номера ЦП в соответствии с нумерацией в табл. 1).

растёт по берегам рек, обочинам дорог, на лугах, изредка как сорное растение в посевах, активно дичает и «уходит» из культуры. При вселении в луговые сообщества становится доминантом и образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*] с двумя вариантами [Голованов, Абрамова, 2019].

Согласно таблице 1, большинство из исследованных ценопопуляций *L. polyphyllus* характерны для варианта *Convolvulus arvensis* дериватного сообщества *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. Сообщества данного варианта представлены на залежах, оставшихся после посевов многолетних кормовых трав, а также на заброшенных садово-огородных участках, что отражается в присутствии в них высокой доли синантропных видов растений: *Arctium tomentosum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Convolvulus arvensis*, *Galega orientalis*, *Sonchus arvensis*, *Urtica dioica* и др. [Голованов, Абрамова, 2019]. Большая приуроченность вида к подобным ценозам связана с преобладанием

процессов проникновения из мест культивирования вида в соседние, сильно нарушенные луговые сообщества и залежи. Вероятно, в разреженных нарушенных ценозах легче протекают процессы прорастания семян и ослаблена конкуренция с луговыми травами, особенно дерновинными и корневищными злаками. Меньшее число ценопопуляций связано с сообществами варианта *typica* дериватного сообщества *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*], приуроченного к менее нарушенным лугам нормального увлажнения у населённых пунктов и близ дорог. В подобных ценозах с высоким постоянством встречаются виды послелесных лугов нормального увлажнения: *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Plantago lanceolata* и др., а также опушечные виды: *Agrimonia asiatica*, *Hypericum perforatum*, *Veronica teucrium* и др. Эти сообщества в основном возникли в местах случайной инвазии люпина многолистного по автомобильным дорогам из соседних с РБ Удмуртской Республики и Пермского края.

Таблица 1. Характеристика исследованных ценопопуляций *L. polyphyllus* в РБ

№ п/п	ЦП	Район	Широта	Долгота	Синтаксон
1	Нефтекамск	Краснокамский	54.23590	56.05642	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
2	Уразаево	Краснокамский	54.16837	56.02140	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
3	Чангакуль	Янаульский	54.67342	56.37215	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>typica</i>
4	Варьяшбаш	Янаульский	54.83867	56.37650	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
5	Булат-Елга	Янаульский	54.74930	56.34517	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
6	Новый Артаул	Янаульский	55.95287	56.18255	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>typica</i>
7	Янаул	Янаульский	54.96126	56.25100	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
8	Бирск	Бирский	55.56787	55.44408	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
9	Майск	Татышлинский	56.18687	55.95667	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>typica</i>
10	Дудкино	Уфимский	54.72178	56.03335	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
11	Уфа	Уфимский	54.72740	56.01593	<i>Lupinus polyphyllus</i> [ <i>Arrhenatheretalia elatioris</i> ], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>

Основные популяционные характеристики (плотность и биомасса популяций) изучались в семи ЦП (табл. 2). В результате проведенных исследований получены следующие данные: плотность ЦП вида составляет 4–14 особей на 1 м<sup>2</sup>, при этом его биомасса от 0.297 до 1.420 кг/м<sup>2</sup>. Доля участия вида в ценозах высокая и достигает 88.8%. Наиболее мощной ЦП *L. polyphyllus* является ЦП 9 (Майск), здесь выявлены максимальные значения надземной биомассы вида и доли его участия в ценозе. Плотность особей максимальна в молодой ЦП 1 (Нефтекамск) – 14.5 экз./м<sup>2</sup>, в основном это растения прегенеративной стадии развития, минимальна – в ЦП 10 (Дудкино) и 7 (Янаул) – 4.3 и 5.3 экз./м<sup>2</sup>, соответственно.

Исследование морфометрических параметров особей *L. polyphyllus* в среднегенеративном состоянии проводилось в одиннадцати ЦП. Для оценки межпопуляционных различий по совокупности всех параметров растений *L. polyphyllus* был проведен однофакторный дисперсионный анализ (табл. 3). По результатам дисперсионного анализа выявлено, что различия между ценопопуляциями достоверны по всем морфометрическим параметрам при  $p < 0.001$ , уровень факторизации составил от 8.8% до 85.9%. В наибольшей степени на межпопуляционные различия оказывают влияние параметры: число вегетативных побегов (67.5%), ширина соцветия (76.7%) и длина цветка (85.9%).

Анализ степени варьирования коэффициента вариации морфометрических признаков показал, что большинство параметров имеет нормальное варьирование ( $C_v$  – 6.9–

44.4%). Для числа генеративных и вегетативных побегов ( $C_v$  – 46.8–58.8%), а также для числа цветков на побеге в ЦП 8 (Бирск) ( $C_v$  – 48.2%) отмечено значительное варьирование. Для числа вегетативных побегов в ЦП 5 (Булат-Елга) ( $C_v$  – 70.0%) выявлено большое варьирование. Высокая вариативность параметров подтверждает способность особей к адаптации.

Результаты проведенного кластерного анализа исследуемых ЦП *L. polyphyllus* по всему комплексу морфометрических признаков представлен на рисунке 2. На расстоянии 28.2 отделилась южная ЦП Дудкино (10), где отмечены низкие значения параметров по большинству показателей. Северные ЦП 3 (Чангакуль), 4 (Варьяшбаш), на расстоянии 26.7 и 27.0, разделились на отдельно стоящие кластеры, в них отмечены максимальные значения параметров генеративной сферы. ЦП 6 (Новый Артаул) и ЦП 11 (Уфа) также стоят обособленно от основного массива (21.1 и 24.4), со средними морфометрическими показателями. Остальные ЦП на расстоянии 20.4 разделились на два кластера. Первая группа, на уровне 19.6 разделилась на отдельно стоящую ЦП 7 (Янаул), где наблюдаются минимальные значения по высоте стебля и числу листьев, и кластер на уровне 18.8 – ЦП 8 (Бирск) и ЦП 1 (Нефтекамск). Вторая группа на расстоянии 17.6, объединяет 3 оставшиеся ЦП. Наиболее близкий кластер образуют ЦП 9 (Майск) и 2 (Уразаево) на расстоянии 10.2, где особи имеют средние и минимальные параметры, как в генеративной, так и в вегетативной сферах.

Таблица 2. Характеристика ценопопуляций *L. polyphyllus*.

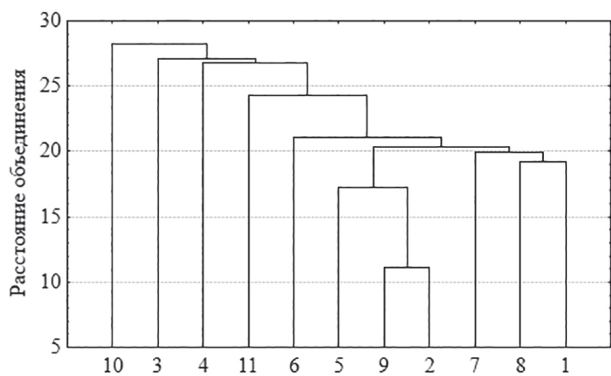
ЦП	Число растений на 1 м <sup>2</sup>	Надземная биомасса вида на 1 м <sup>2</sup> , кг	Общая надземная биомасса с 1 м <sup>2</sup> , кг	Доля участия вида в сообществе, %
1	<b>14.5</b>	0.490±0.219	0.600±0.021	81.7
2	6.2	0.950±0.073	1.130±0.017	84.1
6	11.1	0.297±0.031	0.536±0.070	55.3
7	5.3	0.540±0.066	0.659±0.054	81.9
9	6.6	<b>1.420±0.080</b>	<b>1.600±0.096</b>	<b>88.8</b>
10	4.3	0.406±0.037	0.331±0.038	55.1
11	9.8	0.691±0.049	0.197±0.027	77.8

Примечание. Здесь и далее: 1–11 номера ценопопуляций как в таблице 1. Жирным шрифтом выделены максимумы значений.

Таблица 3. Дисперсионный анализ межпопуляционных различий по морфометрическим параметрам *L. rolyruylus* в период массового цветения растений

Морфометрические параметры	Уровень факторизации	Средние значения по ценопопуляциям											Среднее значение по всем ЦП
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Число генеративных побегов, шт.	0.389*	3.2	3.2	<b>8.7</b>	6.3	<b>8.7</b>	3.8	5.1	5.1	3.9	2.3	4.2	5.0
Число вегетативных побегов, шт.	0.675*	6.5	6.5	1.0	3.0	1.0	12.0	13.5	13.5	<b>14.3</b>	2.7	3.8	7.1
Длина стебля, см	0.382*	90.9	88.8	<b>123.2</b>	89.4	80.7	96.7	80.4	101.3	92.1	97.1	110.3	95.5
Диаметр стебля, мм	0.393*	9.4	6.9	10.4	10.5	<b>11.9</b>	6.9	8.9	10.3	8.4	7.3	8.4	9.0
Число листьев, шт.	0.088*	9.0	8.2	10.5	9.4	9.4	10.2	8.0	<b>11.5</b>	9.4	9.2	11.2	9.7
Длина листа с черешком, см	0.363*	<b>38.9</b>	23.5	27.8	25.6	22.7	28.0	27.9	30.4	28.4	31.5	34.7	29.0
Ширина листа, см	0.568*	22.3	<b>24.8</b>	20.6	9.3	14.2	16.2	12.2	16.7	20.7	18.5	21.2	17.9
Длина черешка листа, см	0.387*	<b>30.8</b>	16.9	16.7	16.9	15.2	19.4	20.0	21.9	20.4	22.7	23.6	20.3
Число листочков в листе, шт.	0.274*	14.0	10.8	13.5	11.8	11.3	<b>15.1</b>	13.8	13.7	13.1	14.0	12.7	13.1
Длина листочка, см	0.396*	8.2	6.6	<b>11.1</b>	8.7	7.5	8.5	7.9	8.5	8.0	8.8	11.1	8.6
Ширина листочка, см	0.166*	1.6	1.8	2.0	1.9	1.7	2.1	1.9	1.9	1.8	2.1	<b>2.2</b>	1.9
Длина соцветия, см	0.373*	24.8	27.1	<b>48.1</b>	37.4	31.2	33.5	28.4	32.5	29.9	29.7	37.8	32.8
Ширина соцветия, см	0.767*	5.1	4.4	7.4	7.3	<b>8.0</b>	5.0	4.9	5.0	4.7	5.9	4.8	5.7
Число цветков на 1 побег, шт.	0.230*	105.2	87.8	111.4	<b>126.2</b>	91.8	66.2	105.9	99.8	85.6	81.6	106.5	97.1
Длина цветка, мм	0.859*	15.0	24.6	15.6	15.8	<b>26.9</b>	15.2	15.6	15.2	24.6	26.0	26.2	21.1
Ширина цветка, мм	0.344*	13.4	14.8	14.7	15.0	16.6	16.6	14.9	<b>18.4</b>	15.9	16.4	13.4	15.5

\* – влияние фактора достоверно при уровне значимости  $p < 0.001$ . Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров.



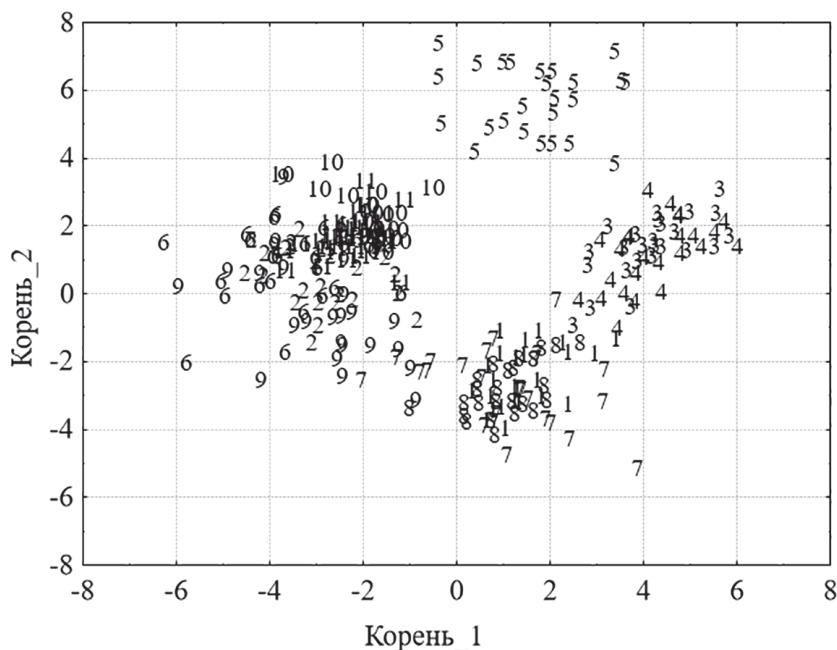
**Рис. 2.** Дендрограмма различий выборок *L. polyphyllus* по средневыворочным значениям морфометрических параметров.

Проведённый дискриминантный анализ по совокупности морфометрических признаков особей всех ценопопуляций *L. polyphyllus* показал, что значения  $\lambda$  Уилкса очень низкие (0.0006–0.002, при  $p < 0.001$ ), что указывает на высокую общую статистическую достоверность полученных результатов. Максимальный вклад в разделение групп вносят параметры: длина цветка ( $F = 33.649$ ), длина листа ( $F = 21.438$ ) и число вегетативных побегов ( $F = 31.379$ ); минимальный – число листьев ( $F = 2.611$ ). Чем больше расстояния Махаланобиса, тем выше морфоструктурное разнообразие особей в ценопопуляции, и наоборот – малое расстояние указывает на высокое фенотипическое сходство особей. Наибольшие различия выявлены между ЦП 1–5; 5–7, 8

(40.73–84.88), наименьшие – между ЦП 7–8, 10–11 (4.28–1712).

На рисунке 3 представлена визуализация дискриминантной модели изучаемых ЦП *L. polyphyllus* в пространстве первого и второго канонических корней.

Можно видеть, что наиболее отлична от всего массива данных ЦП 5, расположенная в окрестностях д. Булат-Елга Янаульского района, характеризующаяся максимальными значениями по ряду параметров: числу генеративных побегов, диаметру стебля, ширине соцветия и длине цветка. Она стоит обособленно от других ЦП, перекрытие между ними отсутствует. Две северные ЦП – 3 (Чангакуль) и 4 (Варьяшбаш) близки между собой по морфоструктурному разнообразию и формируют облако в правой части рисунка. Аналогично отдельное облако образуют ЦП 1 (Нефтекамск), 7 (Янаул), 8 (Бирск), приуроченные к трём городам Северо-Запада РБ, где люпин многолистный «уходит» из садово-огородных кооперативов и расселяется по нарушенным лугам в их окрестностях. Остальные ЦП образуют единое облако в левой части рисунка, где лишь отдельные особи разных ЦП показывают отличие от общего массива данных. Эти ЦП довольно близки по морфометрическим параметрам, что и даёт значительное перекрытие между



**Рис. 3.** Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *L. polyphyllus* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней.



ними. Возможно, фенотипические различия зависят не только от условий произрастания вида, но и от вектора инвазии. То есть часть инвазионных ценопопуляций распространяется из нескольких мест проникновения по автодорогам, а другая – изначально представлена разными фенотипами садовых растений, которые расселяются из мест культивирования.

На рисунке 4 представлены результаты распределения особей *L. polyphyllus* по классам виталитета в ЦП. Определяющим комплексом признаков были выбраны: высота генеративного побега и число цветков. В четырёх ЦП – Чангакуль, Варьяшбаш, Уфа и Нефтекамск отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих, с индексом качества ЦП 0.36–0.50. К равновесной отнесена одна ЦП – 8 (Бирск), остальные шесть ЦП – депрессивные, индекс качества их составляет 0.14–0.30.

Семенную продуктивность вида оценивали в шести ЦП *L. polyphyllus* по 8 параметрам, основные из них представлены на рис. 5.

Число цветков в соцветии варьирует в широких пределах – от 25 до 216 шт., как и число плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия – от 13 до 95 шт. В одном плоде люпина насчитывается до 13 семязачатков, в среднем 8.2 шт. Потенциально один генеративный побег может дать от 200 до 1863 шт. семян, но реальная семенная продуктивность

оказывается значительно ниже – от 56 до 760 шт. Завязываемость плодов и семян достаточно высокая (41.9–67.5%; 23.0–47.3%, соответственно). Процент плодоцветения составляет 41.9–67.5%, процент семинафикации – 53.0–87.6%, коэффициент семенной продуктивности – 23.0–47.3%. Общая продуктивность одного растения может достигать 4543 шт. семян. Такие показатели семенной продуктивности, как число семяпочек и реальная семенная продуктивность одного генеративного побега, довольно стабильные показатели, тогда как число плодов и семян на один генеративный побег, потенциальная семенная продуктивность и семенная продуктивность в целом на одно растение меняются в широких пределах. Последний показатель в значительной степени зависит от числа генеративных побегов на одно растение. Длина боба варьирует от 2.3 см до 5.6 см, среднее значение 4.1 см, ширина боба – 0.6–1.1 см. Длина и ширина семени в среднем составляет 0.48 и 0.31 см. Вес 100 семян варьирует от 2.12 до 3.23 г (среднее – 2.5 г).

Коэффициенты вариации параметров семенной продуктивности в большинстве случаев находятся в пределах нормы ( $C_v$  – 12.4–43.5%), большим варьированием (от 45.4 до 64.7%) в отдельных ЦП отличаются такие параметры, как число генеративных побегов, завязываемость плодов, процент плодоцветения, реальная семенная продуктивность ге-

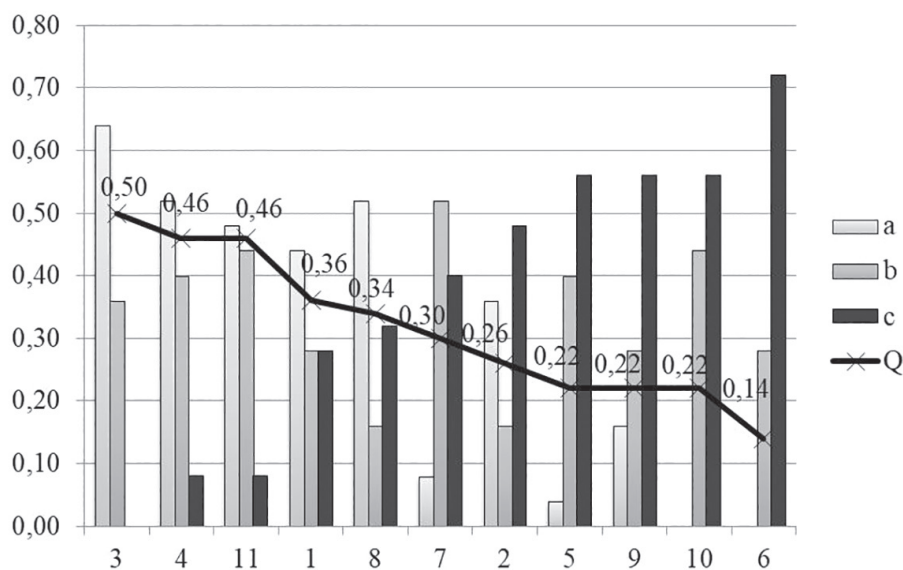
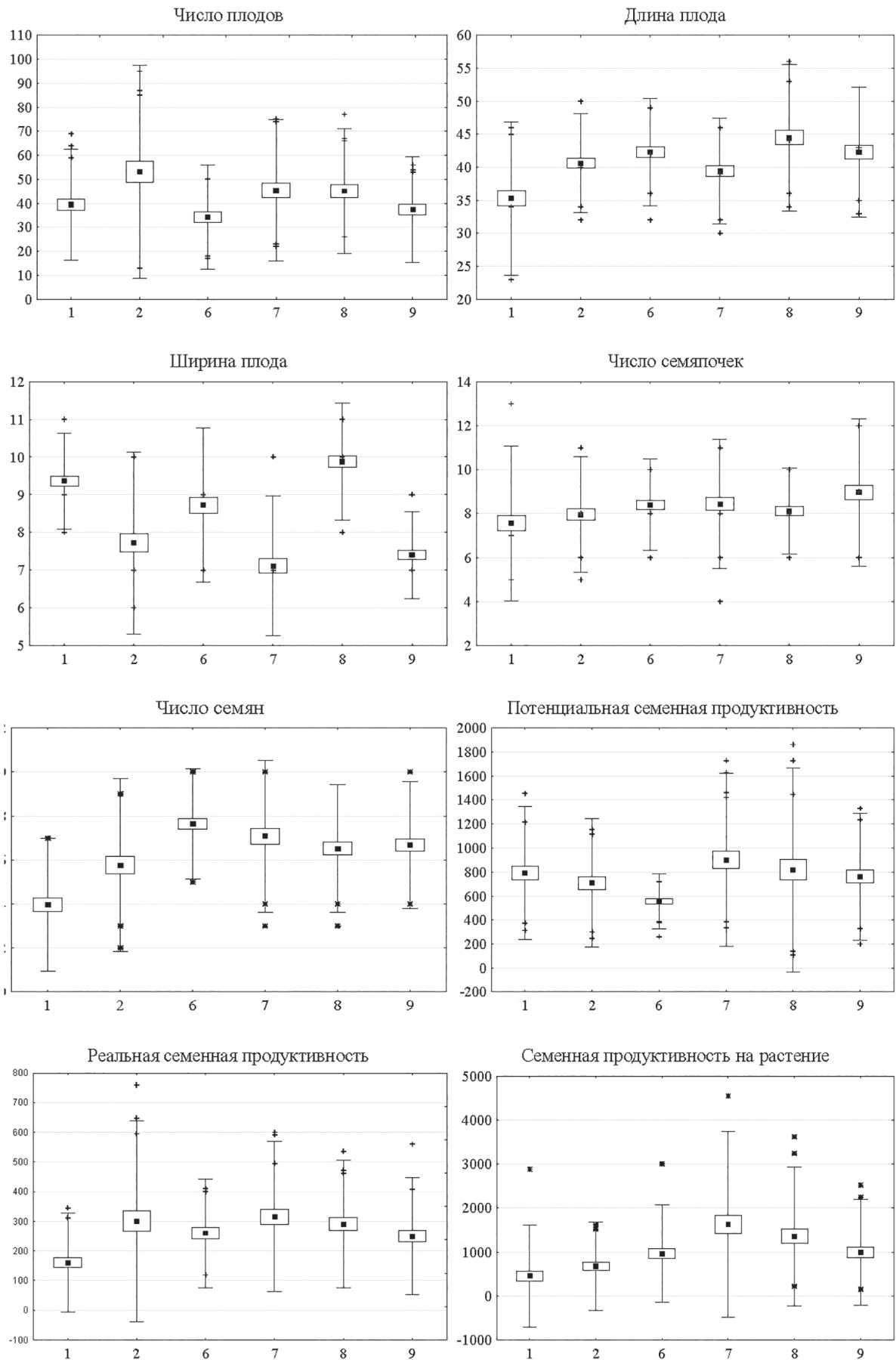


Рис. 4. Распределение особей *L. polyphyllus* по классам виталитета.



**Рис. 5.** Средние значения и амплитуды варьирования показателей семенной продуктивности у особей *L. polyphyllus*. ■ – среднее арифметическое; □ – среднее арифметическое плюс / минус ошибка среднего; I – среднее арифметическое плюс / минус стандартное отклонение; ° – максимальное / минимальное значение параметра.

неративного побега, завязываемость семян, коэффициент семенной продуктивности.

### Обсуждение

В результате проведённых исследований выявлено распространение и векторы инвазии *L. polyphyllus* в Республике Башкортостан. На сегодня на территории республики выявлено 25 локалитетов вида, преимущественно в северной лесостепной зоне Предуралья. На юге находки приурочены исключительно к городским местообитаниям. При этом почти все новые местонахождения выявлены в последние 10–15 лет: до 2009 г. было известно только 1 локалитет – в Татышлинском районе на севере республики [Мулдашев и др., 2017]. В настоящее время идёт активное освоение вида в синантропных и луговых ценозах и его дальнейшее расселение.

Основной вектор инвазии – культивирование люпина садоводами-любителями, с чьих участков он «уходит» в окрестные нарушенные луга и залежи (заброшенные садовые участки), расселяясь в основном семенным путём или частями растений, с выброшенным садоводами мусором. В этом случае ценопопуляции вида расположены вокруг садоводческих товариществ, преимущественно в городах Предуралья – Уфе, Бирске, Нефтекамске, Янауле, Стерлитамаке, Салавате, Ишимбае и др. (см. рис. 2). В северных Татышлинском, Янаульском, Краснокамском районах РБ, по-видимому, происходит спонтанное проникновение семян с территорий Удмуртской Республики и Пермского края, где люпин многолистный распространился и натурализовался раньше, чем в Башкортостане. В этом случае популяции люпина располагаются вдоль основных автомобильных дорог, что свидетельствует о расселении семян транспортными средствами.

При вселении в луговые сообщества вид становится доминантом и образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*] с двумя вариантами, связанными с уровнем нарушений первичных сообществ: вариант *Convolvulus arvensis* в значительно нарушенных синантропизированных ценозах и *туриса* – в луговых ценозах. Сходные сообщества с доминированием *L.*

*polyphyllus* были описаны в Брянской области в рамках ассоциации *Dactylo glomeratae–Lupinetum polyphyllis* Bulochov et al. 2020 [Булохов и др., 2020]. Данная ассоциация была отнесена к классу луговой растительности *Molinio-Arrhenatheretea* Тх. 1937 и союзу *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926. Ценозы, описанные на Южном Урале, отличаются большей синантропизированностью. При накоплении синтаксономического материала вероятно выделение специфического варианта вышеназванной ассоциации и расширение её ареала.

Плотность растений *L. polyphyllus* в ценопопуляциях составляет от 4.3 до 14.5 экз./м<sup>2</sup>. Ранее нами была определена демографическая структура ценопопуляций вида, которая показала, что в большинстве из них преобладают особи прегенеративного онтогенетического состояния, генеративные особи составляют от 21 до 34% от всего количества [Абрамова и др., 2016]. Это свидетельствует о преимущественно семенном размножении вида в исследованных локалитетах. Надземная биомасса вида с 1 м<sup>2</sup> может достигать 1 кг и более. Доля вида в сообществе колеблется от 55.1 до 88.8%, то есть вид доминирует в большинстве сообществ.

Изучение морфометрических параметров выявило, что по большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сфер лидируют особи из северных ЦП Чангакуль и ЦП Новый Артаул, минимальные значения по большинству параметров отмечены у особей из ЦП Нефтекамск. Наибольшей изменчивостью обладают такие параметры, как число генеративных и вегетативных побегов (19.2–58.8%; 26.9–70.0%), а также число цветков (14.1–48.2%). Это связано с тем, что генеративное состояние у данного вида длительное, и среднегенеративные особи могут значительно отличаться по числу как генеративных, так и вегетативных побегов; оказывают влияние также и условия произрастания: в более благоприятных экотопах растения образуют большее число побегов. Остальные признаки имеют нормальную степень изменчивости. Исследования выявили фенотипические различия отдельных ЦП, связанные как с условиями произрастания,

так и с векторами инвазии, и довольно высокую изменчивость признаков, что может свидетельствовать об успешной адаптации вида к разным условиям местообитания в РБ. Проведённый анализ жизненности ЦП выявил, что четыре ЦП – процветающие, одна – равновесная, шесть – депрессивные.

Семенная продуктивность достаточно высокая – 1 генеративный побег даёт от 13 до 95 шт. плодов и от 56 до 760 шт. семян, общая семенная продуктивность 1 растения достигает 4543 шт. семян. Эти значения близки к средним показателям семенной продуктивности *L. polyphyllus* в других регионах Урала [Кузьменко, 2020]. При этом стабильны такие параметры, как число семян и реальная семенная продуктивность 1 генеративного побега, а также количественные и метрические параметры семян; в широких пределах изменяются число плодов и семян на 1 генеративный побег, потенциальная семенная продуктивность и семенная продуктивность в целом на 1 растение.

### Заключение

По результатам проведённого исследования распространения и биологических особенностей инвазионного вида *Lupinus polyphyllus* Lindl. в Республике Башкортостан выявлено 25 локалитетов вида и обследованы 11 инвазионных популяций в 5 северных районах Предуралья республики. Определён основной вектор инвазии *L. polyphyllus* – это уход вида из садовой культуры, менее распространено спонтанное расселение вида по автомобильным дорогам. Плотность растений *L. polyphyllus* в ценопопуляциях варьирует, от 4.3 до 14.5 экз./м<sup>2</sup>, вид доминирует в большинстве исследованных сообществ. Показатели надземной биомассы вида высокие (более 1 кг / 1 м<sup>2</sup>). Доля вида в сообществе может достигать 88.8%.

При вселении в луговые фитоценозы вид образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. При накоплении и расширении синтаксономического материала вероятно выделение специфического варианта ассоциации *Dactiolo*

*glomeratae–Lupinetum polyphyllis* и расширение её ареала до Предуралья.

Максимальные значения параметров характерны для популяций, произрастающих в условиях, более благоприятных по влагообеспеченности. Наиболее высокие показатели параметров отмечены в ЦП Булат-Елга, Чангакуль, минимальные – в ЦП Нефтекамск, Уразаево. Виталитетная оценка показала, что ценопопуляции варьируют от процветающих до депрессивных.

Семенная продуктивность вида высокая – 1 генеративный побег даёт от 13 до 95 шт. плодов и от 56 до 760 шт. семян, общая семенная продуктивность 1 растения достигает 4543 шт. семян. Эти значения близки к средним показателям семенной продуктивности *L. polyphyllus* в других регионах Урала.

Несомненно, очаги инвазии люпина многолистного в Предуралье РБ в ближайшие годы будут расширяться и вид будет обнаружен и в других районах республики. Аналогичные процессы отмечены и другими авторами для Средней России [Виноградова и др., 2010; Ткачёва, 2011]. Поэтому необходим дальнейший мониторинг уже возникших очагов, а также обследование окрестностей крупных садоводческих кооперативов вокруг больших городов Предуралья.

### Финансирование работы

Работа выполнена по теме «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН № 075-03-2022-001 от 14.01.2022 г.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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



## Литература

- Абрамова Л.М. Новые данные по биологическим инвазиям чужеродных видов в Республике Башкортостан // Вестник АН РБ. 2014. Т. 19. № 4. С. 16–27.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Чёрная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 174 с.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Классификация сообществ с инвазионными видами на Южном Урале. IV. Сообщества с видами рода *Solidago*, *Lupinus polyphyllus* и *Phalacrologium annuum* // Растительность России. 2019. № 36. С. 3–24. DOI 10.31111/VEGRUS/2019.36.3.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Каримова О.А., Кансапарова Д.Р. Люпин многолистный в Башкортостане // Вестник АН РБ. 2016. Т. 21. № 3. С. 33–43.
- Антипина Г.С., Платонова Е.А. Семенная продуктивность как показатель натурализации люпина многолистного в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета // Вестник Московского государственного областного ун-та. Серия: Естественные науки. 2015. № 3. С. 6–13.
- Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н. Антропогенная растительность Брянской области: Монография // Брянск: РИСО БГУ, 2020. 309 с.
- Бялт В.В., Егоров А.А. Находки новых чужеродных видов сосудистых растений в Ямало-Ненецком автономном округе (Россия) // Turczaninowia. 2019. Т. 22. № 1. С. 19–25. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.2>
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф. и др. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного Федерального Округа // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Ткачёва Е.В. Биоморфологические особенности инвазионных видов *Lupinus arboreus* Sims и *Lupinus polyphyllus* Lindl. в Новой Зеландии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2014. № 2(200). С. 36–44.
- 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., Ткачёва Е.В., Майоров С.Р. К биологии цветения чужеродных видов. 1. *Lupinus polyphyllus* Lindl. // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 2. С. 30–41.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. // Труды Центрально-Чернозёмного государственного заповедника им. проф. В.В. Алёхина. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Ч. 1. Вып. 7. 512 с.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: Монография. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Костина Е.Э. О распространении *Lupinus polyphyllus* Lindl. на отвалах Костомукшского горно-обогатительного комбината и в карьере по добыче песчано-гравийного материала в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 12. С. 35–41. <https://doi.org/10.17076/eco1310>
- Кузьменко И. Н. Особенности цветения люпина многолистного в условиях Предуралья // Агротехнологии XXI века: стратегия развития, технологии и инновации. Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 90-летию основания университета. Пермь, 2020. С. 95–98.
- Кулаичев А.П. Методы и средства анализа данных в среде Windows. STADIA 6.0. М.: Информатика и компьютеры, 1996. 257 с.
- Лебедева О.П. Семенная продуктивность *Lupinus polyphyllus* Lindl в северной подзоне тайги // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2015. № 12 (1). С. 61–64.
- Меньшакова М.Ю. Вариабельность внешнего строения люпина многолистного в северных регионах // Естественные науки. 2015. № 4 (53). С. 32–36.
- Молокова Е.Д., Китина Л.В., Хапугин А.А. Изучение ценопопуляций люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus*) в Мордовском заповеднике в районе Павловского кордона // Мордовский заповедник. 2019. № 16. С. 43.
- Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Конспект адвентивных видов Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Рогожникова Д.Р., Абрамова Л.М. Семенная продуктивность люпина многолистного в Башкортостане // Известия Оренбургского государственного аграрного ун-та. 2016. № 1 (63). С. 28–31.
- Ткачёва Е.В. Прогноз динамики расширения вторичного ареала *Lupinus polyphyllus* в Средней России // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия: Биология и экология. 2011. № 23. С. 108–113.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: 3-е изд. Учебник. М.: ООО «Бином-Пресс», 2008. 512 с.
- Чёрная книга флоры Сибири / Ред. Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О. и др. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Aniszewski T., Kupari M.H., Leinonen A.Ju. Seed number, seed size and seed diversity in Washington Lupin (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) // Annals of Botany. 2001. Vol. 87. No. 1. P. 77. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1300>
- Babich N.A., Lebedeva O.P., Marich S.N., Pastuhova N.O. Comparative analysis of biometric characteristics of seeds and seed productivity of *Lupinus polyphyllus* in the middle and south taiga subzone // Академическая наука – проблемы и достижения. Материалы V международной научно-практической конференции. 2014. С. 78.



- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien. New York. 1964. 865 p.
- Elven R., Fremstad E., Fremmede planter i Norge. Flerårige arter av slekten lupin *Lupinus* L. // Blyttia. 2000. Bd. 58. P. 10–22.
- Follak S., Eberius M., Essl F., Fördös A., Sedlacek N., Trognitz F. Invasive alien plants along roadsides in Europe // EPPO Bulletin. 2018. Vol. 48. No. 2. P. 256–265. <https://doi.org/10.1111/epp.12465>
- Fremstad E., *Lupinus polyphyllus* // NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species. 2010. 11 p.
- Gudzinskas Z. Fecundity of *Lupinus polyphyllus* in relation to habitats and age of individuals // Proceedings of 8<sup>th</sup> International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Universitat of Silesia. Katowice, Poland. 2005. 10 p.
- Gudzinskas Z., Conspectus plant species Lithuania. Fabaceae // Botanica Lithuanica. 1999. Vol. 5. No. 2. P. 103–114.
- Hansen W., Wollny J., Otte A., Ludewig K., Eckstein R.L. Invasive legume affects species and functional composition of mountain meadow plant communities // Biological Invasions. 2021. Vol. 23. No. 1. P. 281–296. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02371-w>
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa // Dicotyledones. 3. Teil Labiatae Solanaceae. München: Carl Hanser. 1964. 5(4). P. 2545–2548
- Hylander N. Prima loca plantarum vascularium sueciae. Plantae subspontaneae vel in tempore recentiore adventitiae // Svensk botanisk Tidskrift. 1971. Bd 64. 332 p.
- Jurkonienė S., Jankauskienė J., Mockevičiūtė R., Gavelienė V., Jankovska-Bortkevičė E., Anisimovienė N., Sergiev I., Todorova D. Elevated temperature induced adaptive responses of two Lupine species at early seedling phase // Plants. 2021. Vol. 10. No. 6. P. 2–13. <https://doi.org/10.3390/plants10061091>
- Kopečky K., Hejny S. Die Anwendung einer deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation bei der Bearbeitung der strassenbegleitenden Pflanzengesellschaften Nordostbohmens // Vegetatio. 1978. Vol. 36. No. 1. P. 43–51.
- Lambdon P.W.; Pyšek P., Basnou C., Arianoutsou M., Essl F., Hejda M., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy David, Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. P. 101–149.
- Mossberg B., Stenberg L. Den nya nordiska floran // Wahlstrom and Widstrand. 2004. 928 p.
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Montserrat V. More than “100 worst” alien species in Europe // Biological Invasions. 2018. 20. P. 1611–1621. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6>
- Osipova E.S., Stepanova A.Y., Tereshonok D.V., Gladkov E.A., Vysotskaya O.N. Genetic diversity in invasive populations of *Lupinus polyphyllus* Lindl. and *Heracleum sosnowskyi* Manden // Biology. 2021. Vol. 10. No. 11. P. 3–16. <https://doi.org/10.3390/biology10111094>
- Otte A., Maul P. Verbreitungsschwerpunkte und strukturelle Einnischung der Stauden-Lupine (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) in Bergwiesen der Rhön // Tuexenia. 2005. Bd. 25. P. 151–182.
- Otte A., Obert S., Volz H., Weigand E. Effekte von Beweidung auf *Lupinus polyphyllus* Lindl. in Bergwiesen des Biosphärenreservates Rhön. // Neobiota 1. 2002. P. 101–133.
- Ramula S., Kalske A. Introduced plants of *Lupinus polyphyllus* are larger but flower less frequently than conspecifics from the native range: results of the first year // Ecology and evolution. 2020. Vol. 10. No. 24. P. 13742–13751. <https://doi.org/10.1002/ece3.6964>
- Schulze-Brüninghoff D., Wachendorf M., Astor T. Remote sensing data fusion as a tool for biomass prediction in extensive grasslands invaded by *L. polyphyllus* // Remote Sensing in Ecology and Conservation. 2020. P. 198–213. <https://doi.org/10.1002/rse2.182>
- Tyler T., Karlsson T., Milberg P., Sahlin U., Sundberg S. Invasive plant species in the Swedish flora: developing criteria and definitions, and assessing the invasiveness of individual taxa // Nordic Journal of Botany. 2015. Vol. 33. No. 3. P. 300–317. <https://doi.org/10.1111/njb.00773>
- Vetter V.M.S., Walter J., Wilfahrt P.A., Jentsch A., Buhk C., Braun M., Clemens S., Dinkel E., Dubbert M., Schramm A., Wegener F., Werner C. Invasion windows for a global Legume invader are revealed after joint examination of abiotic and biotic filters // Plant Biology. 2019. Vol. 21. No. 5. P. 832–843. <https://doi.org/10.1111/plb.12987>

# DISTRIBUTION AND BIOLOGY OF *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE) IN REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

© 2023 Abramova L.M., Rogozhnikova D.R.\*, Mustafina A.N., Golovanov Y.M., Kryukova A.V.

South-Ural Botanical Garden-Institute – Sub-division of the Ufa Federal Research Centre of the RAS,  
Ufa, 450080, Russian Federation  
e-mail: \*rogoznikovadr@gmail.com

The distribution, morphometric and population characteristics of the invasive species *Lupinus polyphyllus* Lindl. in Republic of Bashkortostan were analyzed. Twenty five localities of the species were identified and 11 invasive populations were examined in 5 districts of the republic. It has been shown that the main vector of *L. polyphyllus* invasion is the drift of the species from horticultural crops, and spontaneous species dispersal along the roads is less common. The density of *L. polyphyllus* plants in coenopopulations ranges from 4.3 to 14.5 ind./m<sup>2</sup>. The aboveground biomass of the species can reach 1 kg per 1 m<sup>2</sup> or more. The proportion of the species in the community ranges from 55.1 to 88.8%; the species dominates in most communities. When introduced into meadow phytocenoses, it forms a derivative community of *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. It has been established that the maximum values of the parameters are typical for populations growing in more favorable moisture conditions. The highest indicators of parameters were noted in the Bulat-Elga, Changakul coenopopulations, the minimum ones - in the Neftekamsk, Urazaevo coenopopulations. One generative shoot gives from 13 to 95 fruits and from 56 to 760 seeds, the total productivity of 1 plant reaches 4543 seeds. The vitality assessment has shown that four coenopopulations are prosperous, one coenopopulation is equilibrium, and six are depressed. An increase in the number of localities of *L. polyphyllus* in the Cis-Urals of Republic of Bashkortostan is predicted in the coming years.

**Keywords:** *Lupinus polyphyllus* Lindl., invasive species, coenopopulation, morphometric parameters, variability, vitality.

# МЕЖГОДОВАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ГРЕБНЕВИКА *BEROE OVATA* BRUGUIÈRE, 1789 НА ВНЕШНЕМ ШЕЛЬФЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2023 Аннинский Б.Е\*, Финенко Г.А.\*\*, Дацык Н.А.\*\*\*

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

e-mail: \*anninsky\_b@mail.ru, \*\*gfinenko@gmail.com, \*\*\*dacikn@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.07.2022. После доработки 23.01.2023. Принята к публикации 10.02.2023

По результатам рейсов и многолетнего мониторинга на внешнем шельфе Севастопольской бухты была проанализирована межгодовая динамика состояния популяции чужеродного гребневика *Beroe ovata* в Чёрном море за 2000–2021 гг. Установлено, что в последние годы гребневик обнаруживался в планктоне раньше обычного, срок его активной пелагической жизни возрос до 7–8 месяцев, а длина тела у ювенильных особей уменьшилась с 40 до 20–25 мм. Выделяются три сезонных периода, которые по своим температурным условиям были особенно значимы для развития популяции: январь – февраль, апрель – май и июль – август. Высокая температура морской воды в июле – августе приводила к увеличению численности и биомассы *B. ovata*, а также уменьшению средних размеров особей. Срок активной жизни *B. ovata* зависел от прогревания моря в мае, а также биомассы *Pleurobrachia pileus*. Раннее сезонное появление *B. ovata* в эпипелагиали позволяло ему быстрее подавлять популяцию *Mnemiopsis leidyi*, не давая ей достичь высокой численности и биомассы летом.

**Ключевые слова:** Чёрное море, виды-вселенцы, *Beroe ovata*, сезонные изменения, пространственное распределение, межгодовая динамика биомассы, влияние температуры.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-16-30

## Введение

Гребневик *Beroe ovata*, первоначально идентифицированный, как *B. ovata* Mayer, 1912 [Серавин и др., 2002] и в настоящее время – *B. ovata* Bruguière, 1789 [Shiganova, Abyzova, 2021], впервые был обнаружен в Чёрном море в 1997 г. [Konsulov, Kamburska, 1998]. Считается, что этот вид, как и прежний черноморский вселенец – *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865), мог быть случайно интродуцирован сюда из районов Западной Атлантики или Карибского региона с балластными водами судов [Bayha et al., 2004; Shiganova, Abysova, 2021]. Поскольку *B. ovata* является узкоспециализированным хищником, питающимся исключительно другими видами гребневику, в водах Атлантики его популяция обычно развивается по принципу обратной связи с популяциями жертв, особенно – *M. leidyi* [Kremer, 1994]. В Чёрном море натурализация *B. ovata* также сопровождалась значительным сокращением численности и биомассы *M. leidyi*, остановившим бескон-

трольную экспансию этого вида и способствовавшим восстановлению пелагической экосистемы до состояния близкого прежнему [Kideys, 2002; Finenko et al., 2003; 2006b].

В сезонной популяционной динамике *B. ovata* отчётливо выделяются два этапа: 1) летне-осеннее интенсивное развитие вслед за пиком биомассы *M. leidyi* в этот период года; 2) зимне-весеннее «угасание», когда голодающие особи в основной массе гибнут и гребневик практически исчезает из планктона [Shiganova et al., 2014; Finenko et al., 2018]. Несмотря на незначительные фенологические сдвиги во времени очередного появления яиц и взрослых особей, в 2000–2017 гг. популяция *B. ovata* находилась в достаточно стабильном состоянии, при котором пик размножения и роста гребневика обычно приходился на сентябрь – октябрь. При этом, с каждым годом биомасса *B. ovata* понемногу повышалась, в частности, в открытых районах моря – с 4 до 9 г м<sup>-2</sup> – в октябре 2005–2006 гг. [Аннинский, Тимофте, 2009; Mutlu, 2009] до 28 ± 4 г м<sup>-2</sup> – в

ноябре 2017 г. [Anninsky et al., 2022]. Однако, в октябре 2019 г. она значительно отклонилась от линии межгодового тренда, сократившись до  $<1 \text{ г м}^{-2}$ , что оказалось почти на два порядка ниже, чем в среднем за период 2005–2017 гг. (см. результаты этой статьи).

Такое её снижение, казалось бы, не имеющее видимых оснований, заставляет внимательнее оценить возможные причины и обстоятельства межгодовой количественной динамики *B. ovata* в Чёрном море. Это тем более важно в связи с огромной экологической значимостью данного вида для всей черноморской экосистемы. Ранее в подобных исследованиях было установлено, что в 2000–2011 гг. развитие *B. ovata* в северо-восточной части моря в основном контролировалось весенне-летней температурой морской воды (ТПМ), ветровой активностью и обилием зоопланктона, обеспечивающим сезонную экспансию планктофага *M. leidy* [Shiganova et al., 2014]. В экспериментах при наличии пищи и увеличении температуры до  $26 \text{ }^\circ\text{C}$  интенсивность нереста гребневика значительно возрастала [Луппова и др., 2011]. В то же время колебания солёности морской воды в пределах 13.5–18 PSU не имели существенного влияния на поведенческие реакции и распространение этого вида [Shiganova et al., 2001].

Цель настоящей работы: 1) исследовать тренды межгодовой изменчивости времени появления и срока активной жизни *B. ovata* в черноморском планктоне, а также интенсивности размножения, численности, биомассы и размерного состава популяции гребневика (ювенильных и взрослых особей) в период активной планктонной жизни; 2) определить вероятные драйверы популяционной динамики гребневика в этих условиях; 3) оценить сопряжённые экосистемные эффекты межгодовых флуктуаций количественного развития *B. ovata* и массовых представителей тепловодного мезозоопланктона Чёрного моря.

### Материал и методика

Исследования были проведены на основе двух массивов данных: 1) многолетнего (2000–2021 гг.) мониторинга за состоянием популяций желетелого макропланктона на внешнем шельфе Крыма, где пробы отбира-

ли ежемесячно (в зимне-весенний период) либо дважды в месяц (летом и осенью) на 3 станциях у Севастопольской бухты (глубины 50–70 м); 2) восьми научных рейсов НИС «Профессор Водяницкий» в северо-западных, центральных и северо-восточных районах Чёрного моря (№ 72, май 2013 г.; № 83, январь – февраль 2016 г.; № 84, апрель 2016 г.; № 86, июнь 2016 г.; № 89–90, октябрь 2016 г.; № 96, июль – август 2017 г.; № 98, ноябрь 2017 г.; № 110, октябрь 2019 г.).

Как правило, для количественного сбора желетелого макропланктона использовали сеть Богорова – Расса (входной диаметр 80 см, ячей сита 500 мкм), для мезопланктона – сеть Джеди (входной диаметр 36 см, ячей сита 112 мкм), которыми производили вертикальные ловы от дна либо нижней границы кислородной зоны ( $\sigma_t = 16.2$  – по данным гидрографического зонда CTD Sea Bird plus) до поверхности – в районах шельфа и глубоководной части моря, соответственно. Особей *B. ovata* длиной  $>5$  мм подсчитывали и измеряли с точностью до 1 мм непосредственно после вылова. Оставшуюся часть пробы, как и весь мезопланктон из сети Джеди, фиксировали 4%-м (V/V) раствором нейтрализованного формалина и обрабатывали позже в лабораторных условиях для оценки таксономического состава планктонных организмов, а также учёта яиц и ранних личиночных стадий *B. ovata*.

Массу тела этого, а также двух других видов гребневиков (*M. leidy* и *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776)) рассчитывали по линейно-весовым соотношениям, установленным для данных видов (табл.).

Таксономический состав, количество, а также возрастные стадии мезопланктонных организмов определяли в камере Богорова под микроскопом. Для перехода от длины к массе тела особей использовали размерно-весовые соотношения, рекомендованные для черноморского планктона [Alexandrov et al., 2014]. Содержание органического углерода ( $C_{\text{орг}}$ ) в сыром веществе тела гребневиков (1.33; 0.60 и 1.20  $\text{мг г}^{-1}$  – для *B. ovata*, *M. leidy* и *P. pileus*, соответственно) оценивали по общему органическому составу тканей этих видов [Аннинский, 1994; Anninsky et al., 2005].

**Таблица.** Зависимость массы тела особей (WW, мг) от их орально-аборальной длины (L, мм) у трёх видов гребневиков Чёрного моря

Вид	Уравнение	L, мм	r <sup>2</sup>	Ссылка
<i>Beroe ovata</i>	$WW = 0.85 L^{2.47}$	10–120	0.92	[Finenko et al., 2006b]
<i>Mnemiopsis leidy</i>	$WW = 1.31 L^{2.49}$	5–70	0.98	[Finenko et al., 2006b]
<i>Pleurobrachia pileus</i>	$WW = 0.682 L^{2.52}$	3–25	–	[Mutlu, Bingel, 1999]

В наших исследованиях мы придерживались ранее использованной классификации размерно-возрастного состава особей в популяции *B. ovata* [Shiganova et al., 2014]: к личинкам были отнесены экземпляры длиной 0.4–7.9 мм, ювенильным стадиям – 8.0–40.0 мм, и взрослым – >40 мм. Все полученные данные, имеющие отношение к межгодовой популяционной динамике этого гребневика, были проанализированы по следующим позициям: 1) времени появления яиц, личинок либо старших возрастных стадий *B. ovata* в планктоне; 2) сроку активной жизни особей в верхней эпипелагиали моря (по наличию в планктонных пробах); 3) средней суммарной численности яиц и личинок за период с июня по декабрь; 4) средней численности ювенильных и взрослых особей (>7.9 мм); 5) общей средней биомассе всех возрастных стадий; 6) средней длине особей при размерах тела >7.9 мм; 7) относительной численности крупных (размерами >40 мм) взрослых особей в период августа – декабря (%). Среднюю численность, биомассу и длину тела ювенильных и взрослых особей рассчитывали по данным двенадцати месяцев.

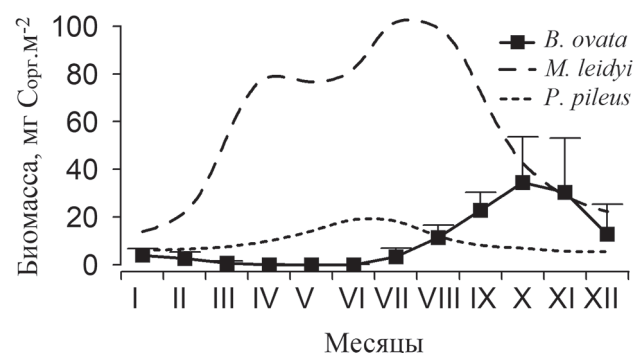
Сведения по межгодовой и сезонной динамике температуры морской воды поверхности моря были получены из открытых источников [Giovanni..., 2022].

Статистическая обработка данных (карт пространственного распределения, средних, линий трендов и регрессий) осуществлялась с использованием стандартного программного обеспечения Grapher 3 и Surfer 8 для Windows.

## Результаты

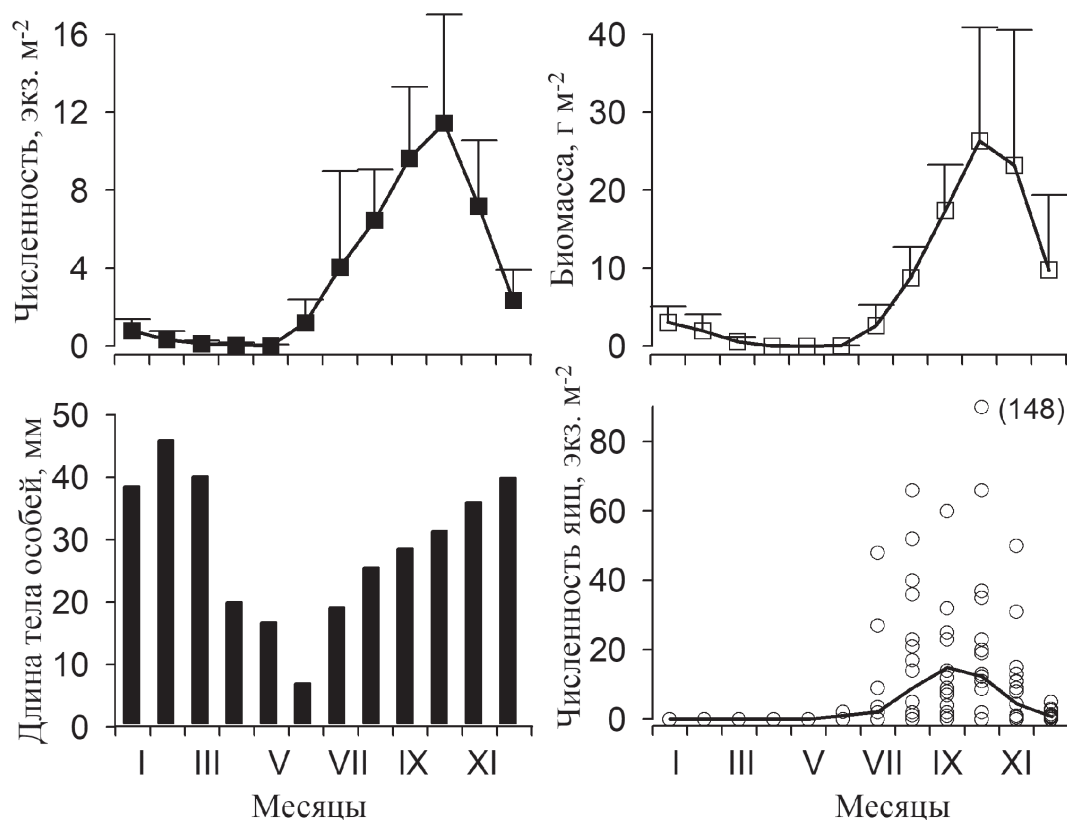
**Сезонная динамика.** Так как биомасса *B. ovata* в Чёрном море ежегодно формируется исключительно за счёт ассимилированной части популяций двух видов жертв

(*M. leidy* и *P. pileus*), её сезонная динамика тесно связана с циклами сезонного развития этих популяций. В большей мере это относится к *M. leidy*, который близок к *B. ovata* по своей термотолерантности и способен к существенной активизации соматического и генеративного роста в период сезонного потепления. Однако, поскольку пик биомассы *B. ovata* следует не только за соответствующим пиком *M. leidy*, но и таковым – *P. pileus*, и, последний вид нередко регистрируется среди жертв (в том числе и по другим, известным данным [Mutlu, 2009; Shiganova et al., 2014]), его также необходимо учитывать в оценках трофического баланса *B. ovata*. Согласно обобщённым данным, полученным на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг. (рис. 1), в единицах  $C_{орг.}$  доля биомассы *B. ovata* достигала 26%, если её оценивать относительно популяции *M. leidy*, или – немногим более 23% – если соотносить с изменениями биомассы двух видов гребневиков-планктофагов. Практически к таким же оценкам эффективности потребления пищи ( $K_1$ ) для *B. ovata* (24%) можно прийти, исходя из вероятной усвояемости жертв этим видом (80%) и 30% эффективности использования



**Рис. 1.** Среднегодовой ход сезонной динамики биомассы (мг  $C_{орг.}$  м<sup>-2</sup>) гребневиков *Beroe ovata*, *Mnemiopsis leidy* и *Pleurobrachia pileus* на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг. Вертикальные линии – стандартные ошибки средних.





**Рис. 2.** Сезонные изменения средней численности (экз. м<sup>-2</sup>), биомассы (г м<sup>-2</sup>), длины тела особей (мм) и численности яиц (экз. м<sup>-2</sup>) гребневика *Beroe ovata* на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг. Вертикальные линии – стандартные ошибки средних.

их органической массы на рост ( $K_2$ ), – как это часто принимается в экологических расчётах [Винберг, 1986].

Переломным периодом в сезонном развитии популяции *B. ovata* следует считать май и июнь, когда численность, биомасса и размеры особей минимальны, а в планктоне иногда наблюдаются редкие яйца либо личинки гребневика (рис. 2).

Однако, если в мае (2014 г.) единично встречались небольшие ювенильные особи (~ 13 мм), то в июне – лишь яйца и ранние личинки. Это даёт основание предположить, что каждый следующий год новое поколение начинало формироваться из яиц, выметанных мелкими особями, пережившими зиму. Наличие в море самих перезимовавших особей в начале лета не подтверждается фактологически и выглядело бы противоестественно в силу их возраста (6–8 месяцев). В пользу каким-то образом перезимовавших или появившихся яиц *B. ovata* на шельфе говорит то, что развитие его популяции ежегодно проходило в направлении от прибрежных районов моря

(где этого вида, а также гребневиков-планктофагов в холодный период года практически нет) к его открытой части. В то же время, *B. ovata* способен к половому размножению и на личиночной стадии развития (диссогонию), причём в экспериментах 6–8-миллиметровые личинки вымётывали до 6 яиц в сутки [Финенко, Дацык, 2016].

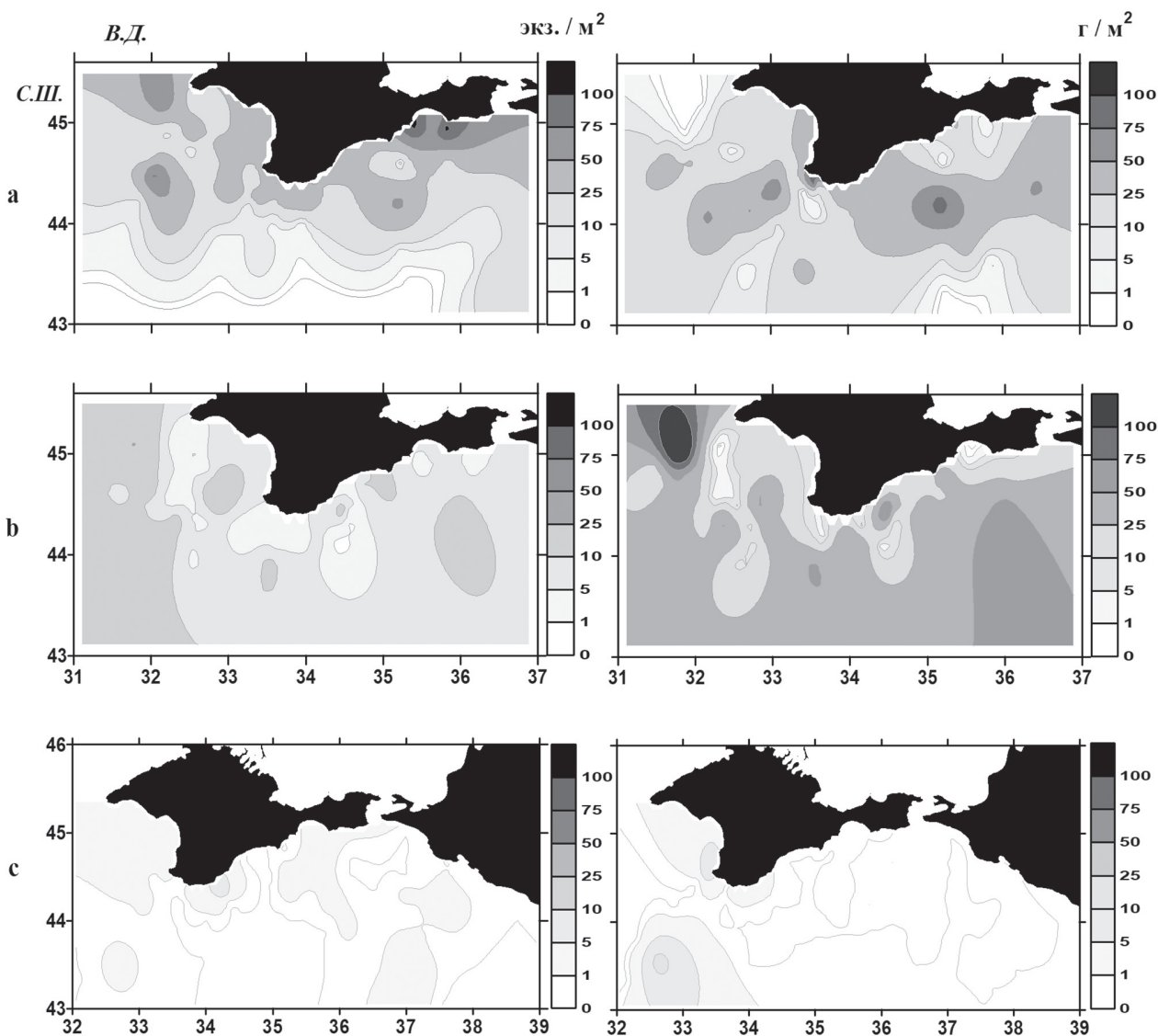
Пик вымета яиц у *B. ovata* чаще приходился на сентябрь – октябрь (см. рис. 2). В этот же период численность ювенильных и взрослых особей, как правило, достигала максимума. Однако пик биомассы гребневика, обычно смещался на октябрь – ноябрь, после чего она постепенно снижалась вплоть до минимальных значений – в июне следующего года.

**Распределение.** Характер пространственного распределения популяции *B. ovata*, находящейся на пике сезонного развития, претерпевал значительные межгодовые изменения, связанные с температурным режимом поверхностных вод, а также районом и временем появления гребневика в планктоне. Так,

в сентябре – октябре 2016 г. в шельфовых и глубоководных районах к северу от Крыма в популяции гребневика преобладали мелко размерные особи, находящиеся на личиночной (67%) либо постличиночной (30%) стадиях развития. Доля особей размерами более 40 мм не превышала 3%. Из-за большого количества личинок, численность *B. ovata* была выше в районах шельфа (до 112 экз. м<sup>-2</sup> – у Керченского полуострова), тогда как биомасса (в среднем – 22 г м<sup>-2</sup>) – сравнительно выше с удалением в глубоководные районы, вплоть до периферии восточного циклонического круговорота (рис. 3). Ближе к его центральной части этот вид встречался реже, а его биомасса снижалась.

В ноябре 2017 г. распределение гребневика было более однородным, при этом, по сравнению с 2016 г., численность особей по-

всеместно сократилась ( $p < 0.05$ ). Доля личинок уменьшилась вдвое (до 33%), а ювенильных стадий и взрослых увеличилась в 2–5 раз (до 57 и 10%, соответственно). Вследствие того, что в своём большинстве особи в 2017 г. были в 1.5 раза крупнее (25–40 мм), чем годом ранее (12–28 мм), их общая биомасса выросла до 27–28 г м<sup>-2</sup>. Причём, при относительно более плотных скоплениях гребневика в районах Севастопольского и Крымского антициклонических вихрей, основная часть популяции *B. ovata* сместилась осенью этого года дальше в глубоководную часть моря, где биомасса гребневинок-планктофагов была в среднем более высокой ( $23 \pm 5$  и  $43 \pm 3$  г м<sup>-2</sup> – *M. leidy* и *P. pileus*, соответственно), чем на шельфе ( $17 \pm 5$  и  $22 \pm 8$  г м<sup>-2</sup>, соответственно) [Anninsky et al., 2022].



**Рис. 3.** Распределение численности (экз. м<sup>-2</sup>) и биомассы (г м<sup>-2</sup>) гребневика *Beroe ovata* в центральных районах Чёрного моря в сентябре – октябре 2016 г. (а), ноябре 2017 г. (б) и октябре 2019 г. (с).

В октябре 2019 г. популяция *B. ovata* была представлена лишь единично встречающимися яйцами, личинками и редкими ювенильными экземплярами (длиной до 37 мм), распределёнными мозаично. Их общая численность в среднем не превышала 1 экз.  $\text{м}^{-2}$ , а биомасса составляла  $1.1 \pm 0.8 \text{ г м}^{-2}$  – на внешнем шельфе и  $0.3 \pm 0.2 \text{ г м}^{-2}$  – в глубоководных районах моря.

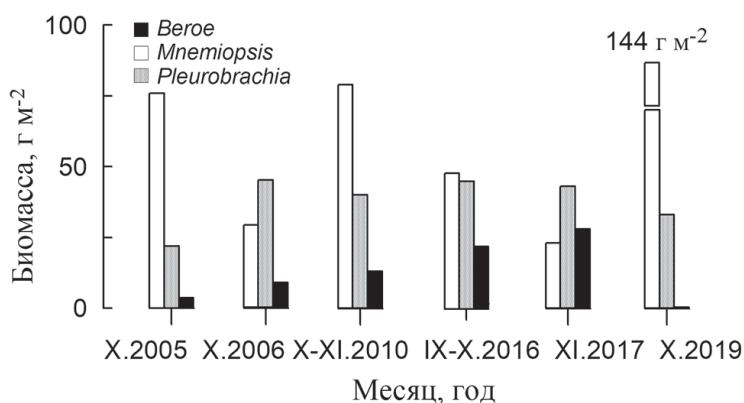
**Межгодовая динамика.** В сравнении с аналогичными данными 2017 г. [Anninsky et al., 2022], биомасса *B. ovata* в глубоководной части моря в 2019 г. сократилась почти на два порядка (рис. 4.). Более того, она оказалась ниже не только уровня осени 2017 г., но и 2016 [Аннинский и др., 2019а], 2010 [Anninsky et al., 2013], 2006 [Mutlu, 2009] и 2005 гг. [Аннинский, Тимофте, 2009]. Таким образом, популяция приблизилась к состоянию более характерному для начального периода инвазии этого вида в Чёрное море (в конце 1990-х гг.). Это имело обратный эффект на такого планктофага, как *M. leidy*, биомасса которого возросла в октябре 2019 г. до  $144 \text{ г м}^{-2}$ , однако в целом, строгой сопряжённости в межгодовых изменениях биомассы *B. ovata* и биомассы его жертв в глубоководной части моря нами не выявлено ( $p > 0.05$ ).

Тенденция к повышению биомассы *B. ovata* в районах глубоководной эпипелагиали в период с 2005 по 2017 г. (рис. 5 е.) не нашла подтверждения в исследованиях на шельфе. Здесь размах межгодовых колебаний биомассы значительно превышал её возможное системное изменение (позитивное, либо не-

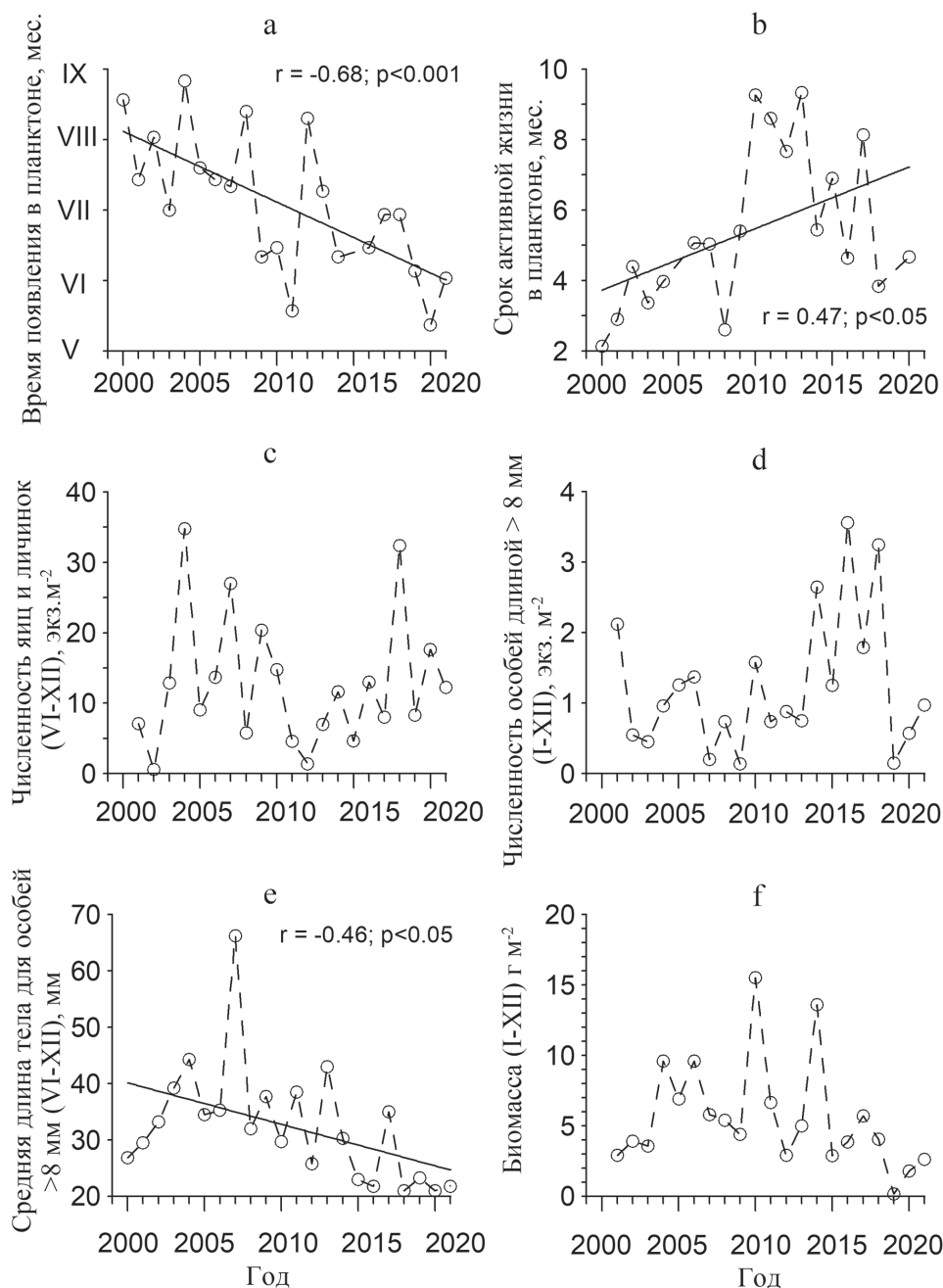
гативное). Наиболее значительные по амплитуде пики биомассы *B. ovata* наблюдались на шельфе в 2010 и 2014 гг.

В межгодовой динамике численности яиц и личинок, и взятых отдельно последующих возрастных стадий *B. ovata* на шельфе (рис. 5 с, d.), мы также не нашли ( $p > 0.05$ ) закономерных изменений. Причём, пики численности яиц и личинок, как правило, не совпадали с пиками численности более крупных особей (исключение – 2018 г.), а вместе они не соответствовали пиковым значениям биомассы. Это может указывать на некоторую разобщённость процессов соматического и генеративного роста гребневика, в основном связанную с обычно поздним созреванием особей и быстрым изменением их обеспеченности пищей из-за резкого сокращения численности жертв под влиянием хищничества. Кроме того, есть вероятность выедания в море яиц и личинок *B. ovata* хетогнатой *Parasagitta setosa* (J. Müller, 1847), и, хотя данное явление пока не было подтверждено экспериментально, довольно сильная негативная тенденция ( $r = -0.49$ ;  $p > 0.05$ ) между её биомассой и их численностью была отмечена по данным 2004–2014 гг.

Вместе с тем, следующие явления межгодовой популяционной динамики *B. ovata* были подтверждены статистически: 1) время появления гребневика в планктоне сместилось с августа – сентября в начале 2000 гг. на июнь – июль в 2014–2021 гг. ( $r = -0.68$ ;  $p < 0.001$ ) (рис. 5 а); 2) срок активной жизни этого вида в планктоне возрос за 20-летний период в среднем с четырёх до 7–8 месяцев



**Рис. 4.** Межгодовая динамика биомассы ( $\text{г м}^{-2}$ ) гребневиков *Beroe ovata*, *Mnemiopsis leidy* и *Pleurobrachia pileus* в районах глубоководной части Чёрного моря в осенние месяцы 2005–2019 гг.



**Рис. 5.** Межгодовая динамика времени появления (а) и срока активной жизни (б) *Beroe ovata* в планктоне (мес.), а также численности различных размерно-возрастных стадий (экз. м<sup>-2</sup>) (с, d), средней длины тела ювенильных и взрослых особей (мм) (е) и биомассы (ф) гребневика (г м<sup>-2</sup>) в районах внешнего шельфа Чёрного моря в 1999–2021 гг.

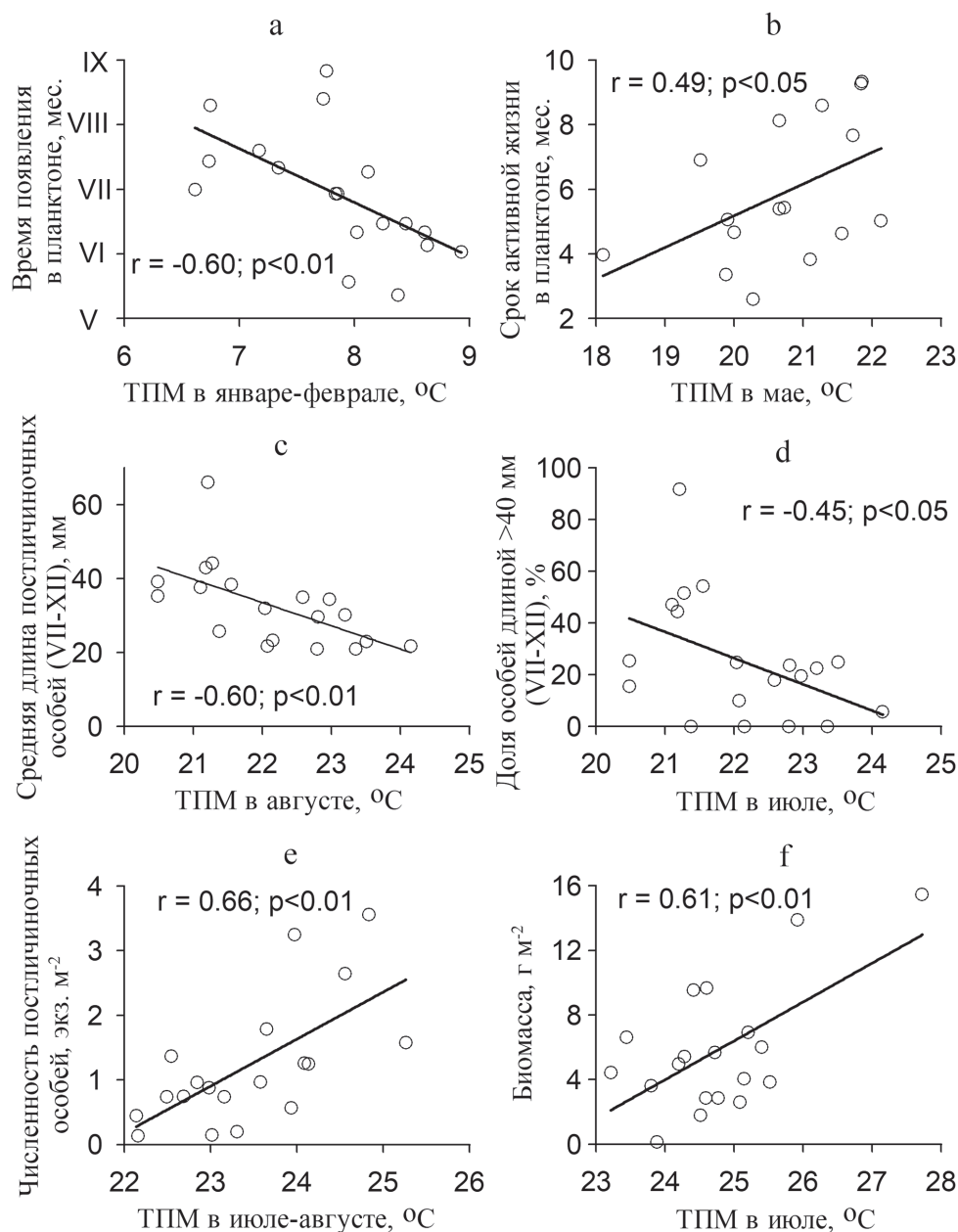
( $r = 0.47$ ;  $p < 0.05$ ) (рис. 5 б); 3) средняя длина тела у особей размерами  $>7.9$  мм в июне – январе сократилась за этот период с 40 до 20–25 мм ( $r = -0.46$ ;  $p < 0.05$ ) (рис. 5 е).

Эти и некоторые другие эффекты популяционной динамики *B. ovata* оказались во многом связаны с температурным режимом моря, влияющим на гребневика прямо, либо опосредовано (рис. 6).

Выделяются три сезонных периода, которые по своим температурным условиям были

наиболее значимыми для развития популяции.

Первый период – начало года (январь – февраль), когда активизируется (холодные зимы), либо ослабевает (тёплые зимы) конвективное перемешивание водных масс в верхней эпипелагиали. Поступление биогенных элементов в фотическую зону моря при интенсивном водообмене приводит к увеличению в ней концентрации хлорофилла и в конечном счёте, вероятно, росту общей про-



**Рис. 6.** Влияние температуры поверхности моря (ТПМ, °С) на время появления (мес.) (а) и срок активной жизни (мес.) (б) *Beroe ovata* в планктоне, а также длину тела (мм) ювенильных и взрослых особей (с), долю (%) взрослых особей в популяции (д), общую численность (экз. м<sup>-2</sup>) (е) и биомассу (г м<sup>-2</sup>) (ф) гребневика на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2021 гг.

дуктивности зоопланктона, либо продуктивности отдельных видов. Однако, в годы с более высокой температурой поверхности моря (ТПМ) гребневик обычно появлялся в планктоне раньше (в июне – июле), чем в годы с низкой ТПМ ( $r = -0.60$ ;  $p < 0.01$ ) (рис. 6 а). В тоже время, не обнаружено сколь-нибудь заметного влияния ТПМ в зимние месяцы на прочие характеристики популяционной динамики *B. ovata*.

Второй важный для *B. ovata* период – весенний, с большей вероятностью приходя-

щий на май ( $r = 0.49$ ;  $p < 0.05$ ), либо апрель – май ( $r = 0.45$ ;  $p < 0.1$ ). Быстрому росту ТПМ в мае (с последующим, более ранним и сильным развитием зоопланктона и гребневиков-планктофагов) обычно сопутствовало удлинение срока активной планктонной жизни *B. ovata* в поверхностном слое моря (рис. 6 б). Очевидно, что этот период года не менее важен и для *M. leidyi*, популяция которого при температуре близкой к 16 °С начинает интенсивно размножаться и расти, со временем достигая пика сезонной экспансии. Вместе



с тем первые личинки у *M. leidy* и *B. ovata*, по-видимому, появляются асинхронно: у последнего вида всегда с некоторым отставанием, иногда значительным.

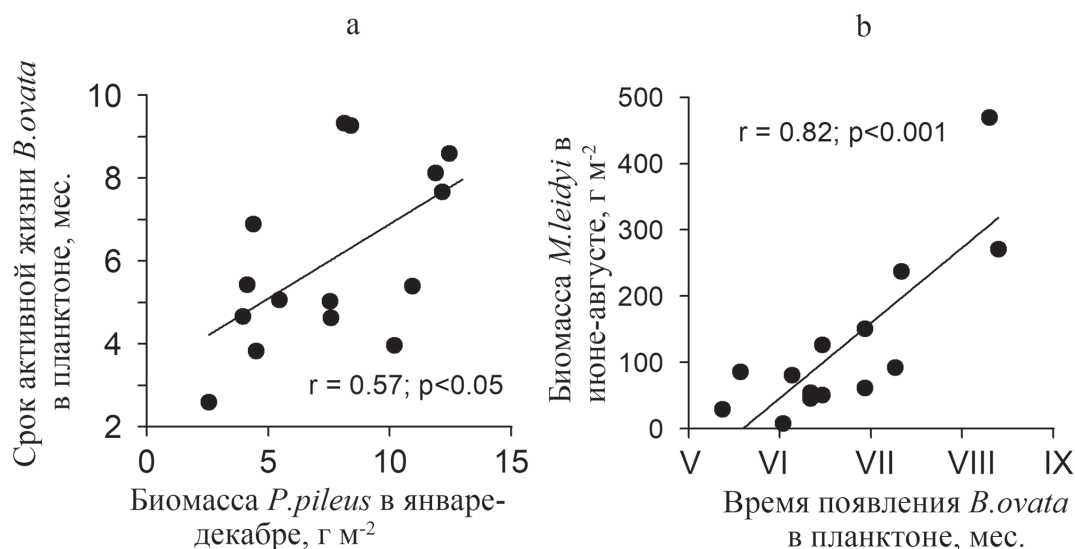
Третий период – летний, связанный с прогреванием моря в июле – августе (рис. 6 с – f). Повышение ТПМ в июле способствовало измельчению особей в популяции, снижению в ней доли взрослых экземпляров ( $r = -0.45$ ;  $p < 0.05$ ), но в то же время – росту общей биомассы гребневика ( $r = 0.61$ ;  $p < 0.01$ ). На численность поздних возрастных стадий в большей мере влияла ТПМ в июле – августе ( $r = 0.66$ ;  $p < 0.01$ ), а на размеры этих особей – ТПМ в августе ( $r = -0.60$ ;  $p < 0.01$ ).

Хотя нельзя исключить, что отчасти такой характер зависимости *B. ovata* от температуры мог быть обусловлен её влиянием на популяции жертв, на статистически значимом уровне сопряжённость популяционной динамики этого вида и гребневиков-планктофагов была подтверждена лишь в двух случаях. Установлено ( $r = 0.57$ ;  $p < 0.05$ ), что срок активной жизни *B. ovata* в планктоне не был связан с состоянием популяции *M. leidy* в летние месяцы, а зависел в основном от биомассы холодноводного гребневика *P. pileus* (рис. 7 а).

При увеличении среднегодовой биомассы последнего от 3 до 13 г м<sup>2</sup> срок активной планктонной жизни *B. ovata* возрастал с 4 до 8 месяцев. При этом, чем раньше *B. ovata*

появлялся в планктоне, тем ниже была биомасса *M. leidy* в летние месяцы ( $r = 0.82$ ;  $p < 0.001$ ) (рис. 7 б). Очевидно, что обратное утверждение (то есть допущение того, что низкая биомасса, а значит и позднее развитие *M. leidy* – причина ранней сезонной экспансии *B. ovata*) лишено смысла. Следовательно, время появления *B. ovata* в планктоне зависело не столько от популяционной динамики *M. leidy*, сколько от теплового, либо гидрологического режима шельфовых вод в весенне-летний период года. Возможно, районы шельфа, обеспечивающие зимне-весеннюю выживаемость *B. ovata* и высокую интенсивность раннелетнего воспроизводства *M. leidy* не всегда совпадали по своим локациям, что и создало временные лаги в этих процессах. В дальнейшем межпопуляционные отношения обоих видов отличались по своему характеру от монотонной динамики, так как развивались на основе диспропорциональных отношений «хищник – жертва»: вслед за нарастанием биомассы *M. leidy* происходил её рост у *B. ovata*, хищничество которого приводило к быстрому сокращению популяции первого вида до минимального уровня.

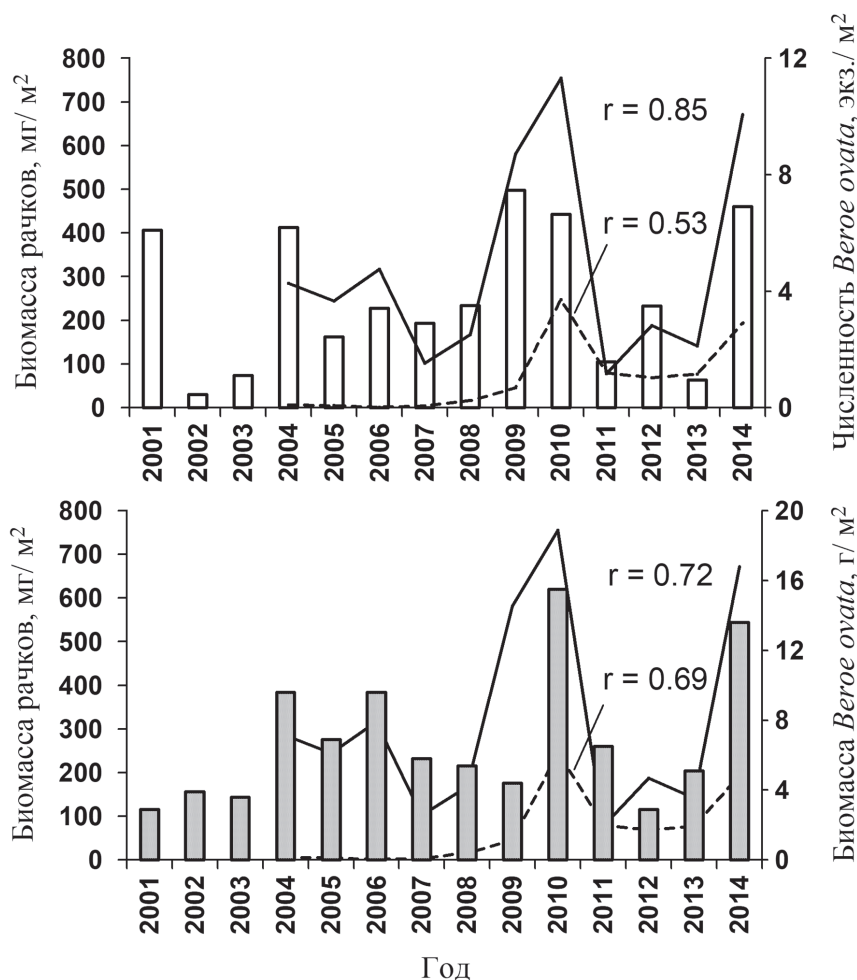
Из-за многократного снижения биомассы и ослабления трофического пресса *M. leidy* на зоопланктон в первую половину осени, когда температура морской воды ещё оставалась вполне благоприятной для развития тепловодных видов, биомасса некоторых из них



**Рис. 7.** Связь между среднегодовой биомассой *Pleurobrachia pileus* и сроком активной жизни (мес.) *Beroe ovata* в планктоне (а), а также временем появления *B. ovata* (мес.) и биомассой *Mnemiopsis leidy* в летние месяцы на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2021 гг. (б).

в этот период могла повышаться. Причём, чем сильнее развивалась популяция *B. ovata* к осени, тем успешнее удавалось контролировать этому хищнику гребневиков-планктофагов, вызывая опосредованные эффекты количественного роста (bottom-up) в сообществе мезопланктона. Очевидным следствием этих процессов можно считать межгодовую зависимость биомассы кладоцеры *Penilia avirostris* (Dana, 1849) от численности ( $r = 0.85$ ;  $p < 0.001$ ) и биомассы ( $r = 0.72$ ;  $p < 0.01$ ) *B. ovata* на шельфе, а также, возможно, несколько более слабую аналогичную зависимость ( $r = 0.53$  и  $0.69$ , соответственно) для циклопидной копеподы *Oithona davisae* (Ferrari and Orsi, 1984) (рис. 8). Оба этих вида – тепловодные, обычно достигающие пика обилия в июле-августе (*P. avirostris*) и августе – ноябре (*O. davisae*) [Серёгин, Попова, 2016]. Однако, на то, что межгодовые колебания биомассы у *P. avirostris* связаны в основном с влиянием *B.*

*ovata*, указывает более тесная связь биомассы рачка именно с гребневиком, а не с ТПМ в июле ( $r = 0.36$ ;  $p > 0.05$ ), либо июле – августе ( $r = 0.57$ ;  $p > 0.05$ ). Аналогичные выводы были сделаны и по результатам ранних исследований [Shiganova et al., 2001]. Среди возможных причин этого явления может быть и то, что *Penilia avirostris* питается в основном нанофлагеллятами [Atienza et al., 2006], интенсивно развивающимися в среде, обогащённой нестойкими органическими соединениями, и выделение слизи желетелым макропланктоном, в том числе и *B. ovata*, несомненно способствует улучшению трофических условий существования этого рачка [Shiganova et al., 2019]. В то же время для *O. davisae* подобное явление пока не нашло подтверждения, поскольку межгодовая динамика биомассы этого вида сильнее зависела от ТПМ в июле ( $r = 0.66$ ;  $p < 0.05$ ) или июле – августе ( $r = 0.70$ ;  $p < 0.05$ ).



**Рис. 8.** Зависимость межгодовой динамики биомассы рачков *Oithona davisae* (пунктир) и *Penilia avirostris* (сплошная линия) от численности (светлые столбцы) и биомассы (тёмные столбцы) гребневика *Beroe ovata* на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг.

## Обсуждение результатов

Изменения в сезонной цикличности *M. leidy*, а также температурные условия *a priori* принимались за основные внешние факторы, контролирующие популяционную динамику *B. ovata* в Чёрном море [Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2003; Anninsky et al., 2005]. В специальных исследованиях было установлено, что особенно сильное влияние на *B. ovata* оказывает температура морской воды в весенние месяцы, когда её повышение во многом определяет масштабы и интенсивность развития зоопланктона и, соответственно, – *M. leidy*, в новый вегетационный период. При этом из-за продолжающегося потепления время появления *B. ovata* в планктоне в последние годы смещалось ближе к маю, в результате чего этот вид мог быстрее подавлять популяцию *M. leidy*, не давая ей достичь высокой численности и биомассы летом [Shiganova et al., 2014]. Позже в перечень наиболее значимых для *B. ovata* внешних факторов была включена также ТПМ в июле – августе, характеризующая условия возможного развития тепловодного комплекса организмов, в том числе *M. leidy*, в каждом году [Shiganova et al., 2018].

Наши исследования, проведённые в другой части черноморского шельфа и за более длительный период времени, в целом согласуются с этими данными, и, кроме того, дополняют и детализируют их. Установлено, что относительно начала 2000 г. *B. ovata* не только стал раньше появляться в планктоне, но и дольше в нём находиться. Средние размеры и масса тела особей за последние 20 лет значительно сократились. Межгодовые флуктуации численности яиц, личинок и поздних возрастных стадий развития, а также биомассы *B. ovata* не имеют временного тренда изменчивости и большей частью объяснимы влиянием внешних факторов на сезонную динамику популяции самого гребневика и популяций его потенциальных жертв. С учётом специфического хищничества щетинко-челюстных [Casanova et al., 2012; Аннинский и др., 2019б] и негативной связи между их биомассой и численностью яиц и личинок *B. ovata*, нельзя исключить выедания этих возрастных стадий хетогнатой *P. setosa*. На ход

популяционной динамики *B. ovata* влиял не только режим прогревания моря в апреле – мае и июле – августе [Shiganova et al., 2018], но и выхолаживание вод в январе – феврале. В годы, отличающиеся мягкой зимой (2011, 2019–2021 гг.), гребневик появлялся в планктоне раньше. Срок активной планктонной жизни *B. ovata* оказался зависим в основном от ТПМ в мае, а также биомассы *P. pileus*. Связь между длительностью нахождения *B. ovata* в планктоне и биомассой *P. pileus* подтверждает возрастающую вероятность его потребления первым видом при низкой численности *M. leidy* [Mutlu, 2009].

Анализ многочисленных данных, касающихся реакции популяций пойкилотермных организмов на глобальное потепление последних лет показал, что наряду со смещением ареалов видов в сторону высоких широт, а также сезонных сдвигов жизненного цикла, уменьшение размеров тела может быть третьей универсальной реакцией [Daufresne et al., 2009]. Соответственно, отмеченный нами факт постепенного сокращения размеров и массы тела особей в популяции *B. ovata* за последние годы, по-видимому, также следует рассматривать в ряду экологических эффектов регионального потепления [Новикова, Полонский, 2018; Видничук, Коновалов, 2021; Гинзбург и др., 2021]. Подтверждением этого можно считать и мелкоразмерный состав особей в популяции *B. ovata* из тёплых Азовского и Каспийского морей, где крупные экземпляры гребневика редко достигали длины более 20 мм [Vostokov et al., 2021]. Аналогичным образом изменилась и структура популяции *M. leidy* в этих морях [Ivanov et al., 2000; Kideys et al., 2005; Finenko et al., 2006a]. Вместе с тем, есть также аргументы в пользу того, что основным фактором, влияющим на размеры *M. leidy* в евразийских морях является солёность этих водоёмов: в морях с низкой солёностью (Азовское, Балтийское, Каспийское) особи обычно мельче, чем в морях с более высокой солёностью (Чёрное, Мраморное, Средиземное и др.), хотя известны и исключения [Shiganova, 2020]. Вероятно, что размеры *B. ovata* в популяциях Азовского и Каспийского морей также снизились в основном из-за низкой солёности морской воды,

однако это не объясняет, почему при сохраняющемся постоянстве солёности в Чёрном море особи этого вида стали значительно мельче в последние годы. Не объясняют этого и межгодовые вариации в биомассе потенциальных жертв, во всяком случае, статистически значимой связи между размерами *B. ovata* и биомассой *M. leidy* в тех же районах внешнего шельфа (по данным 2003–2021 гг.) нами не было выявлено ( $p > 0.05$ ).

Степень прогревания поверхностной эпипелагиали Чёрного моря в июле – августе была наиболее значимым абиотическим фактором, прямо либо опосредовано влиявшим на развитие популяции *B. ovata* в каждом году. Зависимость от летней температуры подтверждена для численности, биомассы, средней длины и доли особей в популяции гребневика, достигших половозрелости. Из-за относительно слабого прогревания моря в июле 2019 г. (до 23.9 °C), вполне вероятным ( $r = 0.61$ ) было и некоторое снижение биомассы *B. ovata* в осенние месяцы (см. рис. 6 f). Вместе с тем, его популяция пострадала сильнее, чем следовало ожидать (3.68 г м<sup>-2</sup>) согласно этой зависимости ( $Y = 2.40 X - 53.68$ , где  $Y$  – биомасса *B. ovata*, г м<sup>-2</sup>;  $X$  – ТПМ в июле, °C), и на сезонный цикл гребневика повлияли также какие-то другие внешние факторы.

Для *B. ovata*, чьё развитие в море в небольшой степени контролируется условиями выживания в зимний период (часто малоактивные особи опускаются до нижней границы оксиклина или ложатся на дно на меньших глубинах [Shiganova et al., 2003; Mutlu, 2009]), могло иметь значение продолжающееся повышение температуры в холодном промежуточном слое (до >8 °C), а также снижение в нём концентрации кислорода (до 65–75% насыщения) [Видничук, Коновалов, 2021]. Другим немаловажным обстоятельством могли быть жёсткие трофические условия, сформировавшиеся для *B. ovata* из-за крайне слабой активности размножения и, соответственно, низкой численности молоди *M. leidy* (в среднем, менее 10 экз. м<sup>-2</sup>). Если *B. ovata* в большей мере склонен к потреблению соразмерных жертв [Луппова и др., 2011], чем принято считать [Востоков и др., 2001, Vostokov et al., 2021], то малочисленная молодь *M. leidy* не

обеспечивала должного развития новых генераций *B. ovata* в 2019 г. Очевидно, требуются дополнительные специальные эксперименты, чтобы достичь полной ясности по этому вопросу.

### Заключение

Беспрецедентное сокращение численности и биомассы гребневика *Beroe ovata* в Чёрном море в 2019 г., казалось бы, не имеющее под собой особых экологических оснований, выявило определённые пробелы в нашем понимании сезонных и межгодовых флуктуаций популяционной динамики у этого вида. Анализ ряда параметров популяции вселенца на внешнем шельфе Севастопольской бухты за 20-летний период показал, что в последние годы яйца и личинки гребневика стали появляться в планктоне уже в июне – июле (а не августе – сентябре, как обычно ранее), срок его активной пелагической жизни возрос с четырёх до 7–8 месяцев, а средняя длина тела у ювенильных и взрослых особей в июне – январе уменьшилась с 40 до 20–25 мм. В то же время, в межгодовых колебаниях численности яиц, личинок и постличиночных возрастных стадий развития, а также биомассы *B. ovata* не обнаружено однозначного временного тренда. Выделяются три сезонных периода, которые по своим температурным условиям были наиболее значимыми для развития популяции: январь – февраль, апрель – май и июль – август. Высокая температура морской воды в июле – августе приводила, в конечном счёте, к увеличению численности и биомассы *B. ovata*, а также уменьшению средних размеров особей в популяции. В годы с мягкой зимой (2011, 2019–2021 гг.) гребневик появлялся в планктоне раньше. Срок активной планктонной жизни *B. ovata* зависел в основном от прогревания моря в мае, а также биомассы такого холодноводного вида, как *P. pileus*. Есть определённая асинхронность в ежегодном развитии популяций *B. ovata* и *M. leidy*. Однако, раннее появление *B. ovata* в планктоне позволяло этому виду быстрее подавлять популяцию *M. leidy*, не давая ей достичь высокой численности и биомассы летом. Позитивным следствием хищничества *B. ovata* на гребневиках-планктофагах мож-



но считать увеличение биомассы кладоцеры *P. avirostris* на шельфе моря в позднелетний период.

### Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» НИОКТР номер гос. регистрации 121041400077-1.

### 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.

- Аннинский Б.Е. Состав органического вещества медузы *Aurelia aurita* и двух видов гребневиков Чёрного моря // Биология моря. 1994. Т. 20. № 4. С. 291–295.
- Аннинский Б.Е., Игнатъев С.М., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Чёрного моря: распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности // Морской биологический журнал. 2019а. Т. 4. № 3. С. 3–14.
- Аннинский Б.Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 1. С. 17–31.
- Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Сцифомедуза *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) в Чёрном море: влияние внешних факторов на элиминацию биомассы. Современное состояние водных биоресурсов: Материалы 5-й международной конференции / Под ред. Е.В. Пищенко, И.В. Морози. Новосибирск: НГАУ, 2019б. С. 56–58.
- Видничук А.В., Коновалов С.К. Изменение кислородного режима глубоководной части Чёрного моря за период 1980–2019 годы // Морской гидрофизический журнал. 2021. Т. 37. № 2. С. 195–206.
- Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель. 1986. С. 20–62.
- Востоков С.В., Арашкевич Е.Г., Дриц А.В., Лукашев Ю.Ф. Эколого-физиологические характеристики гребневика *Beroe ovata* в прибрежной зоне Чёрного моря: численность, биомасса, размерная характеристика популяции, поведение, питание, метаболизм // Океанология. 2001. Т. 41. № 1. С. 109–115.
- Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Серых И.В., Лебедев С.А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Чёрного и Азовского морей (1980–2020 гг.) // Океанология. 2021. Т. 61. № 6. С. 900–912.
- Луппова Н.Е., Арашкевич Е.Г., Косьян А.Р. Размножение гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroidea) в Чёрном море: плодовитость, развитие яиц, питание и рост его личинок в зависимости от условий обитания // Комплексные исследования Чёрного моря. / Под ред. Н.В. Есина, Б.С. Ломазова. М.: Научный мир, 2011. С. 53–54.
- Новикова А.М., Полонский А.Б. Междесятилетняя изменчивость температуры поверхности и холодного промежуточного слоя в Чёрном море // Системы контроля окружающей среды. 2018. № 14. С. 110–115.
- Серавин Л.Н., Шиганова Т.А., Луппова Н.Е. История изучения гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroidea) и некоторые особенности строения его черноморского представителя // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 10. С. 1193–1200.
- Серёгин С.А., Попова Е.В. Многолетняя динамика численности копеподы-вселенца *Oithona davisae* в прибрежных водах Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 3. С. 90–100.
- Финенко Г.А., Дацык Н.А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: В 3-х т. Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / Под общ. ред. А.В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319.
- Alexandrov B., Arashkevch E., Gubanova A., Korshenko A. Black Sea Monitoring Guidelines – Mesozooplankton // EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Final draft. October 2014. P. 1–31.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Abolmasova G.I., Hubareva E.S., Svetlichny L.S., Bat L., Kideys A.E. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2005. Vol. 85. No. 3. P. 549–561.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Dazyk N.A., Hubareva E.S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years // Mediterranean Marine Science. 2022. Vol. 23. No. 3. P. 460–472.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Ignatyev S.M. Gelatinous macroplankton in the Black Sea in the autumn of 2010 // Oceanology. 2013. Vol. 53. No. 6. P. 676–685.
- Atienza D., Saiz E., Calbet A. Feeding ecology of the marine cladoceran *Penilia avirostris*: Natural diet, prey selectivity and daily ration. // Marine Ecology Progress Series. 2006. Vol. 315. P. 211–220.



- Bayha K.M., Harbison G.R., McDonald J.H., Gaffney P.M. Preliminary investigation on the molecular systematics of the invasive ctenophore *Beroe ovata* // In: Dumont H., Shiganova T.A., Niermann U., eds. Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. Dordrecht: Springer, 2004. P. 167–175.
- Casanova J.P., Barthélémy R.M., Duvert M., Faure E. Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs // *Hypotheses in the Life Sciences*. 2012. Vol. 2. Iss. 1. P. 20–29.
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106. Iss. 31. P. 12788–12793.
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the in-shore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak // *Russian Journal Biological Invasions*. 2018. Vol. 5. No. 1. P. 86–93.
- Finenko G.A., Kideys A., Anninsky B.E., Shiganova T.A., Roohi A., Tabari M., Rostamian M., Rostami H. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: Feeding, respiration, reproduction and impact on zooplankton community // *Marine Ecology Progress Series*. 2006a. Vol. 314. P. 171–185.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. Anninsky B.E., Pavlovskaya T.V., Bat L., Kideys A. Ctenophores-Invasers and Their Role in the Trophic Dynamics of the Planktonic Community in the Coastal Regions off the Crimean Coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay) // *Okeanologiya*. 2006b. Vol. 46. No. 4. P. 507–517.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. Anninsky B.E., Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Bat L., Kideys A.E. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on planktonic community in Sevastopol Bay of the Black Sea // *Journal of Plankton Research*. 2003. Vol. 25. No. 5. P. 539–549.
- Giovanni. The Bridge Between Data and Science // (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>). Проверено 15.07.2022 г.
- Ivanov P.I., Kamakim A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) // *Biological Invasions*. 2000. Vol. 2. P. 255–258.
- Kideys A. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science*. 2002. Vol. 297. P. 1482–1484.
- Kideys A., Roohi A., Bagheri S. Impact of invasive ctenophores on the fisheries of the Black Sea and Caspian Sea // *Oceanography*. 2005. Vol. 18. No. 2. P. 32–42.
- Konsulov A.S., Kamburska L.T. Ecological determination of the new Ctenophora *Beroe ovata* invasion in the Black Sea // *Oceanology* (Bulgaria). 1998. Vol. 2. P. 195–198.
- Kremer P. Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in US coastal waters: a comparative overview. ICES // *Journal of Marine Science*. 1994. Vol. 51. P. 347–354.
- Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches // *Marine Biology*. 2009. Vol. 156. P. 935–957.
- Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // *Marine biology*. 1999. Vol. 135. P. 589–601.
- Shiganova T.A. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian seas // *Marine Pollution Bulletin*. 2020. Vol. 161: 111737.
- Shiganova T.A., Abyzova G.A. Revision of Beroidae (Ctenophora) in the southern seas of Europe: systematics and distribution based on genetics and morphology // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2021. Vol. 194. No. 1. P. 297–322.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Moskalenko L., Nival P. Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* // *Ecological Modelling*. 2018. Vol. 376. P. 1–14.
- Shiganova T.A., Bulgakova Y.V., Volovik S.P., Mirzoyan Z.A., Dudkin S.I. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea. In *Jellyfish blooms: ecological and societal importance*. Springer, Dordrecht. 2001. P. 187–197.
- Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations // *Marine Ecology Progress Series*. 2014. Vol. 507. P. 111–123.
- Shiganova T.A., Mikaelyan A.S., Moncheva S., Stefanova K., Chasovnikov V.K., Mosharov S.A., Mosharova I.N., Slabakova N., Mavrodieva R., Stefanova E., Zasko D.N., Dzhurova B. Effect of invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* on low trophic webs of the Black Sea ecosystem // *Marine Pollution Bulletin*. 2019. Vol. 141. P. 434–447.
- Shiganova T.A., Musaeva E.I., Bulgakova Y.V., Mirzoyan Z.A., Martynyuk M.L. Invaders ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the pelagic ecosystem of Northeastern Black Sea // *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 2003. Vol. 30. No. 2. P. 180–190.
- Vostokov S.V., Gadzhiev A.A., Vostokova A.S., Rabazanov N.I. The ctenophore *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea. The beginning of a new stage in the evolution of the Caspian ecosystem? // *South of Russia: ecology, development*. 2021. Vol. 15. No. 4. P. 21–35.

# INTERANNUAL POPULATION DYNAMICS OF THE CTENOPHORE *BEROE OVATA* BRUGUIÈRE, 1789 AT THE OUTER SHELF OF SEVASTOPOL BAY OF THE BLACK SEA

©2023 Anninsky B.E.\*, Finenko G.A.\*\*\*, Datsyk N.A.\*\*\*

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

e-mail: \*anninsky\_b@mail.ru, \*\*gfinenko@gmail.com, \*\*\*dacikn@yandex.ru

Based on the results of cruises and long-term monitoring at the outer shelf of Sevastopol Bay, the interannual dynamics of the state of the population of the alien ctenophore *Beroe ovata* in the Black Sea for 2000–2021 was analyzed. It was established that in recent years the ctenophore was found in plankton earlier than usual, the period of its active pelagic life increased to 7–8 months, and the body length in juveniles decreased from 40 to 20–25 mm. Three seasonal periods are distinguished, which, due to their temperature conditions, were especially significant for the species: January – February, April – May and July – August. The high temperature of sea water in July – August usually contributes to an increase in abundance and biomass of the ctenophore, as well as a decrease in the average size. The period of active life of *B. ovata* depends on the warming of the sea in May, as well as on the biomass of *Pleurobrachia pileus*. *B. ovata* early appearance leads to faster suppression of *Mnemiopsis leidyi*, preventing it from reaching a high abundance and biomass in summer.

**Keywords:** Black Sea, invasive species, *Beroe ovata*, seasonal changes, spatial distribution, interannual biomass dynamics, temperature effect.

# ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ И ОПЫТ РЕГУЛИРОВАНИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТРАНСГЕННЫХ ОРГАНИЗМОВ В АКВАКУЛЬТУРЕ НА ПРИМЕРЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

© 2023 Викторов А.Г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.И. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия  
e-mail: [aleviktorov@ya.ru](mailto:aleviktorov@ya.ru)

Поступила в редакцию 20.12.2022. После доработки 18.02.2023. Принята к публикации 26.02.2023

В статье рассмотрена 30-летняя история создания, государственного регулирования и производства трансгенного лосося AquAdvantage, генетически модифицированного геном гормона роста. Критически проанализированы доводы оппонентов и проponentов концепции экологической безопасности использования данных и аналогичных трансгенных рыб в аквакультуре. Сделано обобщение, что приспособленность рассмотренных и аналогичных трансгенных рыб ниже таковой диких сородичей. На этом основании делается предположение, что в случае случайного попадания генетически модифицированных рыб из аквакультуры в природные популяции трансгены находятся под отрицательным действием естественного отбора. Строгие меры безопасности при содержании генетически модифицированных рыб тем не менее не должны ослабляться, так как пока необъяснимы случаи выживания флуоресцирующих трансгенных аквариумных рыб в пресноводных экосистемах.

**Ключевые слова:** генетически модифицированные организмы, аквакультура, инвазии, *Salmo salar*, *Danio rerio*.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-31-41

## Введение

Неуклонный рост численности человеческой популяции (в среднем на 1.6% в год в период с 1961 по 2017 г.) делает особо насущным вопрос о соответствующем увеличении производства пищи и прежде всего белковой. Симптоматично, что в тот же период времени в мире был отмечен рост производства продуктов животного происхождения (мясо, птица, молоко и т. д.) – на 2.1% в год, и потребления рыбы – на 3.1% в год. Осознание истощения рыбных и других пищевых ресурсов, как в мировом океане, так и в пресных водах в середине прошлого века остро поставило задачу промышленного производства гидробионтов. Аквакультура, хотя и не имеет столь древних корней, как сельское хозяйство, но её история также насчитывает тысячи лет. Примерно 3500 лет назад египтяне начали разводить дорадо, а китайцы – карпа. Древние римляне выращивали устриц. Однако селекция, основанная на генетических знаниях «пришла» в аквакультуру лишь во второй половине XX в. Вехи «выращивание больше, чем улов» были

достигнуты в 1970 г. для водорослей, в 1986 г. для пресноводных рыб, в 1994 г. для моллюсков, в 1997 г. для анадромных рыб и в 2014 г. для ракообразных. Соответственно и вклад аквакультуры в мировое производство рыбы постоянно увеличивался, достигнув 46.0% в 2016–2018 гг. по сравнению с 25.7% в 2000 г. [FAO, 2020].

Лососёвые занимают премиальный сегмент потребительского рынка, и в 2018 г. на них приходилось около 19% от общей стоимости рыбопродуктов, продаваемых на международном рынке. Аквакультура атлантического лосося *Salmo salar* L. стала одной из наиболее прибыльных и технологически развитых отраслей рыбоводства во всем мире [FAO, 2020]. Неслучайно, что именно она стала одной из первых точек приложения методов генетической инженерии. В конце 1980-х гг. возникла идея использовать гормон роста для повышения конверсии корма в мышечную биомассу лососёвых рыб. Соответствующие опыты велись с рядом представителей этого семейства, однако до потребительского рынка

дошёл лишь генетически модифицированный лосось (ГМ-лосось) фирмы AquAdvantage из Мейнарда, штат Массачусетс США. Параллельно этому как в научной литературе, так и в СМИ шло интенсивное обсуждение вопросов безопасности трансгенных рыб в свете их инвазионного потенциала [Махров и др., 2014; Van Eenennaam et al., 2021].

### Генетически модифицированный атлантический лосось AquAdvantage salmon

Генетически модифицированный атлантический лосось (AquAdvantage Salmon, или AAS) был получен путём микроинъекции трансгенной конструкции *opAFP-GHc2* в икру атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758, взятого из природной популяции. Трансгенная конструкция *opAFP-GHc2* состоит из гена гормона роста (ГР), полученного из чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, 1792, и регуляторных последовательностей (*opAFP*) гена белка антифриза (AFP) морской донной рыбы американской бельдюги *Zoarces (Macrozoarces) americanus* Bloch & Schneider, 1801. Маточное стадо AAS состоит из гомозиготных самок (XX) *S. salar*, также гомозиготных по трансгенной конструкции (ТТ). Их гаплоидная икра инициируется к развитию гиногенетически: путём осеменения стерилизованной радиацией спермой самцов арктического гольца (*Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758)), взятых из природной популяции. Диплоидный набор хромосом икры восстанавливается воздействием гидростатического давления. Благодаря этим процедурам F1 представляют собой клон матерей – (XX, ТТ). В случае, если облучение спермы не было успешным, F1 будет гибридом арктического гольца и атлантического лосося. Эти гибриды легко идентифицируются по фенотипу и удаляются на ранних стадиях производственного процесса. Далее все особи F1 (XX, ТТ) переопределяются с женского на мужской пол с помощью гормона 17 $\alpha$ -метилтестостерона. Таким образом, все они, оставаясь генетически самками, функционально становятся самцами (неомале, или неосамцами) и их спермой (X, Т) оплодотворяется икра (X, -) нетрансгенных самок атлантического лосося *S. salar* (XX, --).

Сбор спермы у неосамцов производится путём вивисекции, так как у них аномально развита половая система. Таким образом, каждый неосамец может использоваться только один раз. Спермой одной рыбы могут оплодотворить примерно 50 000 икринок. Триплоидный набор хромосом потомства (XXX, Т--) от этого скрещивания (F2) достигается опять же воздействием гидростатического давления. Выросшие из этих икринок рыбы, собственно, и представляют собой продукт, поступающий потребителям. Фактическое производство триплоидных икринок в партии составляет не менее 98%, а вероятность того, что будет произведено менее 95% триплоидных икринок, в большинстве случаев близка к 0.03%. Данный показатель считается экономически приемлемым [McGowan, Leggatt, 2020].

В целях соблюдения как биологической, так и коммерческой безопасности биотехнологический процесс получения ГМ-лосося вначале был пространственно разделён. Предприятие на канадском о. Принца Эдуарда в заливе Святого Лаврентия Атлантического океана, занималось содержанием маточного стада, здесь же осуществлялись все этапы производства вплоть до получения оплодотворённой триплоидной икры. Оплодотворённая триплоидная икра самолётом перевозилась на предприятие, расположенное в Панаме, находящееся на расстоянии 4400 км от канадского предприятия и в 120 км от Тихого океана. Здесь икра помещалась в инкубаторы. Вылупившаяся молодь сначала содержалась в резервуарах для мальков. По достижении веса 25 г мальки переводились в более крупные резервуары для выращивания, где достигали рыночного размера. В стандартных условиях пресноводной коммерческой аквакультуры ГМ-лосось вырастал до средней массы тела не менее 100 г в течение 2700 градусо-дней ( $^{\circ}\text{C} \times \text{сутки}$ ) после первого кормления, значительно быстрее диплоидных атлантических лососей дикого типа. Доля ГМ-лососей, превышающих 100 г при 2700 градусо-днях (98.6%), значительно больше ( $p < 0.0001$ ), чем в контроле (4.9%). При этом ГМ-лосось весил значительно больше, чем контрольные особи (261.0 г против 72.6 г, соответственно;  $p < 0.0001$ ). Кроме того, ГМ-лосось, выращенный в резервуарах



для выращивания, достигал веса 5–6 кг примерно за два года (720–730 дней), в два раза быстрее, чем дикий лосось в аквакультуре. Оба объекта аквакультуры имели ряд физических барьеров для предотвращения побега ГМ-рыбы и утечки ГМ-икры. Трансгенные рыбы содержались только в наземных резервуарах. Все резервуары оборудованы решётками и сетками, предотвращающими прыжки рыб и захват их хищными птицами. Все сливы резервуаров, стояки, дренажные трубы и отстойники снабжены мелкими сетками, фильтрами и решётками препятствующими выходу икры, мальков и более крупных рыб во внешнюю среду. Кроме того, существует закрытая септическая система с хлором для уничтожения любой сбегавшей рыбы в зоне основного водостока. В дополнение к этим элементам защиты, естественный тепловой барьер в местных реках со смертельно высокой (для атлантического лосося) температурой воды ниже по течению от объекта эффективно предотвратит попадание любого сбегавшего трансгенного лосося в Тихий океан [Clifford, 2014; McGowan, Leggatt, 2020].

Сложный, многоступенчатый и пространственно разделённый биотехнологический процесс получения триплоидного (XXX, T--) AAS обусловлен как экономическими соображениями, так и соображениями генетической безопасности. Действительно 3n особи не могут оставлять жизнеспособное потомство. Это, во-первых, снижает риск генетического загрязнения природных популяций, как атлантического лосося, так и близкородственных видов (в случае побега трансгенных особей в окружающую среду), а во-вторых, делает невозможным незаконное «клонирование» ГМ-лосося. Трансгенное маточное стадо, как уже говорилось выше, содержится на о. Принца Эдуарда, что затрудняет попадание диплоидных самок гомозиготных по трансгенной конструкции (XX, TT) в континентальные проточные экосистемы, а также сильно ограничивает несанкционированную возможность получения этих самок.

### Биология трансгенных лососёвых

Массив данных по биологии трансгенных лососёвых распадается на две неравные груп-

пы. Первая, самая большая, состоит из статей, опубликованных в рецензируемых журналах и посвящённых изучению различных видов лососей, генетически модифицированных в лабораториях, а также обработанных гормоном роста. Вторая, существенно меньшая, состоит из релизов фирмы AquAdvantage и официальных документов регулирующих органов США и Канады, в которых рассматриваются особенности биологии производства только AquAdvantage Salmon. Следует заметить, что лабораторные трансгенные атлантические лососи и AquAdvantage лососи генетически разные животные, хотя и содержат одинаковую генетическую конструкцию. И дело не только в том, что эта конструкция может находиться в различных местах генома, а в том, что первые особи – могут быть и диплоидными, и триплоидными, а вторые – только триплоидными. В связи с этим и в свободно рецензируемых статьях, и в официальных документах признаётся, что результаты, полученные на лабораторных трансгенных рыбах полностью не применимы к ГМ-рыбам AquAdvantage Salmon, хотя ряд особенностей биологии трансгенного организма у них совпадает. Несмотря на то, что во многих случаях такие статьи являются единственными источниками, посвящёнными нарушению ряда поведенческих реакций, физиологии и морфологии ГМ-лосося, FDA (Food and Drug Administration – Управление по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов Министерства здравоохранения и социальных служб США), придаёт им меньший вес, чем опытам с AquAdvantage ГМ-лососями, проведёнными под её контролем.

Как известно, гормон роста стимулирует рост тканей, увеличивая скорость пролиферации и дифференцировки клеток [Isaksson et al., 1985]. У рыб хорошо задокументированы эффекты стимуляции роста этим веществом [Björnsson, 1997]. Повышенные уровни гормона роста у трансгенного кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum, 1792 (в 40 раз больше, чем в контроле) увеличивают его конкурентоспособность за счёт более сильной мотивации к кормлению. В лабораторных опытах трансгенные рыбы потребляли в 2.9 раза больше корма, чем особи дикого типа [Devlin et al., 1999]. Эти



результаты подтверждают предыдущие демонстрации быстрой скорости роста трансгенного лосося с гормоном роста [Devlin et al., 1994] и в то же время вызывают беспокойство тем, что сбегавшие из аквакультуры трансгенные лососи могут составить конкуренцию лососям из естественных популяций. Однако измерения скорости плавания показали, что особи трансгенной линии, использованные в этом исследовании, хуже плавают по сравнению с нетрансгенными [Farrell et al., 1997]. Данное обстоятельство может уменьшить, как возможность избегать хищников [Webb, 1978], так и нерестовую миграцию [Sandercocock, 1991]. Более того, было показано, что повышенный уровень гормона роста замедляет реакцию на хищников как у радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) [Jönsson et al., 1996], так и у кумжи *Salmo trutta* L. [Johnsson et al., 1996], не говоря уже про ГМ-лосося [Abrahams, Sutterlin, 1999]. Данные обстоятельства могут повысить уровень смертности сбегавшей из аквакультуры ГМ-рыбы в дикой природе. Очевидно, что нарушения морфологии жабр [Stevens, Sutterlin, 1999] и кишечника [Stevens et al., 1999], миогенеза и мышечного метаболизма [Levesque et al., 2008], также снижают общую приспособленность ГМ-рыб в естественной среде.

Результаты работ, опубликованных в рецензируемых журналах, говорят о том, что потребление кислорода на ювенильных стадиях развития не отличалось между трансгенным и обычным атлантическим лососем [Moreau et al., 2014]. Напротив, половозрелые ГМ-лососи потребляли в течение дня в 1.7 раза больше кислорода, чем обычные [Abrahams, Sutterlin, 1999; Cook et al., 2000a; Cook et al., 2000b; Deitch et al., 2006]. Знание особенностей кислородного метаболизма трансгенных лососей с коммерческим признаком ускоренного роста важно и для производителей этого биотехнологического продукта. Неслучайно, что одна из немногих статей, посвящённых ГМ-лососям AquAdvantage опубликованных в рецензируемых журналах, была именно на эту тему. В ней было показано, что биотехнологические лососи имеют более высокий показатель критической концентрации кислорода в воде (то есть порог концентрации, при котором скорость

поглощения кислорода организмом начинает снижаться) по сравнению с обычными: 6 мг/л и 4 мг/л, соответственно. Данное обстоятельство также ограничивает возможность выживания трансгенной рыбы в естественных экосистемах, если она каким-то образом вырвется из мест выращивания [Stevens et al., 1998].

Пониженная приспособленность ГМ-лосося, с одной стороны, внушает оптимизм, так как у них в случае побега мало шансов выжить в природных экосистемах, а с другой стороны, вызывает тревогу, что попадание трансгена в природные популяции приведёт к фатальным последствиям, если события будут развиваться по сценарию «троянского гена».

Наиболее подробно сценарий «троянского гена» разобран в экспериментах, выполненных на модельном виде рыб – японской медаке *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel, 1846), генетически модифицированной геном гормона роста. ГМ-самцы этой линии, с одной стороны, в половозрелом возрасте весят на 83% больше своих природных собратьев, а с другой стороны, имеют пониженную выживаемость на ювенильных стадиях развития. Как известно, у многих видов животных больший размер тела самцов даёт им преимущества при спаривании [Andersson, Iwasa, 1996]. В лабораторных экспериментах ГМ-самцы медаки эффективно отгоняли самцов дикого типа от самок и участвовали в 75.6% всех спариваний. С целью предсказания судьбы природной популяции, состоящей из 60 000 особей, в которую попадет 60 трансгенных самцов, была построена математическая модель, включавшая два компонента приспособленности (пониженная выживаемость молоди и больший размер половозрелых ГМ-самцов). Модель показала, что трансген из-за преимуществ при спаривании будет распространяться, однако сама дикая популяция будет постепенно сокращаться (из-за недостатка жизнеспособности ювенильных форм) и в конечном итоге исчезнет. Модель предсказывала, что вымирание популяции должно произойти через 49.4 поколения, если ГМ-самцы обладают, по крайней мере, 4-кратным преимуществом в спаривании, а ежедневная выживаемость их потомства на 0.006% меньше таковой мальков из природных популяций [Howard et al., 2004].

Строго говоря, сценарий «троянского гена» к лососю AquaAdvantage неприменим, поскольку эти биотехнологические рыбы только растут быстрее, а в половозрелом состоянии имеют такие же размеры, как и дикие лососи. В связи с этим в научной литературе данная тема не поднималась.

### **Производство трансгенного лосося компании AquaBounty Technologies, inc и государственное регулирование использования биотехнологических рыб**

FDA при рассмотрении запроса на производство трансгенного лосося AAS изучало два вероятных сценария развития ситуации, в случае, если такое разрешение не будет дано. В первом случае, компания AquaBounty Technologies прекратит производство AAS, что представлялось маловероятным из-за того, что на разработку этой биотехнологии уже были потрачены сотни миллионов долларов США. Поэтому более реалистичным представлялся второй сценарий, согласно которому фирма продолжит выращивать AAS, в новых подходящих для разведения местах за пределами США (то есть за пределами юрисдикции FDA). В последнем случае оценка потенциального воздействия на окружающую среду этой биотехнологии становилась невозможной, поскольку условия и последствия не представлялись предсказуемыми.

В принципе, производство AAS возможно в большом количестве стран в разных регионах (Южной Америке, Северной Африке, Дальнем Востоке и Юго-Восточной Азии) при различной законодательной базе, условиях соблюдения безопасности применения ГМО и уровнях надзора со стороны государственных органов, обладающих полномочиями регулировать либо саму технологию генной инженерии, либо её продукты. В этих странах в случаях побегов из аквакультуры, AAS мог образовывать гибриды как с другими видами лососёвых, так и с атлантическим лососем из природных популяций, поэтому существовало слишком много переменных и неизвестных, что делало определение конкретных сценариев и рисков невозможным. Исходя из этого, FDA сделало вывод, что в такой ситуации «практически невозможно сделать какие-либо точные про-

гнозы в отношении потенциального воздействия на окружающую среду в США, кроме как указать, что в случае, если производство будет осуществляться в менее жёстких физических или биологических условиях сдерживания, чем те, которые указаны в New Animal Drug Application (NADA), неблагоприятные экологические последствия для США могут быть более вероятными, поскольку побег, размножение, укоренение и миграция AAS будут более вероятными. То же самое можно было бы ожидать, если бы производство осуществлялось в местах, где было бы меньше регулирующего надзора, чем при одобрении FDA». В результате рассмотрения представленных материалов FDA вынесло определение, что в соответствии с Федеральным Законом США об исчезающих видах, при производстве и выращивании в условиях, указанных в заявке, AAS не будет угрожать существованию популяций атлантического лосося, исчезающих (endangered) или находящихся под угрозой исчезновения (threatened). Два федеральных агентства, ответственные за администрирование Федерального Закона об исчезающих видах, Национальная служба морского рыболовства (NMFS) Национального управления океанических и атмосферных исследований Министерства торговли и Служба рыбного хозяйства и дикой природы США (FWS) Министерства внутренних дел не выразили несогласия с определением FDA [FDA, 2015].

4 августа 2017 г. компания AquaBounty Technologies объявила о продаже в Канаде первой коммерческой партии AAS в размере 4.5 тонны по рыночной цене 5.30 долларов США за фунт, или 11.70 долларов США за килограмм. Исполнительный директор компании Рон Стотиш, однако, не стал называть покупателя, но впоследствии стало известно, что они были использованы в приготовлении сашими [Waltz, 2017].

26 апреля 2018 г. FDA одобрило новую (дополнительную) заявку на выращивание AAS на предприятии в штате Индиана, представляющем собой несколько наземных резервуаров каждый объёмом 70 000 галлонов (264 979 литров). Производственные мощности рассчитаны на производство 450 американских тонн (408 метрических тонн) лосося в год,

или порядка 100 тысяч особей, но может быть расширено более чем в два раза [FDA, 2018]. Эта заявка, судя по всему, была внесена по экономическим соображениям, поскольку после положительного решения FDA предприятие AquaBounty в Панаме было выведено из эксплуатации. Месторасположение аквакультуры в Индиане было выбрано из соображений, что даже в крайне маловероятном случае побега, лосось AAS попадает в бассейн р. Миссисипи, впадающей в Мексиканский залив, и потому любые возможные контакты ГМ-рыб с дикими особями атлантического или тихоокеанского лосося исключены. 5 ноября 2019 г. FDA одобрило дополнительную заявку AquaBounty для производства икры AAS на втором канадском предприятии.

Несмотря на положительное решение FDA AquaBounty лосось идёт до потребителя очень долго. Это объясняется как сформировавшимся в значительной части общества общим предубеждением против генномодифицированных организмов, так и рядом конкретных фактов «утечек» трансгенов в популяции обычных сортов кукурузы, появления вдоль транспортных магистралей посевов гербицидустойчивого рапса и т. д. Проблема «утечек» трансгенов стала особенно резонансной для ГМ-лосося после первого случая обнаружения генномодифицированной флуорисцирующей аквариумной рыбы данио-рерио *Danio rerio* HAMILTON, 1822 (Zebra danio, или Glowfish) в окрестностях города Тампа-Бэй (штат Флорида, США) в ходе масштабного исследования, проводившегося с сентября 2013 г. по май 2014 г. [Tuckett et al., 2017]. Второй и третий случаи обнаружения этих ГМ-рыб в естественных водоёмах были зарегистрированы уже в Бразилии. В начале 2020 г. особь красной линии была обнаружена в небольшом пруду в муниципалитете Сан-Лоренсу-да-Мата, штат Пернамбуку, а три экземпляра красной линии были собраны в перекрытом ручье в муниципалитете Маге, штат Рио-де-Жанейро, на северо-востоке и юго-востоке территории Бразилии, соответственно [Alexandre, 2020; Pescador, 2020; Magalhães et al., 2022]. Эти три события стали первыми случаями обнаружения в природе генномодифицированных животных.

В 2016 г. Центр по безопасности пищевых продуктов (CFS) и НКО Earthjustice, представляющие интересы ряда экологических, потребительских, коммерческих и любительских рыболовных организаций, а также индейскую народность куинолт, подал иск в суд на FDA за одобрение производства AquaBounty лосося. 5 ноября 2020 г. окружной суд США по Северному округу Калифорнии постановил, что FDA нарушило основные законы об охране окружающей среды при одобрении лосося «AquAdvantage». Судья согласился с доводами защитников природы, которые опасались, что ГМ-лосось может нанести ущерб популяциям дикого лосося. По мнению суда, FDA проигнорировало серьёзные экологические последствия одобрения генетически модифицированного лосося и все планы по выращиванию и коммерциализации лосося в США и во всём мире, нарушив Закон о национальной экологической политике. Суд также постановил, что решение FDA о том, что генетически модифицированный лосось не может оказать никакого воздействия на находящиеся под угрозой исчезновения диких атлантических лососей, было сделано в нарушение Федерального Закона США об исчезающих видах. Суд также отклонил аргумент FDA о том, что у него не было полномочий для рассмотрения неблагоприятного воздействия на окружающую среду животных, в том числе генетически модифицированного лосося, и определил, что FDA должно тщательно проанализировать экологические последствия побега генетически модифицированного лосося в дикую природу и вообще учитывать экологические риски в своих решениях [Judge orders FDA..., 2020]. Тем не менее, окружной судья Винс Чабрия пришёл к выводу, что агентство минимизировало риск, потребовав, чтобы компания AquaBounty выращивала ГМ-лосося только в наземных резервуарах. Суд не запретил текущее промышленное производство лосося, начавшееся летом 2021 г., но наложил вето на дальнейшее расширение производства AquaBounty до тех пор, пока FDA не представит новые материалы по экологической безопасности ГМ-лосося [FDA must..., 2020].

В мае 2021 г. 5 тонн ГМ-лосося, выращенного на предприятии в Индиане, поступило

в ресторанные сети Среднего Запада и Восточного побережья США. Об этом объявил дистрибьютор – компания Samuels and Son Seafood, из Филадельфии. Это заявление было сделано в добровольном порядке, так как закон о маркировке Министерства сельского хозяйства США предписывает компаниям раскрывать информацию о генетически модифицированных ингредиентах в продуктах питания с помощью QR-кода, текста на упаковке или специального символа. Обязательное соблюдение этого правила не распространяется на предприятия общественного питания. Первая продажа ГМ-лосося в США не прошла незамеченной. Международная компания по производству продуктов питания Aramark в январе 2021 г. объявила о своём намерении не продавать такого лосося, сославшись на экологические проблемы и потенциальное воздействие на коренные общины, которые добывают дикого лосося. Данное заявление последовало за аналогичными заявлениями других крупных компаний общественного питания — Compass Group и Sodexo, а также многих крупных розничных продавцов продуктов питания в США, компаний, производящих морепродукты, и ресторанов. Costco, Kroger, Walmart и Whole Foods утверждают, что они не продают генетически модифицированного или клонированного лосося и должны были бы маркировать их как таковые. Бойкот лосося AquaBounty в основном исходит от активистов кампании Block Corporate Salmon, целью которой является защита дикого лосося и сохранение прав коренных народов на экологически ответственное рыболовство. [Smith, 2021].

Очевидно, что усилия фирмы AquaBounty продвинуть на рынок своего трансгенного лосося будут и дальше продолжаться, так как в этот проект с почти тридцатилетней историей уже вложены сотни миллионов долларов США, и фирме необходимо вернуть хотя бы часть потраченных денег. Тем временем наука не стоит на месте. Новые генетические технологии стирают различие между генной инженерией и традиционной селекцией животных и растений. В последние годы это размытие усилилось настолько, что привело к тому, что в ряде стран идёт процесс переосмысления принципов регулирования биотехнологиче-

ских организмов. Примечательно, что новое правило Министерства сельского хозяйства США по маркировке ГМ-продуктов даже не даёт определения традиционной селекции, отчасти потому, что «попытка сделать это может вызвать путаницу в свете быстрого темпа инноваций» [National Bioengineered Food..., 2018]. Недавно принятые и предлагаемые регуляторные акты сильно различаются в разных странах, особенно в отношении генетических изменений на основе генетического редактирования и, прежде всего, метода CRISPR.

Генетическое редактирование позволяет достигать таких же результатов, что и методы традиционной генетической инженерии, но значительно быстрее и дешевле. Так на атлантическом лососе разрабатывается метод получения стерильных особей с помощью CRISPR индуцированного нокаута *deadend (dnd)* гена. Выращивание в аквакультуре только стерильных особей позволяет более эффективно использовать корм, так как меньше энергии тратится на формирование половых органов и продуктов [Güralp et al., 2020].

В Китае, в Хуачжунском сельскохозяйственном университете ведутся работы по поиску генов, ответственных за формирование филейных костей тупорылого леща (*Megalobrama amblycephala* Yih, 1955). Предполагается с помощью CRISPR индуцированного нокаута этих генов получить линии этих популярных в Китае аквакультурных объектов, не содержащих множество мелких костей, которые так раздражают и поваров, и потребителей [Nunes et al., 2020; Chen et al., 2021].

Многолетние исследования японской биотехнологической фирмы Regional Fish Co., Ltd совместно с Университетом Киото и Университетом Кинки, поддержанные Министерством здравоохранения, труда и социального обеспечения и Министерством сельского, лесного и рыбного хозяйства Японии, по CRISPR/Cas9 геномному редактированию красного морского леща *Pagrus major* успешно завершились осенью 2021 г. Их результатом стала поступившая в продажу рыба под торговой маркой «Madai» с увеличенной на 50% мышечной массой и повышенной на 14% эффективностью использования корма. Этот впечатляющий результат был достигнут нокаутом гена *pm-mstn*, коди-



рующего белок миостатин, который подавляет рост и дифференцировку мышечной ткани [Kishimoto et al., 2018].

### Заключение

С момента первого появления генетически модифицированных растений на полях большие опасения вызывал инвазионный потенциал биотехнологических организмов. Пропоненты ГМО минимизировали этот риск, ссылаясь на то, что культурные растения, как правило, плохо приспособлены к окружающей среде, требуют для произрастания известных условий, которые им создаёт человек, а потому не выдерживают конкуренции с дикими сородичами. Однако два признака (инсектицидность и гербицидоустойчивость), наиболее широко используемых в ГМ-растениях последние четверть века оказались адаптивно ценными, и генно-инженерные конструкции, отвечающие за эти признаки, практически неизменно поддерживаются естественным отбором и распространяются. Это происходит как в результате ветрового опыления ГМ-пыльцой традиционных сортов кукурузы, так и в результате гибридизации ГМ-рапса с дикими сородичами, в том числе, сорными. Популяции глифосат-устойчивого ГМ-рапса нередко возникают вдоль автомобильных и железнодорожных магистралей, а также в морских портах в результате нарушения целостности упаковок, в которых перевозят семена этих растений, служащих сырьём для производства масла. Поля глифосат-устойчивой полевицы побегообразующей *Agrostis stolonifera* L. далеко зашли за границы гольф-клубов и гибридизировались с инвазионным сорняком многобородником монпельинским *Polypogon monspeliensis* L. [Zapiola, Mallory-Smith, 2017; Rostoks et al., 2019; Dively et al., 2020].

С биотехнологией «выпуска самцов, несущих доминантную леталь», применяющейся на практике в борьбе с инвазионным комаром *Aedes aegypti*, переносчиком вирусов Зика и жёлтой лихорадки, ситуация представляется обратной. Генно-инженерная летальная конструкция, попадая в природную популяцию, сразу же подвергается действию элиминирующего отбора и в течение нескольких поколений из неё вычищается. Естественный

отбор действует на самок, поддерживая гены, носительницы которых отличают природных самцов от ГМ-самцов, несущих указанную выше конструкцию, что существенно снижает эффективность данного метода борьбы с комарами [Викторов, 2021]. Очевидно, что подобный отбор будет действовать как правило и в случае побега в природу биотехнологических объектов аквакультуры, поскольку их жизнеспособность, как мы видели, заметно ниже таковой «дикого» типа. Тем не менее, строгие меры по предотвращению попадания биотехнологических рыб в окружающую среду не должны ослабляться. Неоднократное обнаружение особей флуорисцирующих ГМ-линий *D. rerio*, несмотря на их демаскирующее свечение, может говорить как об известной непредсказуемости проявления генно-инженерных конструкций в природе, так и о действии «генов попутчиков трансгенов».

### Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Проблемы экологической безопасности №22202150053-2».

### Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Викторов А.Г. Генетические методы борьбы с вредными насекомыми. История и современное состояние // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 1. С. 51–63.
- Махров А.А., Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Генетические методы борьбы с чужеродными видами // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 110–125.
- Abrahams M.V. and Sutterlin A. The foraging and antipredator behaviour of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon // *Animal Behaviour*. 1999. Vol. 58. P. 933–942.
- Alexandre E.C.B. Capturamos peixes ornamentais incriveis – pegamos uma cobra – peixes no vidro. 2020 // ([https://www.youtube.com/watch?v=G7\\_Qxe1Wzwo](https://www.youtube.com/watch?v=G7_Qxe1Wzwo)). Проверено 15.10.2022 г.



- Andersson M. & Iwasa Y. Sexual selection // Trends in ecology & evolution. 1996. Vol. 11. 53–58.
- Björnsson B.Th. The biology of salmon growth hormone: from daylight to dominance // Fish Physiology and Biochemistry. 1997. Vol. 17. P. 9–24.
- Chen Y., Wan S., Li Q., Dong X., Diao J., Liao Q., Wang G.-Y., Gao Z.-X. Genome-Wide Integrated Analysis Revealed Functions of lncRNA–miRNA–mRNA Interaction in Growth of Intermuscular Bones in *Megalobrama amblycephala* // Front. Cell Dev. Biol. 2021. Vol. 8. doi:10.3389/fcell.2020.603815.
- Clifford: AquaAdvantage® Salmon – a pioneering application of biotechnology in aquaculture // BMC Proceedings. 2014. Vol. 8. No. 4: O31. doi:10.1186/1753-6561-8-S4-O31
- Cook J.T., McNiven M.A., Richardson G.F., Sutterlin A.M. Growth rate, body composition and feed digestibility/conversion of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2000a. Vol. 188. P. 15–32.
- Cook J.T., McNiven M.A., and Sutterlin A.M. Metabolic rate of pre-smolt growth-enhanced transgenic Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2000b. Vol. 188. 33–45.
- Deitch E.J., Fletcher G.L., Petersen L.H., Costa I., Shears M.A., Driedzic W.R., and Gamperl A.K. Cardiorespiratory modifications, and limitations, in post-smolt growth hormone transgenic Atlantic salmon *Salmo salar* // Journal of Experimental Biology. 2006. Vol. 209. 1310.
- Devlin R.H., Johnsson J.I., Smailus D.E., Biagi C.A., Jönsson E., Björnsson B.Th. Increased ability to compete for food by growth hormone-transgenic coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Aquaculture Research. 1999. Vol. 30. P. 479–482.
- Devlin R.H., Yesaki T.Y., Biagi C.A. Donaldson E.M. Extraordinary salmon growth // Nature. 1994. Vol. 371. P. 209–210.
- Dively G.P., Huang F., Oyediran I., Burd T., Morsello S. Evaluation of gene flow in structured and seed blend refuge systems of non-Bt and Bt corn // Journal of Pest Science. 2020. Vol. 93. P. 439–447. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01126-4>
- FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome. doi: 10.4060/ca9229en
- Farrell A.P., Bennett W. & Devlin R.H. Growth enhanced transgenic salmon can be inferior swimmers // Canadian Journal of Zoology. 1997. Vol. 75. P. 335–337.
- FDA. Finding of No Significant Impact (FONSI) for Proposed Action to Approve New Animal Drug Application related to AquaAdvantage Salmon // FDA November 12, 2015 // (<https://www.fda.gov/media/93823/download>). Проверено 15.10.2022 г.
- FDA Approves Application for AquaBounty Salmon Facility in Indiana. 2018 // (<https://wayback.archive-it.org/7993/20201222195002/https://www.fda.gov/animal-veterinary/cvm-updates/fda-approves-application-aquabounty-salmon-facility-indiana>). Проверено 15.10.2022 г.
- FDA must reassess GM salmon // Science. 2020. Vol. 370. No. 6518. P. 747.
- Güralp H., Skaftnesmo K.O., Kjærner-Semb E., Straume A.H., Kleppe L., Schulz R.W, Edvardsen R.B. & Wargelius A. Rescue of germ cells in dnd crispant embryos opens the possibility to produce inherited sterility in Atlantic salmon // Sci Rep. 2020. Vol. 10. 18042. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74876-2>.
- Howard R.D., DeWoody J.A. & Muir W.M. Transgenic male mating advantage provides opportunity for Trojan gene effect in a fish // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004. Vol. 101. P. 2934–2938.
- Isaksson O.G.P., Edén S. & Jansson J.O. Mode of action of pituitary growth hormone on target cells // Annual Review of Physiology. 1985. Vol. 47. P. 483–499.
- Jönsson E., Johnsson J.I. & Björnsson B.Th. Growth hormone increases predation exposure of rainbow trout // Proceedings of the Royal Society of London B. 1996. Vol. 263. P. 647–651.
- Johnsson J.I., Petersson E., Jönsson E., Björnsson B.Th. & Järvi T. Domestication and growth hormone alter anti-predator behaviour and growth patterns in juvenile brown trout, *Salmo trutta* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1996. Vol. 53. P. 1546–1554.
- Judge orders FDA to analyze risks of escape by genetically engineered salmon // Food Safety News. 2020 // (<https://www.foodsafetynews.com/2020/11/judge-orders-fda-to-analyze-risks-of-escape-by-genetically-engineered-salmon/>). Проверено 15.10.2022 г.
- Kishimoto K., Washio Y., Yoshiura Y., Toyoda A., Ueno T., Fukuyama H., Kato K., Kinoshita M. Production of a breed of red sea bream *Pagrus major* with an increase of skeletal muscle mass and reduced body length by genome editing with CRISPR/Cas9 // Aquaculture 2018. Vol. 495. P. 415–427. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.05.055>
- Levesque H.M., Shears M.A., Fletcher G.L., and Moon T.W. Myogenesis and muscle metabolism in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) made transgenic for growth hormone // Journal of Experimental Biology. 2008. Vol. 211. P. 128–137. doi: 10.1242/jeb.006890.
- Magalhães A.L.B., Brito M.F.G., Silva L.G.M. The fluorescent introduction has begun in the southern hemisphere: presence and life-history strategies of the transgenic zebrafish *Danio rerio* (Cypriniformes: Danionidae) in Brazil // Studies on Neotropical Fauna and Environment. 2022. DOI: 10.1080/01650521.2021.2024054.
- McGowan C. and Leggatt R. Environmental Risk Assessment for the Manufacture and Grow-out of EO-1α Salmon, Including the Sterile AquaAdvantage® Salmon, at a Land-Based and Contained Facility near Rollo Bay, PEI. DFO // Can. Sci. Advis. Sec. Res. 2020. Doc. 2020/076. x + 77 p.
- Moreau D.T.R., Gamperl A.K., Fletcher G.L., Fleming I.A. Delayed Phenotypic Expression of Growth Hormone Transgenesis during Early Ontogeny in Atlantic Salmon (*Salmo salar*)? // PLoS ONE. 2014. Vol. 9. No. 4: e95853. doi: 10.1371/journal.pone.0095853.

- National Bioengineered Food Disclosure Standard // US-DA-NMS, Fed. Regist. 83, 65814 (2018) // (<https://www.govinfo.gov/app/details/FR-2018-12-21/2018-27283>). Проверено 15.10.2022 г.
- Nunes J.R.S., Pertille F., Andrade S.C.S., Perazza C.A., Villela P.M.S., Almeida-Val V.M.F., Gao Z.-X., Coutinho L.L. and Hilsdorf A.W.S. Genome-wide association study reveals genes associated with the absence of intermuscular bones in tambaqui (*Colossoma macropomum*) // Anim. Genet. 2020. Vol. 51. 899–909.
- Pescador J. Peixes ornamentais de aquário pegos na natureza. 2020 // (<https://www.youtube.com/watch?v=A9an6MHjSDI>). Проверено 15.10.2022 г.
- Rostoks N., Grantiņa-Ieviņa L., Ieviņa B., Evelone V., Valciņa O., Aleksejeva I. Genetically modified seeds and plant propagating material in Europe: potential routes of entrance and current status // Heliyon. 2019. 5: e01242. doi: 10.1016/j.heliyon.2019.e01242.
- Sandercock F.K. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific Salmon Life Histories. / Ed. by C. Groot & L. Margolis. Vancouver: UBC Press. 1991. pp. 395±445.
- Smith C. Genetically modified salmon head to US dinner plates // AP NEWS <https://apnews.com/article/whole-foods-market-inc-lifestyle-health-coronavirus-pandemic-technology-a4ef4f-24801f62ac65918e4560d7eb8a>. May 27, 2021.
- Stevens E.D. and Sutterlin A. Gill morphometry in growth hormone transgenic Atlantic salmon // Environmental Biology of Fishes. 1999. Vol. 54. P. 405–411.
- Stevens E.D., Sutterlin A., and Cook T. Respiratory metabolism and swimming performance in growth hormone transgenic Atlantic salmon // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1998. Vol. 55. 2028–2035.
- Stevens E.D., Wagner G.N., and Sutterlin A. Gut morphology in growth hormone transgenic Atlantic salmon Journal of Fish Biology. 1999. Vol. 55. P. 517–526.
- Tuckett Q.M., Ritch J.L., Lawson K.M., Hill J.E. Landscape-scale survey of non-native fishes near ornamental aquaculture facilities in Florida, USA // Biol. Invasions. 2017. Vol. 19. No. 1. P. 223–237.
- Van Eenennaam A.L., Silva F.D., Trott J.F., Zilberman D. Genetic engineering of livestock: the opportunity cost of regulatory delay // Annual Review of Animal Biosciences. 2021. Vol. 9. P. 453–478. doi: 10.1146/annurev-animal-061220-023052.
- Waltz E. First transgenic salmon sold // Nature. 2017. Vol. 548. No. 148. doi: 10.1038/nature.2017.22116
- Webb P.W. Fast-start performance and body form in seven species of teleost fish // Journal of Experimental Biology. 1978. Vol. 74, P. 211–216.
- Zapiola M.L., Mallory-Smith C.A. Pollen-mediated gene flow from transgenic perennial creeping bentgrass and hybridization at the landscape level // PLoS ONE 2017. Vol. 12. No. 3. e0173308. doi: 10.1371/journal.pone.0173308

# INVASIVE POTENTIAL AND REGULATION EXPERIENCE OF USING TRANSGENIC ORGANISMS IN AQUACULTURE BY WAY OF EXAMPLE OF ATLANTIC SALMON

© 2023 Viktorov A.G.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, 119071, Russia  
e-mail: [aleviktorov@ya.ru](mailto:aleviktorov@ya.ru)

The article considers a 30-year history of the creation, state regulation and production of AquAdvantage transgenic salmon genetically modified (GM) with the growth hormone gene. The arguments of opponents and proponents of the concept of ecological safety of the use of transgenic fish in aquaculture are critically analyzed. It has been generalized that the adaptability of transgenic fish is lower than that of its wild relatives. On this basis, it is assumed that in the event of an accidental ingestion of GM fish from aquaculture to natural populations, transgenes are under the negative influence of natural selection. Strict security measures for the maintenance of GM fish, however, should not be weakened, since there are still unexplained cases of the survival of fluorescent transgenic aquarium fish in freshwater ecosystems.

**Keywords:** genetically modified organisms, aquaculture, invasions, *Salmo salar*, *Danio rerio*.

## ПЕРВАЯ НАХОДКА *BRANCHIURA SOWERBYI* BEDDARD, 1892 (OLIGOSHAETA) В ШЕКСНИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА)

© 2023 Ивичева К.Н., Филоненко И.В.

Вологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,  
Вологда, 160012, Россия  
e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

Поступила в редакцию 28.03.2022. После доработки 14.10.2022. Принята к публикации 10.02.2023

В августе 2021 г. в Шекснинском водохранилище Вологодской области (59°45'21" с. ш., 38°21'28" в. д.) были обнаружены 2 экземпляра чужеродной олигохеты тропического происхождения *Branchiura sowerbyi*. На сегодняшний день это самая северная находка данного вида. Вероятно, этот вид проник с балластными водами из нижнего течения р. Дон по Волго-Донскому каналу и Волго-Балтийскому водному пути. Температурный режим водоёмов Вологодской области допускает возможность размножения этой олигохеты.

**Ключевые слова:** инвазия, Вологодская область, водохранилища, балластные воды, вселение, зообентос.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-42-46

### Введение

Биологические инвазии оказывают непредсказуемое воздействие на экосистему, в которую они проникают. Изначально влияние любых чужеродных видов в новом сообществе следует рассматривать как отрицательное, если не доказано обратное [Gollasch, 2006]. Вселение чужеродных видов, отражающееся на видовом богатстве и на количественных показателях, иногда называют «биологическим загрязнением». Однако, такое загрязнение нельзя связывать напрямую с качеством вод, оценённому, например, по зообентосу [Arbačiauskas et al., 2008]. Снижение биоразнообразия не всегда является следствием вселения чужеродных видов, а сами инвазии могут стать следствием изменений условий среды [Didham et al., 2005], таких как глобальное потепление или изменение гидрологического режима.

*Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 – крупный червь родом из Юго-Восточной Азии, зафиксированный на сегодняшний день на всех континентах кроме Антарктиды. В Европе он отмечен в 1892 г. в саду Королевского ботанического общества Лондона, куда, вероятно, был завезён с тропическими расте-

ниями. Достаточно быстро данный вид покинул ботанические сады и натурализовался в естественных водоёмах. В течение всего XX в. *B. sowerbyi* активно расселялась по территории Европы и на данный момент зафиксирована почти во всех европейских странах [Branchiura..., 2022]. Широкую экспансию тропического вида связывают с потеплением климата [Verdonschot, 2007]. В России на сегодняшний день *B. sowerbyi* зафиксирована в нижнем течении р. Дон [Живоглядова, Зуев, 2019; Булышева и др., 2020], на территории Калининградской области [Потюпко, 2008; Гусев и др., 2014]. Архипова [2005] указывает данный вид для малых водоёмов бассейна Верхней Волги, но мы предполагаем, что в этом случае речь идёт о находке в теплицах ботанического сада г. Москвы в 1930-х гг. [Малевич, 1937]. На северной границе распространения *B. sowerbyi* отмечена в Швеции (59°36' с. ш., 16°30' в. д.) в водоёме-охладителе [Milbrink, 1980]. Факт обнаружения этой олигохеты в Вологодской обл. требует рассмотреть пути проникновения, возможность натурализации *B. sowerbyi* и потенциальные последствия этой инвазии для водных экосистем Вологодской обл.

## Материалы и методы

По территории Вологодской обл. проходят Волго-Балтийская водная система (соединяет бассейны Балтийского и Каспийского морей) и Северо-Двинская водная система (соединяет бассейны Белого и Каспийского морей). Обе системы сообщаются в Шекснинском водохранилище (вдхр.). Отбор проб зообентоса Шекснинского вдхр. осуществлялся с периодичностью два раза в год в 2009–2014 гг. и ежеквартально в 2015–2021 гг. Всего собрано 277 проб. Трижды за это время обследован северный приплотинный участок Рыбинского вдхр., где было отобрано 45 проб. Сбор проб в мелководной зоне осуществлялся штанговым дночерпателем ГР-91, на глубине – дночерпателем Петерсона. Пробы промывались через газ с размером ячеек 250 мкм и фиксировались формалином. Обработка осуществлялась в лаборатории, с последующим определением по систематическим ключам (определение олигохет осуществлялось по: [Timm, 2009]). В ноябре 2021 г. проведены повторные сборы зообентоса на станции, где ранее летом была обнаружена инвазионная олигохета *B. sowerbyi*.

## Результаты и обсуждение

Два экземпляра *B. sowerbyi* найдены нами в пробах бентоса, отобранных 17 августа 2021 г. на станции вблизи д. Топорня (59°45'21" с. ш., 38°21'28" в. д.). Черви собраны с глубины 5 м, на илистых грунтах. Температура воды на момент отбора проб составила 18.9 °С. Вместе с *B. sowerbyi* в пробах были отмечены также хирономиды *Procladius* sp. В ноябре 2021 г., в ходе подробной съёмки на данном участке, олигохету обнаружить не удалось.

*B. sowerbyi* – крупный червь, легко определяемый по жабрам на заднем конце тела. *B. sowerbyi* обнаружена на участке вблизи судового хода. Вероятно, путём проникновения данного вида в Шекснинское вдхр. является распространение с балластными водами по Волго-Балтийскому водному пути.

Несмотря на то, что *B. sowerbyi* теплолюбивый вид, в настоящий момент он рассматривается как космополит [Timm, 2009]

(рисунок). Из литературных источников известно, что по европейским рекам она может расселяться при помощи водоплавающих птиц и рыбаков-любителей [Georgieva et al., 2012]. Основным способом расселения чужеродных видов в целом, и исследуемого червя в частности, является судоходный транспорт [Panov et al., 2009]. Можно предполагать два пути расселения *B. sowerbyi* в европейской части России: с запада через Балтийское море, далее в Волго-Балтийский водный путь и с юга через Волго-Донской канал, потом вверх по Волге. Второй путь кажется наиболее вероятным, так как именно в бассейне Чёрного и Азовского морей в последние годы наблюдается широкая экспансия данного вида. С 1960-х гг. *B. sowerbyi* зарегистрирована в р. Дунай [Branchiura..., 2022] и за последние 60 лет расселилась практически по всему бассейну этой реки [Georgieva et al., 2012]. Также эта олигохета была отмечена в р. Днестр и в бассейне р. Днепр [Son, 2019]. В бассейне р. Дон *B. sowerbyi* появилась уже в XXI в.: в дельте нижнего Дона она впервые отмечена в 2014 г. [Булышева и др., 2020], а в 2018 уже указывалась как массовый вид нижнего течения р. Дон [Живоглядова, Зуев, 2019]. Также *B. sowerbyi* приводится в списке видов фауны центрального Предкавказья без указания водоёмов [Дементьев, 2015]. Для волжских водохранилищ найти публикации с указанием *B. sowerbyi* нам не удалось. находка *B. sowerbyi* в Вологодской обл. является самой северной для данного вида в мире.

*B. sowerbyi* обитает в неглубоких, тёплых, стоячих или слабопроточных водоёмах на мягких грунтах. Успешное освоение этим видом европейских рек и бассейна р. Дунай, в частности, связывают с изменением гидрологического режима в результате строительства плотин [Paunović et al., 2005]. *B. sowerbyi* характеризуется высокой способностью адаптироваться к широким условиям среды [Carroll, Dorris, 1972]. Являясь β-мезосапробным видом, она, как и многие крупные олигохеты, успешно осваивается в водоёмах даже с высоким уровнем загрязнения [Georgieva et al., 2012]. Вселяясь в водоём, она часто доминирует в сообществах, достигая 70–90% биомассы [Paunović et al., 2005; Georgieva





Рис. Места находок *Branchiura sowerbyi* в России и на сопредельных территориях.

et al., 2012]. В связи с этим составляет конкуренцию таким нативным видам олигохет как *Limnodrilus* spp. и *Tubifex* spp. Учитывая близость экологических ниш этих олигохет, инвазия *B. sowerbyi* может негативно отразиться на видовом разнообразии бентоценозов региона. Однако показано, что в северных водоёмах виды-вселенцы, в целом, в меньшей степени конкурируют с нативными видами [Gollasch, 2006], возможно, находя своё особенное место в сообществе.

В водоёмах с естественным температурным режимом *B. sowerbyi* регистрируется до 55° с. ш. как в нативном ареале (бассейн Амура [Сокольская, 1972]), так и в Европе, где данный червь является чужеродным видом (Калининградская обл. [Потюпко, 2008]).

Более северные находки принадлежат к водоёмам с искусственно подогретыми тёплыми водами. Критическим фактором для успешного размножения вида-вселенца служит температура воды. В свою очередь, вид может размножаться как бесполом путём (фрагментация), так и половым. Оптимальная температура для появления коконов составляет 25 °С, однако размножаться данный вид начинает при температуре 15 °С [Aston, 1968; Carroll, Dorris, 1972]. По среднесезонным данным (2008–2021 гг.) гидрометеорологического поста в г. Белозерск период с температурами воды выше 15 °С длится со 2 июня до 2 сентября. Таким образом, на территории Вологодской обл. условия для размножения чужеродного вида *B. sowerbyi* могут быть

благоприятными в течение всего летнего периода

В силу крупных размеров и лёгкой доступности *B. sowerbyi* может стать ценным пищевым ресурсом для рыб. Опасность как кормового объекта этого вида проявляется в способности быть промежуточным хозяином микроспоровых паразитов, вызывающих у рыб болезнь плавательного пузыря и геморрагический телоханеллёз. В этом отношении роль *B. sowerbyi* может сказаться негативным образом на рыбном промысле.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00002-21-01.

### 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

Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 82–96.

Булышева Н.И., Семин В.Л., Шохин И.В., Савикин А.И., Коваленко Е.П., Бирюкова С.В. Чужеродные виды зообентоса в экосистемах нижнего Дона и Азовского моря на рубеже XX–XXI вв. // Труды ЮНЦ РАН. 2020. Т. 8. С. 256–273. DOI 10.23885/1993-6621-2020-8-256-273

Гусев А.А., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. Предварительные итоги изучения зообентоса предустьевых участков некоторых рек Калининградской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 2. С. 61–71.

Дементьев М.С. Предварительная сводка видов водных беспозвоночных животных центрального Предкавказья (Северный Кавказ) и прилегающих горных территорий // Успехи современного естествознания. 2015. № 6. С. 102–118.

Живоглядова Л.А., Зуев Ю.А. Новые данные о фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) нижнего течения р. Дон // В сб.: Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность – 2019. Мат. Междунар.

научно-практической конференции (23–26 сентября 2019 г.) / Под ред. Л.И. Лукиной, Н.В. Ляминой. Севастополь: СевГУ, 2019. С. 587–589.

Малевич И.И. О географическом распространении *Branchiura sowerbyi* Bedd. (Oligochaeta, Tubificidae) // Сб. тр. / Гос. Зоол. музей при МГУ. М., 1937. Т. 4. С. 131–132.

Потюпко О.М. Фаунистическая характеристика бентоса литоральной зоны южного побережья Куршского залива Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 10. С. 1180–1191.

Сокольская Н.Л. К фауне водных Oligochaeta Дальнего Востока // Водные малощетинковые черви. Тр. ВГБО. М.: Наука, 1972. Т. 17. С. 50–65.

Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R.S.E.W., Paunović M., Son M.O., Csányi B., Gumuliuskaitė S., Konopacka A., Nehring S., van der Velde G., Vezhnovetz V., Panov V.E. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // Aquatic invasions. 2008. Vol. 3. Is. 2. P. 211–230. DOI: 10.3391/ai.2008.3.2.12

Aston R.J. The effect of temperature on the life cycle, growth and fecundity of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta, Tubificidae) // J. Zool. 1968. Vol. 154. P. 29–40.

*Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 in GBIF Secretariat (2021). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2022-03-25.

Carroll Jr.H., Dorris T.C. The Life History of *Branchiura sowerbyi* // American Midland Naturalist. 1972. Vol. 87. No. 2. P. 413–422.

Didham R.K., Tyljanakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M., Gemmel N.J. Are invasive species the drivers of ecological change? // Trends in Ecology & Evolution. 2005. Vol. 20. No. 9. P. 470–474. DOI:10.1016/j.tree.2005.07.006

Georgieva G., Varadinova E., Uzunov Y. Distribution of non-indigenous tubificid worm *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Bulgaria // Journal of BioScience and Biotechnology. 2012. P. 105–113.

Gollasch S. Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters // Helgol Mar Res. 2006. Vol. 60. No. 2. P. 84–89. DOI:10.1007/s10152-006-0022-y

Milbrink, G. Oligochaete communities in pollution biology. The European situation with special reference to lakes in Scandinavia // Aquatic Oligochaete Biology / Eds. R.O. Brinkhurst, D.G. Cook. N.Y.: Plenum Press, 1980. P. 433–455.

Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binemelis R., Copp G.H., Grabovski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: From concepts to environmental indicators // Integr. Environ. Assess. Manag. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 110–126. DOI: 10.1897/IEAM\_2008-034.1

Paunović M., Miljanovic B., Simic V., Cacic P., Djikanovic V., Jakovcev-Todorovic, Stojanovic D., Veljkovic B. Distribution of non-indigenous tubificid worm

- Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Serbia // Biotechnol. & Biotechnol. Eq. 2005. Vol. 3. P. 91–97. DOI: 10.1080/13102818.2005.10817234
- Son M.O. Alien invertebrates in Ukrainian inland waters in the context of basin approach to river management and monitoring // GEO & BIO. 2019. Vol. 17. P. 15–20.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe. Dinkelscherben: Lauterbornia, 2009. Vol. 66. 235 p.
- Verdonschot P.F.M. Spatial and temporal re-distribution of Naididae (tubificoid naidids and naidids s. str., Annelida, Clitellata) in Europe due to climate change: a review based on observational data // Acta Hydrobiol. 2007. Vol. 31. P. 116–138.

## FIRST RECORD OF *BRANCHIURA SOWERBYI* BEDDARD, 1892 (OLIGOCHAETA) IN SHEKSNINSKOE RESERVOIR (UPPER VOLGA)

© 2023 Ivicheva K.N., Filonenko I.V.

Vologda branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography”, Vologda, 160012, Russia  
e-mail: [ksenya.ivicheva@gmail.com](mailto:ksenya.ivicheva@gmail.com)

In August 2021, two specimens of invasive oligochaete of tropical origin *Branchiura sowerbyi* were found in the Sheksna reservoir of the Vologda region (59°45'21"N, 38°21'28"E). For today, this is the northernmost finding of this species. Probably, this species penetrated with the ballast waters from the Don River lower course through the Volgo-Don canal and the Volgo-Baltic waterway. The temperature regime of the water bodies of the Vologda region allows reproduction of this oligochaeta.

**Key words:** invasion, Vologda region, waterbodies, ballast water, introduction, zoobenthos.

## ОБНАРУЖЕНИЕ *PLATYGASTER ROBINIAE* BUHL & DUSO, 2007 (HYMENOPTERA: PLATYGASTRIDAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© Коляда Н.А.<sup>а,\*</sup>, Чилахсаева Е.А.<sup>б,\*\*</sup>, Гниненко Ю.И.<sup>в,\*\*\*</sup>, Коляда А.С.<sup>с,\*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
г. Владивосток, 690022, Россия

<sup>б</sup> Всероссийский НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, Московская обл., г. Пушкино,  
141202, Россия

<sup>с</sup> Приморская государственная сельскохозяйственная академия, г. Уссурийск, 692510, Россия  
e-mail: \*Kolyada18@rambler.ru; \*\*kchilahsaeva@yandex.ru; \*\*\*gninenko-yuri@mail.ru; \*\*\*\*a.s.pinus@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2022. После доработки 18.02.2023. Принята к публикации 23.02.2023

На юге Дальнего Востока России впервые обнаружен яйце-личиночный эндопаразитоид *Platygaster robiniae* насекомого-фитофага *Obolodiplosis robiniae*. Развитие *Platygaster robiniae* происходит в галлах *Obolodiplosis robiniae*, кормовым растением которого является *Robinia pseudoacacia*, культивируемая в дендрарии Горнотаёжной станции филиала ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. Несмотря на то, что в настоящее время повреждаемость листьев *Obolodiplosis robiniae* приводит пока к незначительному снижению декоративности растений, дальнейшее распространение этого фитофага может усилить его вред, поэтому обнаруженный *Platygaster robiniae* может быть использован для биоконтроля *Obolodiplosis robiniae*. Необходим дальнейший мониторинг насаждений *Robinia pseudoacacia* в Приморском крае с целью определения заражённости *Platygaster robiniae*.

**Ключевые слова:** дендрарий, Горнотаёжная станция, *Robinia pseudoacacia*, насекомое-фитофаг, эндопаразитоид.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-47-52

### Введение

Раннее обнаружение и прогнозирование появления чужеродных организмов играет важную роль в разработке научно обоснованных методов контроля их численности и в сохранении биоразнообразия. Оценка интенсивности инвазионного процесса требует сбора и анализа сведений о динамике распространения инвазионных организмов в пределах исследуемого региона [Мартынов и др., 2020].

Североамериканский вид *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae Lindl.) (робиния ложноакациевая) является одним из широко распространённых в культуре древесных растений. Его вторичный ареал охватывает многие страны Европы и Азии [Kurokochi et al., 2010; Cierjacks et al., 2013; Martin, 2019; Brus et al., 2019]. В новых местах произрастания *Robinia pseudoacacia* нередко активно проникает в естественные биоценозы [Vítková et al., 2017; Humphrey et al., 2019; Vinogradova et al., 2020; Nicolescu et al., 2020; Коляда, 2021].

Вместе с этим растением проникают и его насекомые-фитофаги [Масляков, Ижевский, 2011; Гниненко, Раков, 2011; Мартынов, Никулина, 2016; Мартынов и др., 2020; Сауткин, 2021; Коляда и др., 2022; и др.].

Одним из них является также североамериканский вид *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman, 1847) (Diptera: Cecidomyiidae) – белоакациевая листовая галлица, к настоящему времени вместе со своим хозяином распространившаяся во многих регионах Евразии, в том числе в сопредельных с Дальним Востоком России странах – Китае, Японии, Кореи [Kodoi et al., 2003; Woo et al., 2003, Lee et al., 2009; Yao et al., 2020]. В 2002 г. этот фитофаг был впервые зарегистрирован в Японии и Республике Корея, а в 2003 г. – в Европе [Duso, Skuhrava, 2004].

Появился он и на Дальнем Востоке России. В 2005 г. *Obolodiplosis robiniae* был впервые обнаружен в Приморском крае [Гниненко, 2007]. В 2008 г. специальное обследование показало наличие фитофага в четырёх



населённых пунктах Приморского края: во Владивостоке, Уссурийске и в двух посёлках Хасанского района [Гниненко, Главендекич, 2010]. В 2010 г. он был обнаружен на Сахалине [Гниненко, 2013].

Одним из паразитов *Obolodiplosis robiniae* является яйцо-личиночный эндопаразитоид *Platygaster robiniae* Buhl et Duso, 2007. (Hymenoptera: Platygastridae). Вид был описан из Италии [Buhl, Duso, 2008], и к настоящему времени обнаружен в различных странах Европы и Восточной Азии [Jørgensen, 2009; Lu Chang-Kuan et al., 2010; Kim et al., 2011], в том числе в России – в Донбассе и Ростовской области [Мартынов и др., 2017, 2020].

В 2019 г. *Platygaster robiniae* был впервые обнаружен на юге Дальнего Востока России, в посадках *Robinia pseudoacacia* на территории Горнотаёжной станции филиала ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

### Материал и методика

В соответствии с общепринятыми методами [Гниненко, Главендекич, 2010] обследовались посадки *Robinia pseudoacacia* на территории с. Горно-Таёжное Уссурийского городского округа Приморского края (43°42'00" с. ш., 132°09'00" в. д.).

Сбор для определения видовой принадлежности *Platygaster robiniae* проведён первым автором в 2019 г. в насаждениях *Robinia pseudoacacia* на территории дендрария Горнотаёжной станции филиала ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. При этом некоторые листочки *Robinia pseudoacacia* с галлами по-

мещали в чашки Петри и через некоторое время наблюдали появление имаго *Obolodiplosis robiniae*. Имаго фиксировали 96%-м спиртом.

Фотографирование куколок яйцо-личиночного эндопаразитоида и имаго *Platygaster robiniae* выполнено фотоаппаратом Sony cyber-shot с использованием микроскопа МБС-9.

Определение видовой принадлежности имаго *Platygaster robiniae* осуществлено Чилахсаевой Е.А., сотрудником лаборатории защиты леса от инвазивных и карантинных организмов Всероссийского НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства (г. Пушкино, Московская обл.)

### Результаты и обсуждение

В ходе визуального обследования на молодых листьях нижней и средней частей крон *Robinia pseudoacacia* были выявлены галлы, образованные *Obolodiplosis robiniae* (рис. 1).

В галлах в течение летнего периода обнаруживались беловато-матовые, почти прозрачные веретенообразные личинки и красно-коричневые куколки *Obolodiplosis robiniae* (рис. 2). Наши наблюдения показали, что в



Рис. 1. Лист *Robinia pseudoacacia* с галлами.



Рис. 2. Личинка (1) и куколка (2) *Obolodiplosis robiniae*.







Рис. 3. Имаго *Obolodiplosis robiniae*.

галлах может находиться от 1 до 4 живых личинок различных стадий, размеры которых варьируют от 1 мм до 6 мм.

Размер имаго галлицы составляет около 8 мм (рис. 3). Материал хранится в коллекции первого автора.

Кроме того, в некоторых галлах в личинках *Obolodiplosis robiniae* нами были обнаружены куколки яйце-личиночного эндопаразитоида *Platygaster robiniae* (рис. 4).



Рис. 4. Куколки *Platygaster robiniae* в личинке *Obolodiplosis robiniae*.



Рис. 5. Имаго *Platygaster robiniae*.

Внутри личинки галлицы всегда развивается несколько (6–10) личинок паразитоида, которые окукливаются, не покидая оболочки погибшей личинки хозяина.

Через некоторое время наблюдали появление имаго *Platygaster robiniae* (рис. 5).

Длина тела имаго *Platygaster robiniae* составляет около 2 мм. Материал куколок и имаго эндопаразитоида *Platygaster robiniae* хранится в коллекции первого автора.

В настоящее время роль выявленного паразитоида в регулировании численности галлицы не установлена. Дальнейшие наблюдения помогут оценить способность этого энтомофага регулировать численность хозяина в новых для этих инвайдеров местах обитания.

### Выводы

Согласно полученным результатам, на территории дендрария Горнотаёжной станции филиала ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН в посадках *Robinia pseudoacacia* были обнаружены галлы, образованные *Obolodiplosis robiniae*. В некоторых из них нами были найдены куколки яйце-личиночного эндопаразитоида *Platygaster robiniae*. Несмотря на то, что повреждаемость листьев галлами приводит пока к незначительному снижению декоративности растений *Robinia pseudoacacia*, дальней-

шее распространение этого фитофага может усилить наносимый им вред, поэтому обнаруженный *Platygaster robiniae* может быть использован для биоконтроля *Obolodiplosis robiniae*.

В связи с изменением климата и активным использованием в последние десятилетия *Robinia pseudoacacia* в ландшафтном дизайне на юге Дальнего Востока России необходим дальнейший мониторинг насаждений этого растения в Приморском крае для установления роли *Platygaster robiniae* в регулировании численности нового для региона вредителя *Obolodiplosis robiniae*.

### Финансирование работы

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

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

Гниненко Ю.И. Белоакациевая листовая галлица *Obolodiplosis robiniae*. М.: ВПРС МОББ, 2007. 8 с.

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

Гниненко Ю.И., Главендекич М. Рекомендации по выявлению белоакациевой листовой галлицы *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera, Cecidomyiidae). М.: Пушкино, 2010. 23 с.

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

Коляда Н.А. К уточнению границ вторичных ареалов североамериканских потенциально инвазионных видов древесных растений на юге Дальнего Востока России // Сибирский лесной журнал. 2021. № 1. С. 68–76.

Коляда Н.А., Чилахсаева Е.А., Гниненко Ю.И., Коляда А.С. Первая находка чужеродного вида *Nematus tibialis* Newman, 1873 (Hymenoptera: Tenthredinidae) на юге Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 71–75.

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

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

Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В. Современное распространение инвазивных дендрофильных насекомых в Ростовской области // Субтропическое и декоративное садоводство. 2017. № 63. С. 175–182.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2. № 2. С. 99–122. DOI: 10.18413/2658-3453-2020-2-2-99-122.

Сауткин Ф.В. Членистоногие фитофаги – вредители робиний (*Robinia S.L.*) в условиях Беларуси // Труды БГТУ. Серия 1. Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2021. № 2. С. 138–148.

Brus R., Pötzelsberger E., Lapin K., Brundu G. Extent, distribution and origin of non-native forest tree species in Europe // Scandinavian journal of forest research. 2019. Vol. 34 (7). P. 1–12.

Buhl P.N., Duso C. *Platygaster robiniae* n. sp. (Hymenoptera: Platygastriidae) parasitoid of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in Europe // Annals of the Entomological Society of America. 2008. Vol. 101. Iss. 2. P. 297–300. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[297:PRNSHP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[297:PRNSHP]2.0.CO;2).

Cierjacks A., Kowarik I., Joshi J., Hempel S., Ristow M., von der Lippe M., Weber E. Biological flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia* // Journal of ecology. 2013. Vol. 101. P. 1623–1640.

Duso C., Skuhrava M. First record of *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera: Cecidomyiidae) galling leaves of *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae) in Italy and Europe // Fru. Entomol. 2004. No. 25. P. 117–122.

Humphrey L., Fraser G.C., Martin G. The economic implications of *Robinia pseudoacacia* L. (black locust) on agricultural production in South Africa // Agrekon. 2019. Vol. 58 (3). P. 1–13.

Jørgensen J. *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman, 1847) (Cecidomyiidae) and its parasitoid *Platygaster robiniae* Buhl et Duso, 2007 (Platygastriidae) two species new for Denmark // Entomol. Meddelelser. 2009. No. 77. P. 141–144.

Kim I.-K., Park J.-D., Shin S.-C., Park I.-K. Prolonged embryonic stage and synchronized life-history of *Platygaster robiniae* (Hymenoptera: Platygastriidae), a parasitoid of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) // Biological Control. 2011. Vol. 57. No. 1. P. 24–30.

- Kodoi F., Lee Heung-Sik, Uechi N., Yukawa J. Occurrence of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in Japan and South Korea // *Esakia*. 2003. No. 43. P. 35–41.
- Kurokochi H., Toyama K., Hogetsu T. Regeneration of *Robinia pseudoacacia* riparian forests after clear-cutting along the Chikumagawa River in Japan // *Plant ecology*. 2010. Vol. 210 (1). P. 31–41.
- Lee, Jung-Su; Jung, Yu-Mi; Choi, Kwang-Sik; Kim, Il-Kwon; Kwon, Young-Dae; Jeon, Mun-Jang; Shin, Sang-Chul; and Choi, Won Il. Seasonal Fluctuation and Distribution of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) Within Crown of *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae) // *Korean Journal of Applied Entomology*. 2009. Vol. 48. No. 4. P. 447–451. doi:10.5656/KSAE.2009.48.4.447.
- Lu Chang-Kuan, Buhl P. N., Duso C., Zhao Chun-Ming, Zhang Ju-Shan, Ji Zhi-Xin, Gao Su-Hong, Yu Jin-Yong, Wen Xiao-Lei. First discovery of *Platygaster robiniae* (Hymenoptera: Platygastridae) parasitizing the invasive *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae), a gall maker in China // *Acta Entomologica Sinica*. 2010. Vol. 53. Issue 2. P. 233–237.
- Martin G.D. Addressing geographical bias: a review of *Robinia pseudoacacia* (black locust) in the Southern Hemisphere // *South African journal of Botany*. 2019. Vol. 125. P. 481–492.
- Nicolescu V.-N., Hernea C., Bakti B., Keserű Z. et al. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as a multipurpose tree species in Hungary and Romania: a review // *Journal of forestry research*. 2018. Vol. 29. No. 6. P. 1449–1463.
- Vinogradova Yu.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O.A. et al. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // *Botanica Pacifica*. 2020. Vol. 9. No. 1. P. 103–129.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // *Forest ecology and management*. 2017. Vol. 384. P. 287–302.
- Woo K., Choe Hyon Chong, Kim Hyo-Joong. A report on the occurrence of yellow locust midge *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman, 1987) from Korea // *Korean Journal of Applied Entomology*. 2003. No. 42. P. 77–79.
- Yao Y.-X., Shang X.-P., Yang J., Lin R.-Z., Huai W.-X., Zhao W.-X. Genetic variation may have promoted the successful colonization of the of the invasive gall midge, *Obolodiplosis robiniae*, in China // *Frontiers in genetics*. 2020. Vol. 11. May. P. 387.

# REVELATION OF *PLATYGASTER ROBINIAE* BUHL & DUSO, 2007 (HYMENOPTERA: PLATYGASTRIDAE) IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© 2023 Kolyada N.A.<sup>a,\*</sup>, Chilakhsayeva E.A.<sup>b,\*\*</sup>, Gninenko Yu.I.<sup>b,\*\*\*</sup>,  
Kolyada A.S.<sup>c,\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russia

<sup>b</sup>All-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry, Pushkino, Moscow region, 141202, Russia

<sup>c</sup>Primorye State Agricultural Academy, Ussuriysk, 692510, Russia

e-mail: \*Kolyada18@rambler.ru; \*\*kchilahaeva@yandex.ru; \*\*\*gninenko-yuri@mail.ru; \*\*\*\*a.s.pinus@mail.ru

In the south of the Far East of Russia, the egg-larval endoparasitoid *Platygaster robiniae* of the phytophage insect *Obolodiplosis robiniae* was found for the first time. The development of *Platygaster robiniae* occurs in galls of *Obolodiplosis robiniae*, the host plant of which is *Robinia pseudoacacia*, cultivated in the arboretum of the Mountain-Taiga Station of the Branch of the Federal Scientific Center for Biodiversity of the Terrestrial Biota of East Asia, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences. Despite the fact that, at present, damage to the leaves of *Obolodiplosis robiniae* leads to a slight decrease in the decorativeness of plants, the further spread of this phytophage can increase its damage; therefore, the detected *Platygaster robiniae* can be used for the biocontrol of *Obolodiplosis robiniae*. Further monitoring of stands of *Robinia pseudoacacia* in Primorsky Territory is required to determine the infestation of *Platygaster robiniae*.

**Keywords:** arboretum, Mountain-Taiga Station, *Robinia pseudoacacia*, phytophagous insect, endoparasitoid.



## АРХЕОФИТЫ ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2023 Морозова О.В.

Институт географии Российской академии наук, Москва, 119017, Россия

e-mail: olvasmor@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2022. После доработки 21.02.2023. Принята к публикации 26.02.2023

Разделение чужеродных видов на группы по времени инвазии широко используется в биогеографических и флористических исследованиях, однако для многих областей России такая информация отсутствует. На основании анализа региональных флористических списков для регионов Европейской России (ЕР) выделено 184 вида археофитов (то есть чужеродных видов, намеренно или непреднамеренно интродуцированных человеком в ранний исторический период, до конца XVI в.). Проведено обоснование давности их инвазии по ряду признаков (тип местообитания, наличие ископаемых остатков и исторических доказательств, географическое распространение, частота известных случаев натурализации, идентификация возможных векторов инвазии, использование человеком). Некоторые виды являются археофитами лишь для части регионов ЕР, в соседних областях они могут быть по своему статусу либо видами природной флоры, либо чужеродными неофитами. 81 вид из предполагаемых археофитов подтверждён археоботаническими находками в каком-либо из ранних исторических периодов, в основном в Средневековье, но из ограниченного числа регионов. Учитывая особенности природных условий, а также историю развития антропогенных общностей, территория ЕР разделена на шесть регионов: Карело-Кольский, Восточно-Балтийский, Двинско-Верхневолжский, Поволжский, Волжско-Донской и Юго-Восточный. Для каждого из крупных регионов предложен более или менее единый набор археофитов. Для всей группы археофитов ЕР в целом, следует отметить 1) большое сходство состава археофитов с другими европейскими регионами, 2) невысокое общее разнообразие по сравнению со странами Европы, учитывая значительную площадь ЕР, 3) неоднородность статуса видов в разных регионах и различия между разными частями ЕР по видовому составу, 4) большую долю сеgetальных сорных видов как результат высокой засорённости посевов сорными видами в начале развития земледельческой культуры, 5) значительный процент видов азиатского происхождения как свидетельство влияния восточных векторов на формирование флоры, включая восточные центры земледельческой культуры. Для большей части видов из списка археофитов представлены видовые очерки по указанным выше критериям.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, сосудистые растения, археофиты, археоботанические находки, Европейская Россия.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-53-129

### Введение

В биогеографических и флористических исследованиях для анализа соотношений разных компонентов разнообразия и целей сохранения его природной составляющей необходимо чёткое разделение природных и чужеродных видов [Preston et al., 2004]. Появление видов за пределами своих природных ареалов и расселение в результате антропогенной деятельности фиксируется с древних времен. Наиболее ранние свидетельства присутствия чужеродных видов связаны с началом развития земледелия, по некоторым данным в разных регионах Европы это 4000–5500 лет до н. э. [Preston et al., 2004; Behre, 2007; Motuzaitė-Matuzeviciute, 2012].

По времени появления на конкретной территории чужеродные виды растений делят на две большие группы: инвазия одних видов произошла в раннее историческое время (*археофиты*), других – в более поздний период (*неофиты*, или *кенофиты*) [Kornaś, 1968; Туганаев, Пузырёв, 1988]. Многие российские авторы, как правило, используют термин «кенофиты»; в данной работе предпочтение отдано термину «неофиты». Эти категории часто используются в исследованиях для анализа разнообразия флоры и выявления факторов, способствующих расселению растений, поскольку время (то есть продолжительность присутствия вида) является одним из значимых составляющих «успеха» вида на новой

территории [Pyšek, Jarošík, 2005; Pyšek et al., 2009; Williamson et al., 2009], и оно имеет решающее значение для оценки его инвазионного потенциала [La Sorte, Pyšek, 2009]. Разделение чужеродных видов по времени инвазии позволяет уточнить пути их проникновения, указывает на широту их вторичных ареалов, вероятность широкого расселения и успешной натурализации. Все эти сведения необходимы не только для анализа разнообразия и его современного состояния, но и при построении прогнозов новых инвазий и распространения видов [La Sorte, Pyšek, 2009]. От времени пребывания чужеродных видов в регионе зависит картина биотической гомогенизации: недавно появившиеся чужеродные виды обычно усиливают дифференциацию биот [Qian, Ricklefs, 2006; Morozova, 2018], а виды с длительным периодом существования во вторичном ареале (археофиты), как правило, увеличивают их сходство [Lososová et al., 2012].

Однако отношение к археофитам не однозначное, и далеко не все авторы выделяют эту группу в своих изысканиях. Такого мнения придерживаются, например, некоторые российские исследователи, и в этом случае, как правило, археофиты объединены с видами природной флоры [см. Решетникова и др., 2010; Майоров и др., 2012; Серёгин, 2012 и др.]. Своё решение авторы соответствующих флор мотивируют тем, что невозможно для некоторых видов разделить первичные и вторичные ареалы и выявить точное время их появления на конкретной территории. Как пишут авторы московской адвентивной флоры [Майоров и др., 2012, стр. 9] «... однозначное отделение адвентивных видов от аборигенных едва ли возможно. Для большей части неофитов это не вызывает особых проблем, археофиты же представляют собой крайне дискуссионную группу».

Вопросы возникают и при описании распространения видов для территории большой протяжённости, такой как Европейская Россия (ЕР). Выделение единого списка археофитов для флоры ЕР в целом, то есть видов, инвазия которых произошла в ранние исторические времена и имеющих одинаковый временной статус для всей её территории, не

правомерно и не объективно хотя бы потому, что разные природные условия исключают одновременное расселение видов на всем её пространстве.

Цель данного исследования – проанализировать и обобщить имеющиеся сведения по видам-археофитам, выделяемым в разных регионах ЕР, оценить возможность их «раннего исторического появления» по археоботаническим находкам, представить распространение и статус таких видов (аборигенный – археофит – неофит) для разных регионов рассматриваемой территории, сопоставить фракцию археофитов ЕР с таковой из разных регионов Европы.

### Разделение чужеродных видов по времени инвазии

Во многих случаях трудно разделить чужеродные и аборигенные виды, особенно с широким распространением, поскольку для них часто отсутствуют достоверные сведения о времени появления в конкретном регионе. С этой точки зрения интересны данные о видах сорной флоры, обнаруженных до начала активной хозяйственной деятельности человека, что в общем виде может свидетельствовать об их аборигенности. Некоторые из этих видов часто считаются археофитами в разных регионах, то есть их появление связывают с человеком, однако идентификация их макроостатков или пыльцы в палинологических спектрах ранее неолита может скорректировать их статус и позволяет отнести эти виды к аборигенной флоре. Например, такая ситуация характерна для ряда представителей маревых. В большинстве областей ЕР некоторые виды р. *Chenopodium* (*Ch. hybridum*, *Ch. rubrum*, *Ch. urbicum*) считаются чужеродными, а *Ch. hybridum* и *Ch. rubrum* – археофитами [Казакова, 2004; Борисова, 2007; Шереметьева и др., 2008; Сосудистые растения..., 2010; Раков и др., 2014; Мулдашев и др., 2017]. Однако в Воронежской обл. эти виды классифицированы как нативные по наличию их в плиоценовых флорах, изученных на территории области [Никитин, 1957; Григорьевская и др., 2004]. Соответственно важна не только верхняя временная граница появления видов на конкретной территории, но и нижняя, что

даёт возможность отделить чужеродные виды от аборигенных. В европейских публикациях археофитами считаются виды растений, которые были преднамеренно или непреднамеренно интродуцированы в регионы Европы между началом сельскохозяйственной деятельности в период неолита (около 4000–5500 лет до н. э.) и европейскими исследованиями Северной и Южной Америк [Preston et al., 2004; La Sorte, Rušek, 2009]. Однако и в этих случаях остаётся достаточно сомнений относительно чужеродности или аборигенности вида в конкретном регионе.

Примером вида с таким «сомнительным прошлым» может быть известный сеgetальный сорняк – *Centaurea cyanus*, василёк синий. Время его появления в Европе, включая ЕР, и расселение вызывает многочисленные вопросы. Василёк синий считается средиземноморским видом по своему первичному ареалу [Туганаев, Пузырёв, 1988; Rušek et al., 2012], и его рассматривают как чужеродный и археофит в разных частях Европы [Протопопова, 1991; Третьяков, 1998; Terpó et al., 1999; Preston et al., 2004; Zajac, Zajac, 2011; Bakels, 2012; Rušek et al., 2012], кроме её южных регионов, где он признан нативным. Многие российские авторы – исследователи флор – также относят его к археофитам [Туганаев, Пузырёв, 1988; Александрова и др., 1996; Бакин и др., 2000; Григорьевская и др., 2004; Казакова, 2004; Борисова, 2007; Шереметьева и др., 2008; Раков и др., 2014]. По палинологическим же данным на территории ЕР вид фиксируется в отложениях начиная с плейстоцена [Borisova, 2005]. На вероятность его отнесения к чужеродным видам и археофитам есть две точки зрения. Одна из них связана с возможной неточностью идентификации пыльцы. Василёк синий относится к подсекции *Cyanus* одноименной секции, которая включает однолетние виды васильков [Boršić et al., 2011]. По мнению некоторых авторов [Hübl et al., 1996; Bakels, 2012], существует некоторая трудность при отнесении плейстоценовых и раннеголоценовых находок пыльцы видов васильков однолетней группы именно к *C. cyanus*. Пыльцевые зерна *C. cyanus* плохо отличимы от пыльцы другого вида из подсекции *Cyanus* – *C. depressa*, но оба эти

вида различны по экологии. В настоящее время *C. cyanus* – вид вторичных разреженных лесов юго-восточного Средиземноморья, включая запад Турции, где встречается на относительно увлажнённых и нарушенных микростообитаниях, а к северу и северо-западу может обитать на пахотных землях. *C. depressa* – это степной вид, распространённый от юго-восточных регионов Средиземноморья (Греция, Крым, Кавказ, внутренние районы Передней Азии) до Тибета, где также может засорять посевы различных культур [Flora of Turkey..., 1975]. По экологическим предпочтениям именно последний более приспособлен к плейстоценовым и раннеголоценовым условиям Европы по сравнению с *C. cyanus* [Hübl et al., 1996]. Интересен и такой факт, что по макроостаткам в некоторых странах Европы *C. cyanus* зафиксирован только со Средневековья [Bakels, 2012; Pokorná et al., 2018]. Согласно другой точке зрения [Preston et al., 2004], единичные находки некоторых видов в плейстоцене – раннем голоцене не исключают их чужеродного статуса, если такие виды «отсутствовали» в последующие периоды, а затем зафиксированы как сорные с момента активной деятельности человека. Английские авторы несколько таких видов, включая *C. cyanus*, отнесли на своей территории к возможным археофитам, мотивируя это тем, что их расселение вместе с человеком представляется более вероятным, чем гипотеза о том, что они сохранялись в открытых местообитаниях до начала антропогенной деятельности.

Нет единого мнения на временную границу между неофитами и археофитами, и возможно её варьирование. В работах большинства зарубежных авторов границей между археофитами и неофитами принято считать конец XV в. (открытие Америки в 1492 г.), или самое начало XVI в., поскольку чаще эта дата приведена как 1500 г. [Rušek et al., 2004]. Однако иногда этот рубеж сдвинут на более поздний срок. В финских исследованиях хронологическая граница между археофитами и неофитами определена как начало XVII в. [Suominen J., Hämet-Ahti, 1993], в шведских – конец XVIII в. [SLU Artdatabanken, electronic resource]. Разных взглядов на временные гра-

ницы придерживаются и авторы региональных флор ЕР (табл. 1), аргументируя свою точку зрения кардинальными изменениями способов ведения хозяйства и всего уклада жизни населения в выбранный период, причём детализация таких изменений может быть различной. Так, для Удмуртии, Татарстана «переломной датой» выбрана середина XVI в., что связано с экспансией русского населения в результате взятия Казани и присоединения Среднего Поволжья к России и, соответственно, введением трёхпольной системы и строительством городов [Туганаев, Пузырёв, 1988; Бакин и др., 2000]. Для Воронежской обл. такой вехой принята вторая половина XVII в., когда менялись многие направления в хозяйственной деятельности человека. Это обеспечило, по мнению авторов адвентивной флоры области [Григорьевская и др., 2004], усиление миграционных потоков видов: расширились международные связи, происходило активное развитие транспортной сети, садово-огороднической деятельности. XVII в. приведён как рубеж между временем появления археофитов и неофитов и для флоры Тульской обл. [Шереметьева и др., 2008], и для Липецкой обл. на начальном эта-

пе изучения её флоры [Вьюкова, 1985], хотя в более позднем исследовании [Александрова и др., 1996] разделение археофитов и неофитов для этой территории проведено по XVI в. В публикации, обобщающей существующую терминологию по чужеродным видам [Баранова и др., 2018], такой вехой считается конец XVI в., то есть время до момента появления первых флористических сводок.

Вряд ли наличие нескольких точек отсчёта является правильной позицией и позволяет корректно проводить сравнительный анализ, поэтому выбор одного рубежа все-таки оправдан. Следуя мнению О.Г. Барановой и соавторов [Баранова и др., 2018], для территории ЕР таким рубежом принят конец XVI в., учитывая и тот факт, что большинство российских исследователей приводят XVI в. как определяющий период при разделении археофитов и неофитов (табл. 1).

Не только временные границы влияют на выделение группы археофитов. Существуют разночтения в отнесении видов к археофитам, учитывая их инвазионный статус. К.Д. Престон и соавторы [Preston et al., 2004] считают археофитами только натурализовавшиеся виды и не включают в эту группу растения,

**Таблица 1.** Временной рубеж, приводимый авторами региональных флор ЕР для разделения археофитов и неофитов

Регион	Временной рубеж*	Ссылка
Астраханская обл.	XVI в.	Афанасьев, Лактионов, 2008
Башкортостан	XVI в.	Мулдашев и др., 2017
Воронежская обл.	Конец XVII в. – начало XVIII в.	Григорьевская и др., 2004
Ивановская обл.	Доисторическое время	Борисова, 2007
Карелия	XVI в.	Кравченко, 2007
Курская обл.	Не определён	Полюянов, 2005
Ленинградская обл.	Не определён	Доронина, 2007
Липецкая обл.	XVI в.	Александрова и др., 1996
Мордовия	XVI в.	Сосудистые растения..., 2010
Пензенская обл.	XVI в.	Васюков, 2004
Рязанская обл.	XVI в.	Казакова, 2004
Самарская обл.	XVI в.	Бобкина и др., 2011
Татарстан	XVI в. (1552 г.)	Бакин и др., 2000
Тверская обл.	Не определён	Нотов, 2009
Тульская обл.	XVII в.	Шереметьева и др., 2008
Удмуртия	XVI в. (1552 г.)	Туганаев, Пузырёв, 1988
Ульяновская обл.	Не определён	Раков и др., 2014
Чувашия	XVI в.	Гафурова, 2014

Примечание: \* – характеристика временного рубежа в таблице дана так, как её указали авторы региональных флор.



культивируемые издавна и не встречающиеся в природе в качестве самоподдерживающихся популяций, то есть «случайные» по инвазионному статусу виды ими исключены из списка археофитов. Натурализация – одна из стадий континуального процесса «интродукция – натурализация – инвазия», который в совокупности называют *инвазионным процессом* [Richardson et al., 2000]. Следуя этой концепции, *натурализовавшиеся* (англ. naturalized) – чужеродные виды, преодолевшие барьеры географической и выживания и образующие самоподдерживающиеся (в течение нескольких жизненных циклов) популяции без прямого вмешательства человека.

Большинство же исследователей рассматривает группу археофитов в широком смысле как виды, впервые появившиеся в регионе до определённого временного рубежа независимо от факта их натурализации в настоящее время [Lambdon et al., 2008; Rušek et al., 2012, 2017; Баранова и др., 2018]. Мы придерживаемся такой же точки зрения.

### **Критерии разделения археофитов и неофитов**

Решение о том, является ли вид чужеродным для конкретной территории, в идеале должно базироваться на подтверждениях его находок, для видов, инвазии которых отмечены с начала антропогенной деятельности, – на палеоботанических и исторических доказательствах. Однако для многих видов растений такие данные отсутствуют, а по имеющимся археологическим материалам идентификация остатков часто затруднена. Точные указания на присутствие видов в определённый временной период не всегда известны, поэтому разделение видов по времени инвазии проводится по ряду признаков [Webb, 1985; Туганаев, Пузырёв, 1988; Preston et al., 2004; Zając, Zając, 2011]. Д. Веб [Webb, 1985] приводит несколько критериев для разграничения чужеродных и нативных видов, и некоторые из них можно использовать при выделении археофитов. Более чётко признаки идентификации археофитов сформулировали К.Д. Престон и соавторы [Preston et al., 2004].

**Тип местообитания.** Археофиты, также, как и неофиты, чаще встречаются в местообитаниях антропогенных типов, чем в полуестественных или естественных. Этот критерий считается одним из самых значимых [Preston et al., 2004] при разделении нативных и чужеродных видов, поскольку менее вероятно, чтобы виды, которые приурочены к антропогенным местообитаниям, были аборигенными, чем те, которые встречаются в естественных и полустественных сообществах. Соответственно произрастание в местообитаниях только или преимущественно антропогенных типов является косвенным доказательством того, что растение является чужеродным. Для таких видов специфичность и неизменность в течение длительного периода типа местообитания, в котором вид встречается, в совокупности с неопределённым временем его появления служит подтверждением его «раннеисторической» инвазии.

**Ископаемые остатки, археологические (археоботанические) и исторические доказательства.** Ископаемые остатки и археологические находки достаточно точно характеризуют время появления вида на соответствующей территории, но не всегда указывают на его чужеродный статус. Хотя по мнению [Майоров и др., 2012], свидетельства присутствия вида в ископаемом материале могут просто указывать на увеличение его численности в определённый период и, как следствие, его наличие в культурных слоях археологических памятников. И всё же этот признак – один из самых достоверных и широко используемых при выделении группы археофитов.

Наличие ископаемых остатков вида (пыльцы, макроостатков) в палео- или археологическом материале в период с последнего оледенения и до начала сельскохозяйственной деятельности человека может свидетельствовать о нативном статусе вида [Webb, 1985]. Но присутствие вида в раннеголоценовых и позднелепистоценовых отложениях, как было сказано выше, ещё не является доказательством того, что вид является аборигенным, особенно, если он отсутствует в неолите и обильно представлен в более поздние периоды. Так, в Великобритании в качестве вероятных археофитов

приведены *Chenopodium ficifolium*, *Erysimum cheiranthoides*, *Tripleurospermum perforatum* и *Valerianella dentata*, несмотря на указание их находок в позднем плейстоцене. Все эти перечисленные виды являются сеgetальными сорняками (то есть занимают специфические биотопы), и находки их в позднеплейстоценовых отложениях единичны. К.Д. Престон и соавторы [Preston et al., 2004] считают, что распространение человеком этих видов более вероятно, чем гипотеза о том, что они сохранились на открытых местообитаниях до антропогенного вмешательства. Аналогичные решения приняты английскими исследователями для территории Великобритании в отношении *Anthemis cotula*, *Arctium lappa*, *Ballota nigra*, *Capsella bursa-pastoris*, *Centaurea cyanus*, некоторых видов р. *Chenopodium*, *Conium maculatum*, *Lamium purpureum*, *Malva sylvestris*, *Stachys arvensis*, *Urtica urens*. Соответственно для более точного решения о временном статусе вида важны данные по всему временному периоду, начиная с позднего плейстоцена.

Для ЕР 81 вид из предполагаемых археофитов подтверждены находками в какой-либо из ранних исторических периодов, в основном в Средневековье, но из ограниченного числа регионов (табл. 2). Одни из первых свидетельств присутствия археофитов на нашей территории относятся к энеолиту и эпохе бронзы и связаны в основном с культурами злаков, хотя необходимо отметить, что в основном эти находки сосредоточены на территории Кавказа. Это находки *Triticum dicoccon/aestivum* и *Hordeum vulgare* в Адыгее [Лебедева, 2011а; Осташинский и др., 2016], *Panicum milliaceum* на Нижнем Дону и Северо-Западном Кавказе: у станицы Сафьяново [van Hoof et al., 2012], в Гуамском гроте [Трифонов и др., 2017], в Адыгее [Лебедева, 2011а], а также *Linum usitatissimum* в Адыгее [Осташинский и др., 2016]. Для южных областей территории ЕР в этот период моделируют скотоводство как основной тип хозяйственной деятельности [Гак и др., 2019]. Из сорных видов наиболее раннее упоминание относится к *Echinochloa crus-galli* из неолитической стоянки Ракушечный Яр (в Ростовской обл.) [Цыбрий и др., 2014], хотя данную находку

нельзя объяснить наличием земледелия, которое в этот период в регионе ещё не было развито. Другие ранние находки, связанные с земледельческой деятельностью, датированы железным веком. Это *Agrostemma githago* из поселения Чишхо на Северо-Западном Кавказе [Лебедева, 2011б], *Echinochloa crus-galli*, *Bunias orientalis*, *Fallopia convolvulus*, *Galeopsis speciosa*, *Setaria viridis*, *S. pumila*, *Solanum nigrum*, *Thlaspi arvense* из раскопов городища дьяковской культуры в Московской обл. [Лебедева, 2005, 2009в].

В целом археоботанические доказательства – один из самых надежных критериев, однако сложность его применения заключается в недостаточном количестве данных для нашей территории и часто в невозможности точной идентификации остатков [Туганаев, Пузырёв, 1988; Лебедева, 2005]. Иногда присутствие видов в ранний исторический период маркируется лишь родовой принадлежностью: *Cirsium* sp., *Galium* sp., *Galeopsis* sp., *Malva* sp., *Silene* sp., *Stachys* sp. и др. [Лебедева, 2005]. Однако учитывая не слишком широкий известный или предполагаемый набор видов археофитов, даже такую информацию можно считать косвенным подтверждением ранней инвазии некоторых видов, которые относятся к упомянутым родам [Preston et al., 2004].

**Анализ географического распространения.** При разделении видов по времени инвазии географическое распространение рассматривается с нескольких точек зрения, принимая во внимание возможность точного определения области первичного ареала, стабильность или изменчивость ареала после указанного для разделения археофитов и неофитов временного рубежа, широту расселения видов.

а) Первичные ареалы археофитов часто не точно определены, то есть для ряда таких видов очень трудно разделить природную и антропогенную части ареала, и археофиты можно охарактеризовать как виды с неясным нативным ареалом [Webb, 1985; Preston et al., 2004]. Данные о «характере» их ареала для разных регионов часто противоречивы. Среди возможных, «потенциальных», археофитов для ЕР к этой группе можно отнести

Таблица 2. Список археофитов регионов Европейской России

Вид	КК	ББ	ДВВ	СП	ВД	НВ	Ссылка* на археоботанические находки и исторические литературные материалы	М
<i>Abutilon theophrasti</i> Medik.	Neo	Neo	Neo	Neo	Neo	Arc	29	2
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy	ab	ab	Arc	Neo	ab	ab		1
<i>Acorus calamus</i> L.	Neo	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc		4
<i>Adonis aestivalis</i> L.		Neo	Neo	Arc/Neo	Neo	Arc		2
<i>Aethusa cynapium</i> L.		Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc		1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab		4
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab		4
<i>Agrostemma githago</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	10, 11, 15, 17, 18, 30, 40, 41, 42	2
<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz	Arc	ab	ab	ab	ab	ab		4
<i>Allium cepa</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	5	3
<i>Allium sativum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	5	3
<i>Anchusa arvensis</i> (L.) M. Bieb.	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc	ab		2
<i>Anchusa officinalis</i> L.	Neo	Arc	Neo	Neo	Neo	ab		2
<i>Anethum graveolens</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	5, 11	3
<i>Anthemis arvensis</i> L.	Arc	Arc	Arc/Neo	Neo	Arc/Neo	ab		1
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	Neo	Neo	Arc/ab	Neo	ab/Neo			1
<i>Apera spica-venti</i> (L.) Beauv.	Arc	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc	Arc	10, 34	2
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Arc	Arc	Arc	Arc/ab	Arc/ab	ab		2
<i>Arctium lappa</i> L.	Neo	ab	Arc/ab	ab	ab	ab		1
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	Neo	Arc	Arc/ab	ab	ab	ab		1
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	Arc	Arc	Arc/ab	ab	ab	ab	41	1
<i>Armoracia rusticana</i> Gaertn., B. Mey. et Scherb.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	5	3
<i>Atriplex hortensis</i> L.	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Neo		3
<i>Atriplex patula</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc/ab	Arc/ab	ab	41	1
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	Neo	Neo	Arc	Arc/ab	Arc/Neo	ab		1
<i>Atriplex sagittata</i> Borkh.	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/ab	ab		1
<i>Atriplex tatarica</i> L.	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Neo	ab		1
<i>Avena fatua</i> L.	Neo	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc?		2
<i>Avena sativa</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	10, 11, 13, 15, 21, 22, 32, 34	3
<i>Axyris amaranthoides</i> L.	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Neo?		1
<i>Ballota nigra</i> L.		Neo	Neo	Arc/Neo	Arc	ab		1
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	Neo	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc/ab	ab	38, 39	2

Таблица 2. Продолжение

<i>Beta vulgaris</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc?	Arc	5	3
<i>Brassica oleracea</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	11	3
<i>Brassica rapa</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	11, 34, 42	3
<i>Brassica rapa</i> subsp. <i>campestris</i> (L.) A.R. Clapham	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	11, 12, 15, 17, 31, 34	2
<i>Bromus arvensis</i> L.	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	ab?	Arc/Neo	10, 11	2
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo/ab	Neo	Arc/Neo/ab	Arc/Neo/ab	ab	Arc/Neo/ab		2
<i>Bromus japonicus</i> Thunb.	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	ab	Arc/Neo		1
<i>Bromus secalinus</i> L.	Arc?	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc	Arc		Arc	2, 10, 11, 18, 20, 40	2
<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) J.M. Johnston.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc/ab	Arc	ab	Arc	18, 21, 30, 33, 36	2
<i>Bunias orientalis</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	15	1
<i>Camelina alyssum</i> (Mill.) Thell.	Arc?	Arc	Neo	Neo	Neo	Neo		Arc		2
<i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	15, 18, 21, 34	2
<i>Cannabis sativa</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	2, 6, 10, 11, 13, 15, 21, 26, 32, 34	2
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		2
<i>Carum carvi</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab		4
<i>Centaurea cyanus</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	4, 11, 32, 34, 41	2
<i>Centaurea jacea</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab		4
<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	11	3
<i>Chaerophyllum prescottii</i> DC.	Arc	Neo	ab	ab	ab	ab	ab	ab		4
<i>Chenopodium album</i> L.	Arc	Arc	Arc/ab	ab	ab	ab	ab	ab	1, 2, 10, 15, 16, 21, 39	1
<i>Chenopodium glaucum</i> L.	Neo	Arc	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	1	1
<i>Chenopodium hybridum</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc	ab	ab	15	1
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	Neo	Arc	Arc	ab	ab	ab	ab	ab		1
<i>Chenopodium rubrum</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc/ab	ab	ab		1
<i>Chenopodium strictum</i> Roth	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Neo	Neo	Neo	Neo		1
<i>Chenopodium urbicum</i> L.	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Neo	Neo	ab	ab		1
<i>Cichorium intybus</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc	Arc		1
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab		1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Arc	Arc	Arc/ab	Arc/ab	ab	ab	ab	ab		1
<i>Citullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. et Nakai		Neo	Neo	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc		3
<i>Conium maculatum</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	2 (cf.)	1
<i>Consolida regalis</i> S.F. Gray	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc?	Arc		2
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	21, 33, 36	2
<i>Coriandrum sativum</i> L.	Neo	Neo	Neo	Neo	Neo	Neo	Arc	Arc	24	3



<i>Corispermum hyssopifolium</i> L.		Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	ab		1
<i>Crepis biennis</i> L.	Arc	Neo/ab	ab	Neo/ab	Neo/ab				4
<i>Cucumis sativus</i> L.		Arc	Arc	Arc	Arc		Arc	11	3
<i>Cuscuta epilinum</i> Weihe	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc		Arc		2
<i>Cuscuta europaea</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab		ab		2
<i>Cydonia oblonga</i> Mill.			Neo				Arc		3
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc		Arc		1
<i>Daucus carota</i> subsp. <i>sativus</i> (Hoffm.) Arcang.	Neo?	Arc	Arc	Arc	Arc		?	5, 11	3
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc		ab	30 (cf.), 41	1
<i>Dracocephalum thymiflorum</i> L.	Neo	Neo?	Arc/Neo	Arc	Arc/ab		ab		2
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv.	Neo	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc		Arc	1, 2, 10, 11, 14, 15, 17, 19, 21, 30, 34, 40	2
<i>Echium vulgare</i> L.		Arc/ab	Arc/Neo/ab	Neo/ab	ab		Arc	41	1
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.			Neo	Neo	Neo		Arc		3
<i>Erodium cicutarium</i> L'Herit	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc		ab	41	2
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	Arc	Arc	ab	ab	Arc/ab		ab		1
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Neo	Arc	Arc	Neo	Arc			41	1
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench		Arc	Arc	Arc	Arc		Arc?	11, 13, 21, 34	3
<i>Fagopyrum tataricum</i> (L.) Gaertn.	Neo	Neo	Neo	Neo	Arc		Arc?		2
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		Arc	1, 2, 10, 11, 14, 15, 18, 19, 21, 26, 30, 33, 38, 39, 41	2
<i>Fumaria officinalis</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		Arc	41	2
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	ab?	Arc	Arc	Arc	Arc		ab?	34, 39 (sp.), 41	2
<i>Galeopsis ladanum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		ab?	33, 34, 36, 39 (sp.)	2
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		ab?	10, 11, 18, 19, 21, 33, 34, 36, 39 (sp.), 41	2
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc		ab?	39 (sp.)	2
<i>Galium album</i> Mill.	Arc	ab	ab	ab	ab		ab		4
<i>Galium spurium</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc		ab?	1, 2, 17 (sp.), 41	2
<i>Gentianella amarella</i> (L.) Börner.	Arc	ab	ab	ab	ab				4
<i>Geranium pratense</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab		ab		4
<i>Geranium pusillum</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc		ab?		1
<i>Gypsophila muralis</i> L.	Neo	Arc	Arc	ab	ab		ab		2
<i>Hordeum distichon</i> L.			Arc	Arc	Arc		Arc		2
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		Arc	1, 2, 3, 6, 7, 10, 13, 15, 16, 21, 26, 32, 33, 34, 39, 40	3
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		Arc	1, 2, 16, 26, 30, 38	1
<i>Lactuca serriola</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc		ab		1

Таблица 2. Продолжение

<i>Lamium album</i> L.	Neo	Arc	ab	ab/Neo	ab/Neo	Nco			2
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc	ab	34		2
<i>Lamium confertum</i> Fr.	Neo	Arc							2
<i>Lamium hybridum</i> Vill.	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc	Arc				1
<i>Lamium purpureum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	ab	34, 41		1
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc/ab	ab			2
<i>Lens culinaris</i> Medik.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 6, 11, 12, 14, 15, 21, 23, 27, 30, 34, 40		3
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	Neo	ab	Arc/ab	Arc/ab	ab				1
<i>Lepidium ruderale</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	ab			1
<i>Linum usitatissimum</i> L.	Neo?	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	2, 11, 13, 15, 21, 23, 34, 41		2
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Arc	Neo	Neo	Neo	Neo				1
<i>Lolium remotum</i> Schrad.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc			2
<i>Lolium temulentum</i> L.	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc	Arc/Neo		1		1
<i>Malva domestica</i> Borkh.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	11		3
<i>Malva neglecta</i> Wallr.		Neo	Arc	Arc/Neo	Arc	ab			1
<i>Malva pusilla</i> Smith	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	34		1
<i>Malva verticillata</i> L.		Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo				1
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	Arc	ab	ab	ab	ab	ab			2
<i>Melilotus albus</i> (L.) Medik.	Neo	Arc/Neo	Arc	Arc/Neo	Arc	ab	41		1
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pallas	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc	ab			1
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	Arc	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc	ab	34, 41		2
<i>Myosurus minimus</i> L.	Arc	Arc/ab?	ab	ab	ab	ab	41		2
<i>Nepeta cataria</i> L.	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	ab	30 (sp.), 39 (sp.)		1
<i>Neslia paniculata</i> (L.) Desv.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	12, 17, 18, 21, 25, 26, 30, 34		2
<i>Oryza sativa</i> L.				Neo		Arc	24, 29		3
<i>Panicum miliaceum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 3, 6, 7, 13, 15, 16, 21, 33, 34, 39, 40		3
<i>Papaver somniferum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc			3
<i>Peganum harmala</i> L.									1
<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Delarbe	Arc	ab	ab	ab	ab	ab			4
<i>Petroselinum crispum</i> (Mill.) A.W. Hill	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc			3
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab			4
<i>Pisum sativum</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 2, 7, 11, 13, 15, 21, 26, 32, 33, 34, 40		3
<i>Plantago major</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab			4
<i>Plantago media</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab			4

<i>Poa annua</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	1
<i>Polygonum x arenastrum</i> Boreau	Neo	Neo	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	1
<i>Polygonum aviculare</i> L.	Arc	Arc	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	1, 10, 11, 21, 25	1
<i>Polygonum calcatum</i> Lindm.	Arc	Neo	ab	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	1
<i>Polygonum x neglectum</i> Bess.	Neo	ab	ab	Arc	Arc	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	1
<i>Potentilla norvegica</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	4
<i>Puccinellia distans</i> (L.) Parl.	Neo	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Neo/ab	Neo/ab	Neo/ab	Neo/ab	4
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	40	2
<i>Raphanus sativus</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	3
<i>Salix euxina</i> I.V. Belyaeva	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	3
<i>Salsola tragus</i> L.	Neo	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo/ab	Arc/Neo/ab	Arc/Neo/ab	21 (cf.)	1
<i>Sambucus racemosa</i> L.	Neo	Neo	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	32 (sp.)	4
<i>Saponaria officinalis</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	1
<i>Scleranthus annuus</i> L.	Arc	ab	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	ab	ab	ab	ab	2
<i>Secale cereale</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 3, 6, 10, 11, 13, 15, 21, 26, 32-34, 39, 40	3
<i>Senecio vulgaris</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Neo	Neo	1
<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.		Neo	Arc	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc	8, 15, 21, 34, 42	3
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. et Schult.	Neo	Neo	Arc	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc	1, 7 (sp.), 15, 17, 19, 30, 34, 40	2
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	Neo	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 7 (sp.), 10, 17, 19, 20, 30, 34, 40	2
<i>Silene noctiflora</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc	Arc	Arc	ab	33, 34, 36	2
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Gareke	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	4
<i>Sinapis arvensis</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	6, 10, 11, 13, 15, 21, 26, 30 (sp.), 32, 34, 38, 39	2
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo/ab	Arc/Neo/ab	ab	ab	1
<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc/ab	Arc/ab	Arc/ab	1
<i>Solanum nigrum</i> L.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 15, 19, 21, 25, 28, 30, 40	2
<i>Sonchus arvensis</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	2
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	41	2
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	ab?	ab?	2
<i>Spergula arvensis</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	1, 2, 11, 15, 18, 21, 41	2
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	2
<i>Stachys annua</i> (L.) L.	Neo	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	17, 30, 33, 34, 36, 37	2
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	2
<i>Thlaspi arvense</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	9, 10, 15, 21, 26, 30, 33, 34, 36, 41	2
<i>Trifolium hybridum</i> L.	Neo	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	2
<i>Trifolium repens</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	4
<i>Trifolium pratense</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	4

Таблица 2. Окончание

<i>Trifolium spadiceum</i> L.	Arc	ab	ab	ab	ab				4
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	ab?		34, 41	2
<i>Triticum aestivum</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		1, 2, 6, 7, 10, 11, 13, 14, 16-23, 27, 29, 33-36, 38, 39, 41, 42	3
<i>Triticum durum</i> Desf.		Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc/Neo			36	3
<i>Urtica urens</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		34, 41	1
<i>Vaccaria hispanica</i> (Mill.) Rauschert	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc?		10	2
<i>Veronica arvensis</i> L.	Arc	Arc	Arc	Arc/Neo	Arc	Arc?		21 ( <i>V. verna/arvensis</i> ), 22 (sp.)	2
<i>Vicia angustifolia</i> Reichard	Arc	ab	Arc/ab	Arc/Neo/ab	ab	ab			2
<i>Vicia faba</i> L.	Neo	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		1, 2, 11, 21, 40	3
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc?		34	2
<i>Vicia sativa</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc	Arc/Neo				3
<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.	Arc	Neo	Arc/ab	Arc/Neo	ab	ab			2
<i>Viola arvensis</i> Murray	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc	Arc		34	2
<i>Xanthium strumarium</i> L.	Neo	Neo	Arc/Neo	Arc/Neo	Arc	ab?		21, 30	1

**Регионы:** КК – Кольско-Карельский, ВБ – Восточно-Балтийский, ДВВ – Двинско-Верхневолжский, СП – Поволжский, ВД – Волго-Донской, ЮВ – Юго-Восточный (см. таблицу 4).

**Статус вида:** Arc – археофит, Neo – неофит, ab – абортгенный, ? – статус не ясен.

\* – ссылки на археоботанические находки и исторические материалы: 1 – Альслебен, 1997; 2 – Альслебен, 1997; 3 – Андреев и др., 2014; 4 – Бронникова, Успенская, 2007; 5 – Голохвастов, 1849; 6 – Горбаненко, 2013; 7 – Горбаненко, Меркулов, 2015; 8 – Горбаненко, Меркулов, 2015; 9 – Зюганова, 2004; 10 – Кирьянов, 1952; 11 – Кирьянов, 1959; 12 – Кирьянова, 1979; 13 – Кирьянова, Пушкина, 2008; 14 – Лебедева, 2004; 15 – Лебедева, 2005; 16 – Лебедева, 2008; 17 – Лебедева, 2009а; 18 – Лебедева, 2009б; 19 – Лебедева, 2009в; 20 – Лебедева, 2009г; 21 – Лебедева, 2017; 22 – Лебедева, 2018; 23 – Лебедева, 2019; 24 – Лебедева, Кубанкин, 2014; 25 – Лебедева, Сергеев, 2017; 26 – Лебедева, Сергеев, 2018; 27 – Лебедева и др., 2016; 28 – Макаров и др., 2014; 29 – Сергеев, Лебедева, 2021; 30 – Сергеев, Лебедева, 2018; 31 – Сулягина, 2013; 32 – Трофимова и др., 2016; 33 – Туганаев, 1973; 34 – Туганаев, Туганаев, 2004; 35 – Туганаев, Туганаев, 2008; 36 – Туганаев, Туганаев, 2009; 37 – Хмельов, 1973; 38 – Чухина, Шитов, 2008; 39 – Шитов и др., 2007; 40 – Alsleben, 2001; 41 – Lempiäinen, 1995; 42 – Tuganaev, 2002.

sp. – вид определен до рода, cf. – не точная идентификация.

М – основной тип местообитания: 1 – рудеральный, 2 – сегетальный, 3 – культура, 4 – интразональный.



такие виды, как *Bunias orientalis*, *Cichorium intybus*, *Lactuca serriola*, *Lamium album*, *Malva neglecta*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*. К сожалению, археологические (археоботанические) свидетельства присутствия вышеперечисленных видов в древние времена на нашей территории практически отсутствуют. Из группы таких потенциальных археофитов присутствие вида в раннее историческое время на территории ЕР подтверждено лишь для *Bunias orientalis* [Лебедева, 2005] и *Melilotus albus* [Lempiäinen, 1995], правда, только в одной из областей ЕР.

Ниже при идентификации области первичного ареала для археофитов ЕР использована информация о статусе вида в других частях его ареала, прежде всего в разных регионах Европы. Характер распространения и инвазионный статус видов на территории Европы приведён по литературным данным (табл. 3) и далее при описании видовых ареалов с указанием каких-либо стран и частей Европы библиографическая ссылка уже не дана.

б) Археофиты имеют более или менее стабильный ареал, и в регионах, куда они вселились давно, в современный временной отрезок не наблюдается такого быстрого расширения их распространения, какое можно отметить для некоторых неофитов. Любые же изменения их ареалов в настоящее время связаны с изменениями условий местообитаний и утратой таких мест, что характерно и для аборигенных видов.

в) Многие археофиты становятся неофитами за пределами их основного вторичного

ареала. Например, значительное число видов, известных как археофиты в странах Европы, интродуцировано в Америку после её открытия Х. Колумбом или в Австралию [Preston et al., 2004; La Sorte, Pyšek, 2009]. На территории двух последних частей света они считаются неофитами.

**Наиболее ранние находки видов, известные по датам находок до выбранного временного рубежа.** Для ЕР этот критерий не работает, поскольку самые первые сборы известны лишь с конца XVIII в. Однако в некоторых странах такие сведения имеются, например, в Великобритании известны даты первых находок видов, сделанных в середине XVI в. (!) [Preston et al., 2004]. В ряде случаев указание на наличие вида в самых ранних сводках флоры для некоторых регионов ЕР можно использовать как доказательство «давнего присутствия» вида в регионе в совокупности с другими критериями.

Дополнительными подтверждениями того, что вид проник давно или в современный отрезок времени, могут служить также некоторые критерии, используемые при разделении природных и чужеродных видов [Webb, 1985; Rich, Pryor, 2003]: **частота известных случаев натурализации, генетическое разнообразие, особенности репродукции, идентификация возможных векторов инвазии, использование человеком.**

Важно подчеркнуть, что ни один критерий не является абсолютным доказательством того, что вид попал на территорию в «ранне-исторические» времена. Необходимо исполь-

**Таблица 3.** Используемые интернет- и литературные источники по распространению и статусу видов в разных регионах Европы

Регионы Европы	Страна (ссылка)
Атлантическая	Великобритания [Preston et al., 2004], Ирландия [Williamson et al., 2008]
Центральная	Венгрия [Terpó et al., 1999], Германия [BiolFlor, electronic resource], Польша [Tokarska-Guzik, 2005; Zając, Zając, 2011], Словакия [Medvecká et al., 2012], Чехия [Pyšek et al., 2012], Швейцария [Richner, 2014; Info Flora, electronic resource]
Средиземноморье (Южная Европа)	Греция [Flora of Greece, electronic resource], Испания [Flora iberica, 1986–2021], Италия [Celesti-Grappo et al., 2009; Portale della Flora d'Italia, electronic resource], Португалия [Flora Iberica, 1986–2021], Франция [Tela Botanica, electronic resource], Хорватия [Flora Croatica Database, electronic resource]
Северная	Все страны [Flora Nordica, 2000, 2001], Норвегия [Artsdatabanken, electronic resource], Финляндия [Suominen, Hämet-Ahti, 1993], Швеция [SLU Artsdatabanken, electronic resource]
Восточная	Беларусь [Третьяков, 1998; Савчук, 2012; Мялик, 2016], Украина [Протопопова, 1991; Mosyakin, Yavorska, 2002; Завьялова, 2019]

зовать комбинацию из целого ряда критериев, и даже в этом случае остаются сомнения, является ли вид чужеродным и в какой временной период он проник.

### **Археофиты Европейской России: материалы и методы**

Выделение археофитов проведено на основании данных по региональным флорам [Туганаев, Пузырёв, 1988; Александрова и др., 1996; Бакин и др., 2000; Васюков, 2004; Григорьевская и др., 2004; Казакова, 2004; Полуянов, 2005; Борисова, 2007; Доронина, 2007; Кравченко, 2007; Афанасьев, Лактионов, 2008; Еленевский и др., 2008; Шереметьева и др., 2008; Лактионов, 2009; Нотов, 2009; Сосудистые растения..., 2010; Бобкина и др., 2011; Гафурова, 2014; Раков и др., 2014; Мулдашев и др., 2017]. Дополнительно для уточнения распространения видов в регионах ЕР использованы материалы ряда опубликованных флор [Определитель..., 2010; Решетникова и др., 2010; Майоров и др., 2012; Флора Нижнего Поволжья, 2018] и GBIF [electronic resource].

Археофитами считались виды, имеющие такой статус по региональным сводкам для двух и более областей ЕР, за некоторым исключением. Так виды, считающиеся археофитами только в Карелии, включены в список на основании описания их статуса в соответствующей региональной флоре [Кравченко, 2007] и значимости данной территории для северной части ЕР. Аналогичные решения приняты для видов-археофитов Астраханской области [Афанасьев, Лактионов, 2008] и Юго-Восточного региона. Виды, которые были отмечены как археофиты в региональных флорах лишь в одной из областей (кроме Карелии и Астраханской области), не рассматривались, поскольку нужны доказательные подтверждения их нахождения в регионе в ранний исторический период.

Обоснование времени инвазии видов проведено с учётом критериев, перечисленных выше. Для значительной части видов статус по этому признаку уточнялся по имеющимся находкам в археологических материалах. Полный список археофитов и перечень использованных материалов по археоботаническим находкам приведены в таблице 2.

Инвазионный статус чужеродных видов оценен с помощью классификации, учитывающей различные барьеры, которые преодолевают виды при попадании на новую территорию [Richardson et al., 2000; Blackburn et al., 2011], включая случайные виды, натурализовавшиеся и инвазионные.

Разные мнения существуют в отношении оценки статуса по времени инвазии культивируемых видов, которые могут быть встречены одичавшими. Некоторые из них культивировались практически с начала земледельческой деятельности, но не натурализуются, то есть не формируют самоподдерживающиеся популяции, хотя продолжают встречаться, поскольку их продолжают выращивать и в настоящее время. Несмотря на давность их присутствия на территории регионов, некоторые авторы не признают такие не натурализовавшиеся виды археофитами (см. например, [Preston et al., 2004]). Большинство же исследователей включают в группу археофитов все чужеродные виды, известные для конкретной территории до определённого временного рубежа независимо от их инвазионного статуса [Medvecká et al., 2012; Ryšek et al., 2012; BiolFlor, electronic resource], такое решение обычно принято на основании исторических и археоботанических доказательств присутствия видов. В данной работе мы придерживаемся такого же мнения.

Учитывая относительное сходство природных условий в соседних областях, а также историю их развития в «раннее историческое» время, территория ЕР поделена на шесть регионов, для каждого из которых возможен более или менее единый набор археофитов: Кольско-Карельский, Восточно-Балтийский, Двинско-Верхневолжский, Поволжский, Волжско-Донской и Юго-Восточный (табл. 4). Следует подчеркнуть, что данное деление на регионы условно, оно не претендует на флористическое и проведено с целью возможности выделения археофитов в тех областях, для которых эта группа не представлена.

Для каждого из регионов составлен список археофитов. В итоговый список не были включены виды, которые считались археофитами авторами только одной региональной

Таблица 4. Деление ЕР по флористическому составу археофитов

Регион	Административные единицы* (области, республики)	Флористическое деление [Флора европейской части... 1974]	Преобладающая природная зона	Культуры (основные)	
				Бронзовый век	Железный век
Кольско-Карельский (КК)	Архангельская, Карелия, Коми, Мурманская	Карело-Мурманский, Двинско-Печорский	Средняя тайга, северная тайга	Культура сетчатой керамики	Ананьинская
Восточно-Балтийский (ВБ)	Вологодская, Ленинградская, Новгородская, Псковская	Ладожско-Ильменский	Южная тайга	Культура сетчатой керамики	Ильменская
Двинско-Верхневолжский (ДВВ)	Владимирская, Ивановская, Костромская, Московская, Нижегородская, Смоленская, Тверская, Ярославская	Верхне-Волжский, Верхне-Днепровский	Южная тайга, широколиственно-хвойные леса	Фатьяновская	Дьяковская, Днепро-Двинская
Поволжский (СП)	Башкортостан, Кировская, Пермская, Самарская, Татарстан, Удмуртия, Ульяновская, Чувашия	Волжско-Камский, Заволжский	Широколиственные леса, лесостепь, степь	Фатьяновская, Абашевская, Полтавкинская	Городецкая, Савроматская
Волжско-Донской (ВД)	Белгородская, Брянская, Воронежская, Калужская, Курская, Липецкая, Мордовия, Орловская, Пензенская, Рязанская, Тамбовская, Тульская	Волжско-Донской	Широколиственные леса, лесостепь, степь	Ямная, Полтавкинская, Катакомбная, Срубная	Городецкая, Мошинская, Юхновская, Скифская
Юго-Восточный (ЮВ)	Астраханская, Волгоградская, Калмыкия, Ростовская, Саратовская	Нижне-Волжский, Нижне-Донской, Заволжский (тог)	Степь	Майкопская, Ямная, Катакомбная, Срубная	Скифская, Сарматская

Примечание: \* **полужирным** шрифтом выделены административные единицы, для которых во флористических списках археофиты известны, и эта информация использована для выявления археофитов всего региона.

флоры (из всех регионов), и не удалось найти никаких подтверждений давности их «присутствия».

Один из основополагающих принципов при составлении списков – это консервативный подход, при котором по возможности (но не во всех случаях) сохранена информация из региональных источников, в которых археофиты приведены. Соответственно внутри региона список археофитов хоть и является более или менее единым для его областей, но возможны и некоторые вариации. Так, не все области крупного региона имеют одинаковый набор археофитов: некоторые виды могут считаться археофитами только в какой-либо из частей региона в соответствии с авторской концепцией, например, только в южных областях, но в северных областях авторами соответствующих региональных флор они отнесены к неофитам. Для тех областей, где ранее археофиты не были выделены или нет соответствующих публикаций (например, в Белгородской, Брянской, Вологодской, Владимирской, Калужской, Костромской, Московской, Нижегородской, Новгородской, Орловской, Псковской, Саратовской, Смоленской, Тамбовской, Ярославской областях, Республике Калмыкии), предложено использовать список археофитов соответствующего региона, некоторые археофиты подтверждены археоботаническими находками в археологических памятниках из этих областей.

В разделе «Конспект археофитов ЕР» приведено описание части видов по следующим критериям: географическое распространение, тип местообитания (на территории ЕР), археоботанические находки, инвазионный статус, возможный вектор инвазии, частота известных случаев натурализации. Инвазионный статус рассмотрен в широком смысле, включая статус вида по времени инвазии.

### **Археофиты Европейской России: региональная дифференциация**

На основании анализа региональных флористических списков и материалов археоботанических исследований для территории ЕР предложены 184 вида, которые можно считать археофитами в её разных регионах (табл. 2). Учитывая тот факт, что территория ЕР не

однородна по своим условиям, некоторые виды являются археофитами лишь для части регионов, в соседних областях они могут быть по своему статусу либо видами природной флоры, либо чужеродными неофитами. И дело, скорее всего, не в различных взглядах на характер присутствия и время инвазии разных видов, а в большой протяжённости территории ЕР и невозможности одномоментного расселения на таком пространстве.

**Кольско-Карельский (КК) регион.** Отнесение видов к археофитам этого региона проведено по материалам из Карелии М.Л. Раменской [1983] и А.В. Кравченко [2007].

В качестве археофитов выделено 77 видов (табл. 2). Многие виды, отмеченные как археофиты для Карелии, проникли в «давнее время» и на территорию Финляндии [Suominen, Hämet-Ahti, 1993]: *Agrimonia eupatoria*, *A. pilosa*, *Agrostemma githago*, *Anthemis arvensis*, *Apera spica-venti*, *Arctium tomentosum*, *Brassica rapa* subsp. *campestris*, *Buglossoides arvensis*, *Camelina alyssum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Carum carvi*, *Centaurea cyanus*, *C. jacea*, *Chenopodium album*, *Cirsium vulgare*, *Cuscuta europaea*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fallopia convolvulus*, *Galeopsis ladanum*, *G. speciosa*, *G. tetrahit*, *Galium album*, *G. spurium*, *Gentianella amarella*, *Hordeum vulgare*, *Hyoscyamus niger*, *Lamium hybridum*, *L. purpureum*, *Myosotis arvensis*, *Myosurus minimus*, *Persicaria lapathifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago major*, *P. media*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla norvegica*, *Raphanus raphanistrum*, *Scleranthus annuus*, *Senecio vulgaris*, *Silene vulgaris*, *Sinapis arvensis*, *Sonchus arvensis*, *S. asper*, *S. oleraceus*, *Spergula arvensis*, *Spergularia rubra*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *T. spadicum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Urtica urens*, *Veronica arvensis*, *Vicia hirsuta*, *V. tetrasperma*, *Viola arvensis*.

Для данного региона характерны инвазии видов с северной границей естественного ареала в районе 60–62° с. ш. 60 археофитов натурализовались в регионе, из них инвазионными (инвазионными в данном исследовании считались виды, широко распространившиеся на территории рассматриваемого региона [Richardson et al., 2000]) в южной половине Кольско-Карельского региона (на юге



Карелии) можно считать 15 видов (*Chenopodium album*, *Crepis biennis*, *Fallopia convolvulus*, *Fumaria officinalis*, *Lolium multiflorum*, *Persicaria lapathifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Trifolium spadicum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Urtica urens*), а для всего региона такие виды не отмечены.

**Восточно-Балтийский (ВБ) регион.** Отнесение к археофитам проведено в основном по А.Ю. Дорониной [2007], а также с учётом археоботанических находок в данном регионе [Кирьянов, 1952, 1959; Кирьянова, 1979; Lempiäinen, 1995; Альслебен, 1997, 2009; Alsleben, 2001; Шитов и др., 2007; Чухина, Шитов, 2008].

В качестве археофитов выделены 87 видов. Давность инвазии больше половины из них (52 вида) подтверждена археоботаническими находками средневекового времени. Значительный перечень археоботанических данных приведён в работах А.В. Кирьянова [1952, 1959]. В публикации Lempiäinen [1995] указаны 23 вида из вышеприведённого списка, их остатки идентифицированы в слоях XII–XIV вв. при раскопках крепости Корелы (Käkisalmi) в Приозерске Ленинградской области. Остатки *Berteroa incana*, *Hordeum vulgare*, *Panicum milliaceum*, *Secale cereale*, *Sinapis arvensis* и *Triticum aestivum* обнаружены также при раскопках (IX в.) в Старой Ладогге [Шитов и др., 2007]. В этой же работе приведены данные об остатках, идентифицированных до рода: *Nepeta* sp., эта находка скорее всего может относиться к *Nepeta cataria*, который является археофитом в Центральной, Атлантической и Восточной Европе.

46 видов археофитов натурализовались, 2 из них инвазионные (*Lamium album*, *Polygonum aviculare*).

**Двинско-Верхневолжский (ДВВ) регион.** Выделение археофитов проведено по материалам Е.А. Борисовой [2007] и А.А. Нотова [2009], а также археоботанических находок из разных областей данного региона [Кирьянова, 1979; Лебедева, 2005, 2008, 2009а, б, в, г, 2017; Бронникова, Успенская, 2007; Кирьянова, Пушкина, 2008; Макаров и др., 2014; Ершова, Кренке, 2017].

Отмечены 122 вида археофитов (табл. 2). Только 34 вида подтверждены археоботаническими материалами. 75 археофитов натурализовались, 12 из них можно считать инвазионными в регионе (*Atriplex patula*, *A. prostrata*, *Bunias orientalis*, *Chenopodium rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Lactuca serriola*, *Lepidium ruderales*, *Salix euxina*, *Saponaria officinalis*, *Sisymbrium officinale*, *Solanum nigrum*, *Sonchus arvensis*).

**Волжско-Донской (ВД) регион.** Выделение археофитов проведено с учётом материалов А.Я. Григорьевской и соавторов [2004], В.М. Васюкова [2004], М.В. Казаковой [2004], А.В. Полуянова [2005], И.С. Шереметьевой и соавторов [2008], Т.Б. Силаевой и соавторов [Сосудистые растения..., 2010], Н.С. Ракова и соавторов [2014]. Дополнительно использованы сведения по археоботаническим находкам [Зюганова, 2004; Лебедева, 2004; Горбаненко, 2013, 2014; 2015; Сулягина, 2013; Андреев и др., 2014; Горбаненко, Меркулов, 2015; Разуваев, Горбаненко, 2015].

Для этого региона выявлено 124 вида археофитов (табл. 2). 35 из них подтверждены археоботаническими материалами. 80 видов натурализовались, из них 19 инвазионные хотя бы в одной из областей региона (*Acorus calamus*, *Ammannia rusticana*, *Atriplex prostrata*, *A. sagittata*, *Bunias orientalis*, *Centaurea cyanus*, *Chenopodium hybridum*, *Ch. rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Lactuca serriola*, *Salix euxina*, *Sambucus racemosa*, *Saponaria officinalis*, *Setaria pumila*, *S. viridis*, *Silene noctiflora*, *Sisymbrium loeselii*, *Sonchus asper*, *Spergula arvensis*).

**Поволжский (СП) регион.** Археофиты выделены в соответствии с работами В.В. Туганаева и А.Н. Пузырёва [1988], О.В. Бакина и соавторов [2000], М.М. Гафуровой [2014], А.А. Мулдашева и соавторов [2017] и на основании палинологических и археоботанических находок остатков растений [Туганаев, Туганаев, 2002; Туганаев, Туганаев, 2004; Туганаев, Туганаев, 2009; Курманов, Ишбирдин, 2015; Лаптева и др., 2016; Трофимова и др., 2016; Лебедева, 2018, 2019; Лебедева, Сергеев, 2018; Сергеев, Лебедева, 2021].

В образцах из средневековых поселений Волжско-Камского Предуралья подтвержде-

но наличие 51 вида археофитов, из них 37 обнаружены при анализе археологического материала из городища Иднакар в Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004].

К археофитам отнесены 127 видов, 77 видов натурализовались, 8 из них инвазионные (*Armoracia rusticana*, *Atriplex prostrata*, *A. tatarica*, *Echinochloa crus-galli*, *Lactuca serriola*, *Salix euxina*, *Setaria viridis*, *Sisymbrium loeselii*).

**Юго-Восточный (ЮВ) регион.** Отнесение к археофитам проведено по публикациям В.Е. Афанасьева и А.П. Лактионова [2008], А.П. Лактионова [2009] и с учётом археоботанических находок [Лебедева, Кубанкин, 2014; Лебедева, Сергеев, 2017; Сергеев, 2018].

В качестве археофитов выделены 74 вида, натурализовались 34 вида, инвазионных – 2 (*Echinochloa crus-galli*, *Elaeagnus angustifolia*).

Среди археофитов ЕР всего 27 видов можно считать археофитами для всех выделенных крупных регионов ЕР, их них натурализовались (хотя бы в одной из областей региона) 14 видов: *Agrostemma githago*, *Apera spica-venti*, *Brassica campestris*, *Cannabis sativa*, *Capsella bursa-pastoris*, *Centaurea cyanus*, *Fallopia convolvulus*, *Fumaria officinalis*, *Hyoscyamus niger*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Sonchus arvensis*, *S. asper*, *Urtica urens*. Всего же из 184 археофитов 141 вид (76.2%) натурализовался хотя бы в одной из областей ЕР.

Большинство археофитов – широко распространённые виды. Если учесть время их появления в разных регионах Европы, то виды, принятые как археофиты для всех частей ЕР, в основном связаны с ранними временными отрезками их обнаружения и в Европе: неолитом, энеолитом или ранней бронзой [Pokořná et al., 2018]. То есть это виды, которые по своим биологическим свойствам обладают высоким инвазионным потенциалом, благодаря чему смогли обосноваться в регионах с разными макроэкологическими условиями с самого начала деятельности человека. Некоторые из них сохраняют свои инвазионные свойства до сих пор, например, *Apera spica-venti*, *Echinochloa crus-galli*, *Fallopia convolvulus*, *Sonchus arvensis* [Půšek et al., 2012; Агроэкологический атлас, electronic resource].

В основном – это виды сельскохозяйственных земель. При оценке «донорства» среди чужеродных видов, натурализовавшихся где-либо, отмечено, что доля видов пахотных земель наибольшая по сравнению с другими типами местообитаний [Kalusová et al., 2017].

Несмотря на значительные перекрытия в списках видов, крупные регионы различаются по набору археофитов. Наибольшие отличия очевидны в Кольско-Карельском регионе, для которого в качестве археофитов отмечены виды с границей ареала в районе 60–62° с. ш. Среди археофитов только этого региона *Agrimonia eupatoria*, *A. pilosa*, *Carum carvi*, *Centaurea jacea*, *Chaerophyllum prescottii*, *Crepis biennis*, *Galium album*, *Gentianella amarella*, *Geranium pratense*, *Lolium multiflorum*, *Melandrium album*, *Persicaria lapathifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago major*, *Plantago media*, *Poa annua*, *Potentilla norvegica*, *Silene vulgaris*, *Spergularia rubra*, *Stellaria media*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*, *Trifolium spadicum*. Все эти виды – обычные компоненты природной флоры в областях южнее Карелии. Своеобразие остальных регионов значительно менее яркое, и свойственных только им видов мало. Только в областях Поволжского региона в качестве археофитов отмечены *Adonis aestivalis*, *Bromus japonicus*, *Chenopodium strictum*, *Malva verticillata*, а в Юго-Восточном – *Abutilon theophrasti*, *Cydonia oblonga*, *Oryza sativum*, *Peganum harmala*. Основные различия между регионами связаны с набором видов с северной или южной границами сплошного распространения с учётом времени интродукции, поскольку значительная часть анализируемых видов имеет двойной статус: археофиты на юге или в средней полосе ЕР и неофиты в более северных регионах. Так, для ВВ региона в качестве археофитов отмечены *Atriplex patula*, *Berteroa incana*, *Bromus arvensis*, *B. secalinus*, *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Conium maculatum*, *Cuscuta epilinum*, *Descurainia sophia*, *Echium vulgare*, *Euphorbia helioscopia*, *Lamium amplexicaule*, *Lolium remotum*, *Melilotus albus*, *Psammophiliella muralis*, *Setaria viridis*, *Vaccaria hispanica*, а севернее Ленинградской области эти виды – неофиты. В областях ДВВ региона северная граница давнего вселения у

*Atriplex prostrata, Bromus hordeaceus, Bunias orientalis, Camelina sativa, Cichorium inthybus, Convolvulus arvensis, Cynoglossum officinale, Dracocephalum thymiflorum, Geranium pusillum, Lactuca serriola, Leonurus quinquelobatus, Lepidium ruderales, Lolium temulentum, Malva neglecta, Neslia paniculata, Saponaria officinalis, Setaria pumila, Silene noctiflora, Sisymbrium loeseli, Solanum nigrum, Stachys annua.* В ВД и СП регионах проходит граница между ранним и поздним вселением для *Acorus calamus, Aethusa cynapium, Atriplex hortensis, Axyris amaranthoides, Ballota nigra, Corispermum hyssopifolium, Sambucus racemosa.*

Вероятнее всего разновременные границы появления вида в разных регионах связаны с различиями природных условий и «консервативностью» флоры в освоении новых территорий. На примере исследования земледелия в Новгородской области по археоботаническим материалам А.В. Кирьянов отмечает единообразие состава сорно-полевых видов на протяжении почти тысячелетнего отрезка, что связано со сходством «современных и древних природных условий» [Кирьянов, 1959, с. 332].

Разные векторы инвазии также могут быть причиной существования разновременных по появлению и обоснованию популяций. В качестве примера можно привести расселение *Acorus calamus*. Это юго-восточноазиатский вид, и на территории ЕР, вероятно, было несколько разновременных очагов формирования его вторичного ареала.

По одной из версий, в регионы южной половины ЕР, аир, возможно, преднамеренно интродуцирован монголо-татарами, которые использовали его живые корневища для сохранения свежей воды во время своих походов (корневища аира болотного обладают бактерицидными свойствами) [Motley, 1994; Лактионов, 2009]. Хотя такую точку зрения трудно объяснить данными молекулярно-генетического анализа популяций аира из разных мест [Виноградова, 2004]. В разных частях своего ареала популяции аира различаются по хромосомной кратности генома ( $2n = 24$ ,  $2n = 36$ ,  $2n = 48$ ,  $2n = 66$ ). В природном ареале встречаются клоны со всеми уровнями кратности. В европейской части

своего вторичного ареала, включая ЕР, аир в основном представляет собой стерильную триплоидную популяцию и размножается только вегетативно. Триплоидные популяции выявлены также в Турции, Иране, на северо-западе Индии и в прилегающих районах Гималаев [Flora of Turkey, 1984; Avadhani et al., 2016; Gholipour, 2019]. На значительной части территории, которая относилась к Монгольской империи времен монголо-татарского нашествия, аир представлен тетраплоидными клонами [Виноградова, 2004], такая же плоидность в популяциях аира в тропических районах Индии, в Китае, Японии, на Тайване. В этом случае вариант с распространением аира на юге ЕР вместе с монголо-татарами сомнителен. Однако, все-таки возможна интродукция вида из Византии или областей Ближнего Востока с давних времён, учитывая его значимые фармакологические свойства и использование в медицинских целях.

В областях северо-запада и некоторых регионах средней полосы ЕР аир болотный скорее всего появился позднее XVI в. Есть указания на его выращивание в XVIII–XIX вв. в парках и частных коллекциях [Stephan, 1792; von Fischer, 1812]. В первом списке флоры Московской обл. аир приведён как отмеченный «в прудах садов» [Stephan, 1792, с. 16]; в начале XIX в. (1823–1826 гг.) он указан в каталогах ботанических садов Петербурга и Москвы [Виноградова, 2004]. Вероятно, его распространение обусловлено «бегством» из культуры, и по времени появления он является неофитом в этом регионе.

### **Археофиты Европейской России: особенности видовых ареалов и типов местообитания**

Для группы археофитов характерно преобладание сеgetальных видов, что во многом связано с высокой засорённостью посевов сорными видами на ранних этапах развития земледельческой культуры (рис. 1). Причинами этого были тип системы земледелия и несовершенство земледельческих орудий. С семенами высеваемых растений распространялись *Agrostemma githago, Vaccaria hispanica, Centaurea cyanus, Neslia paniculata, Galium spurium, Spargula sativa, Sinapis arvensis,*

*Galeopsis ladanum*, *Galeopsis bifida*, *Stachys annua*, *Thlaspi arvense* [Туганаев и др., 2011] и ряд других видов. По одним данным [Туганаев, Туганаев, 2004] засорённость в средние века могла достигать 300–400 семян сорных видов на 1000 зёрен, по другим материалам в ряде регионов она могла быть выше и достигала более 1000 семян на 1000 зёрен [Лебедева, 2019]. Исходя из поликультурности находок зерновых скоплений, В.В. Туганаев [Туганаев, Туганаев, 2009] объясняет также причину высокой засорённости посевов в прошлом смешанным составом высеваемых культур в Средневековье. Однако, по мнению Е.Ю. Лебедевой [2019], для такого вывода нет основания, поскольку этими авторами не учитывался археологический контекст находок.

Другой особенностью группы археофитов ЕР в целом является значительный процент рудеральных видов и видов интразональных местообитаний в структуре эколого-фитоценологических типов. Большую долю рудеральных видов в общем спектре можно объяснить инвазией из более южных регионов ЕР: в этой группе преобладают *чужеродные в ЕР* виды. Высокая доля видов интразональных местообитаний явно связана со значительной площадью ЕР и неоднородностью природных

условий с учётом всей её территории: резкое увеличение числа таких видов отмечено для Карело-Кольского региона (рис. 1).

Отличительная черта всего массива археофитов ЕР – высокая доля видов с природными ареалами, частично лежащими на территории ЕР (*чужеродные в ЕР*) (рис. 2), таких видов 96, а видов с предполагаемыми первичными ареалами, полностью лежащими за пределами ЕР (*чужеродные для ЕР*) – 88. Преобладание группы *чужеродных в ЕР* видов частично можно объяснить значительной протяжённостью ЕР и тем, что виды южных областей проникают в северные в результате деятельности человека. Например, для Карело-Кольского региона отмечено значительное число чужеродных видов (около 20%), северная граница нативных ареалов которых лежит в районе 60° с. ш. По экологии это виды интразональных местообитаний, в большинстве луговые, которые могли проникнуть на север по нарушенным местам вместе с расселением здесь человека и в результате с/х освоения территории русским населением в основном в Средневековье. Ещё одна причина высокой доли *чужеродных в ЕР* видов заключается в том, что с точки зрения биогеографического подразделения территория ЕР не однородна, её юго-восточные регионы попадают в Ира-

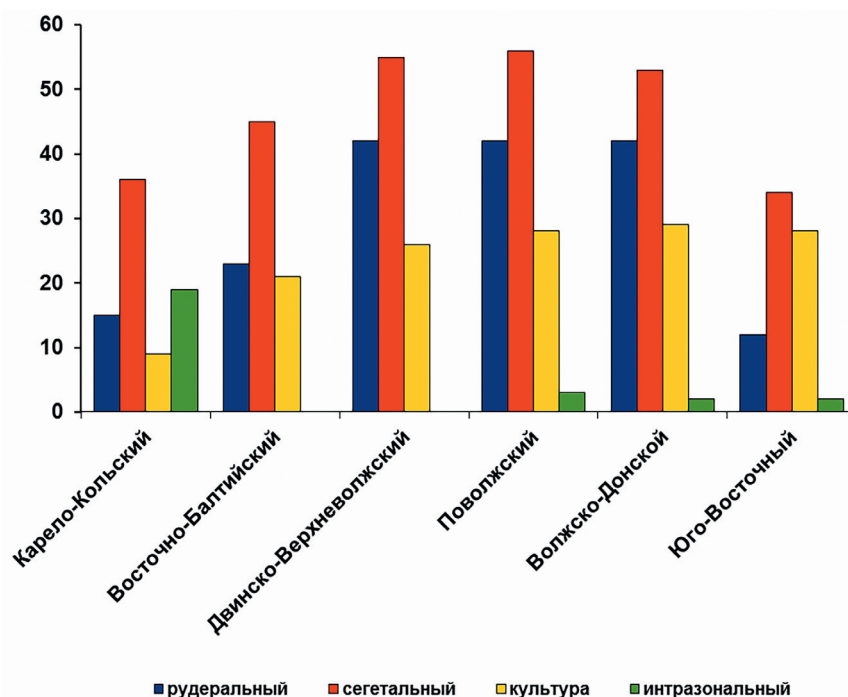


Рис. 1. Распределение числа археофитов по типам местообитаний для регионов ЕР.



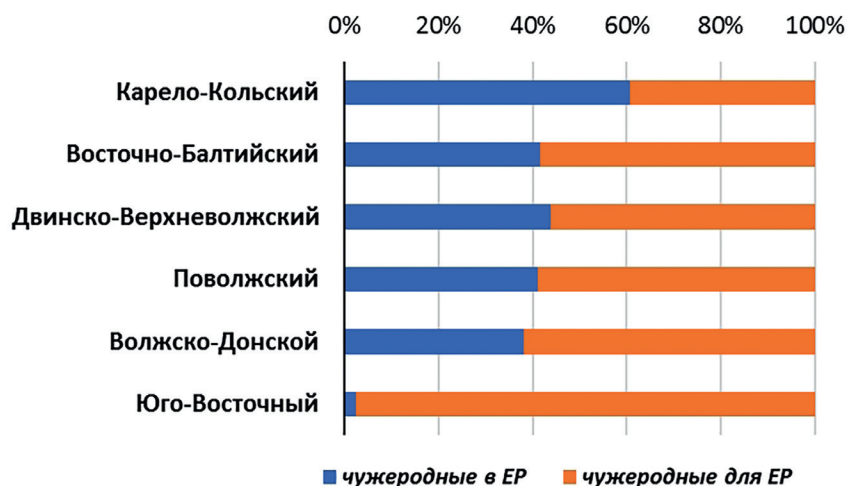


Рис. 2. Соотношение видов по типу ареалов в регионах ЕР.

но-Туранскую область [Тахтаджян, 1978], к которой относятся природные ареалы части видов, признанных археофитами.

По типу ареала среди археофитов больше всего средиземноморских видов (рис. 3). Средиземноморский регион в данном случае понимается широко, включая северную Африку и Переднюю Азию, поскольку именно здесь располагались одни из древних центров земледелия. По преобладающему ареалогическому типу спектр археофитов ЕР похож на соответствующие спектры некоторых европейских стран: высокая доля средиземноморских ви-

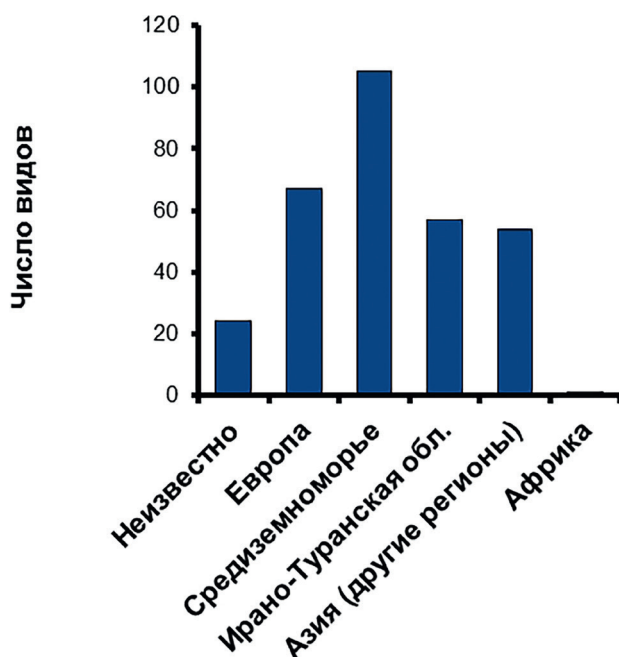


Рис. 3. Ареалогический спектр археофитов ЕР. Виды, чьи ареалы включали разные группы, указаны в каждой из них. Неизвестно – виды неясного происхождения.

дов соответствует основному вектору в этой группе – земледельческой культуре, развитие и распространение которой во многом шло из регионов восточной части Средиземноморья. Но в отличие от европейских стран (например, Чехии [Rušek et al., 2012]) среди археофитов ЕР велика доля азиатских видов, и, в частности, ирано-туранских. Последний факт можно объяснить значительным влиянием азиатских регионов на формирование флоры ЕР. Большой процент азиатских видов согласуется с точкой зрения о наличии нескольких одновременных неолитических центров и, по крайней мере, двух волн распространения неолита в Европе (включая европейскую часть России). Первая – «западная» – связана с распространением земледелия из Передней Азии и Ближнего Востока в страны Европы по средиземноморскому побережью и долинам крупных рек (Дуная, Рейна и др.). Вторая – «восточная» и более ранняя – представляет собой путь из азиатских регионов земледелия на востоке через степной коридор и далее по территории Русской равнины через степные области в её восточной части [Davison et al., 2007; Dolukhanov et al., 2009].

По способу инвазии среди археофитов явно преобладают непреднамеренно интродуцированные виды, в основном в результате засорения семенной смеси (спейрохория). Однако, известное использование ряда видов в пищу, с лекарственными и иными целями указывает также на возможность их культивирования с древних времен. Некоторые

виды, отмеченные как сеgetальные сорняки предположительно с эпохи неолита, обладают крупными съедобными семенами, и было задокументировано, что часть из них использовались в качестве заменителей злаков в ряде стран в прошлом, а именно: *Echinochloa crus-galli*, *Bromus secalinus*, *Setaria pumila* [Pokorná, 2017]. Для отдельных видов известны археологические материалы раскопок, подтверждающие их выращивание. Например, этот факт с учётом археологического контекста находок подтверждает большое число семян *Buglossoides arvensis*, найденное при раскопках отдельных поселений Сербии, Украины [Пашкевич, Черновол, 2021].

### Сопоставление археофитов из разных регионов

В областях ЕР число археофитов колеблется от 75 до 115, их доля (от списка чужеродных видов) – от 9 до 28%. На широтном градиенте доля археофитов в областях ЕР увеличивается с уменьшением широты ( $r_{sp} = -0.767$ ,  $p = 0.0002$ ) (рис. 4). Однако, скорее всего, этот факт не связан с изменением макроэкологических условий, а объясняется в первую очередь случайными причинами и прежде всего выявленным числом всех чужеродных видов, которое во многом зависит

также и от других факторов, в первую очередь социально-экономических и площади региона.

Доля археофитов в отдельных регионах ЕР (рис. 4) сопоставима с долями археофитов в странах Европы (табл. 5), несмотря на различия в методических подходах к выделению этой группы и разные площади территорий.

167 видов (90.3%) из предложенного списка археофитов ЕР являются общими с археофитами одной или нескольких частей Европы. Со странами Центральной Европы (проанализированы списки 6 стран) общие 113 видов, Атлантической (2 страны) – 54 вида, Северной (2 страны) – 99 видов и Восточной (2 страны) – 94 вида. Но лишь 30 видов (16.2%) представлены как археофиты во всех рассмотренных частях Европы. Часть этих видов широко распространились и на территории ЕР, то есть отмечены как археофиты, по крайней мере, в пяти регионах из шести: *Agrostemma githago*, *Apera spica-venti*, *Brassica campestris*, *Buglossoides arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Centaurea cyanus*, *Conium maculatum*, *Fallopia convolvulus*, *Hyoscyamus niger*, *Lamium purpureum*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Thlaspi arvense*, *Urtica urens*, *Viola arvensis*. В основном это сеgetальные сорняки, а также среди них есть

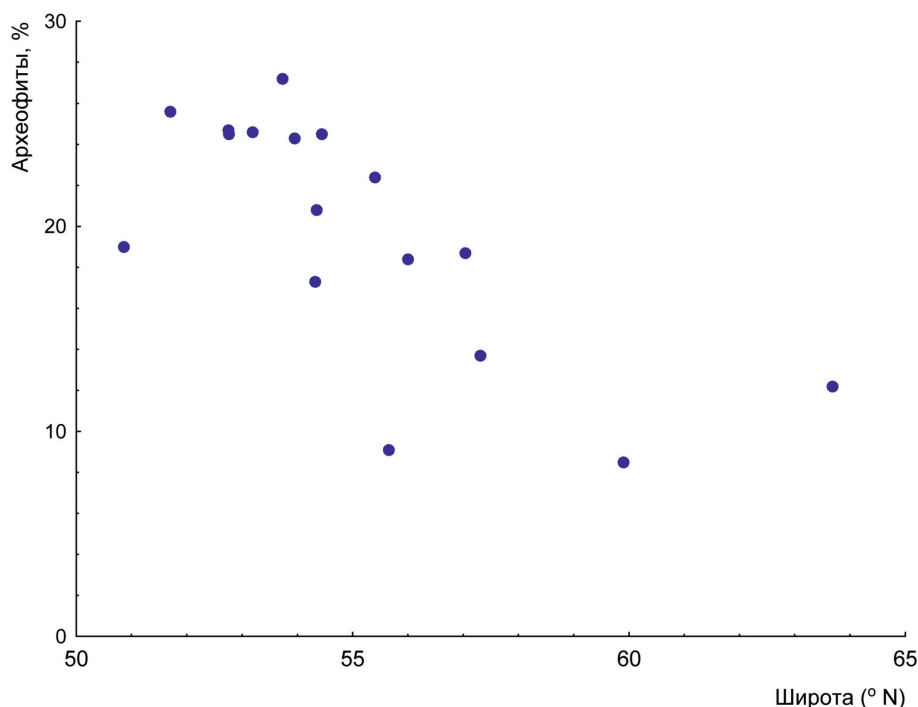


Рис. 4. Распределение доли археофитов в областях ЕР на широтном градиенте.

**Таблица 5.** Число и доля археофитов в странах Европы

Страна	Число (доля) археофитов	Натурализовавшиеся	Ссылка
Великобритания	157* (9.6%)	157	Preston et al., 2004; Lambdon et al., 2008
Ирландия	96 (17.5%)		Williamson et al., 2008
Чехия	350 (24.1%)	201	Pyšek et al., 2012
Словакия	282 (30.8%)	222	Medvecká et al., 2012
Германия	221 (25.9%)	159	Lambdon et al., 2008
Венгрия	200 (22.0%)		Terpó et al., 1999
Швейцария	115 (28.2%)		Lambdon et al., 2008; Richner, 2014;
Польша	160* (15.7%)	160	Tokarska-Guzik, 2005; Zając, Zając, 2011
Украина	137 (17.1%)		Протопопова, 1991
Беларусь	120		Третьяков, 1998; Савчук, 2012; Мялик, 2016
Финляндия	304		Suominen, Hämet-Ahti, 1993
Италия	103 (10.1%)	58	Celesti-Grapow et al., 2009
Греция	49 (14.3%)	22	Arianoutsou et al., 2010
Хорватия	54 (13.2%)		Flora Croatica Database, electronic resource
Европейская Россия	184 (8.5%)	141	настоящее исследование

Примечание: \* – в число археофитов не включены культивируемые с давних времен и не натурализовавшиеся виды; пропуск – нет данных.

и рудеральные виды антропогенных местообитаний. Большое сходство археофитов ЕР и Европы указывает на их «универсальные» инвазионные свойства: эти виды преодолели особенности макроклимата, среды обитания и культурных антропогенных общностей и появились в разных регионах Европы, некоторые из них – уже в неолите [Coward et al., 2008; Pokorná, 2017].

Из 184 археофитов, выделенных для ЕР, многие виды широко расселились не только на территории Евразии, но и интродуцированы на другие континенты. 159 археофитов из них известны, как чужеродные для Северной Америки (интродукция из Европы), расселились по её территории и являются там неофитами, немногим меньше видов (136) – как интродуцированные в Австралию. Среди археофитов европейского происхождения включая Средиземноморье, распространившихся в Северной Америке, преобладают виды, которые способствовали колонизации пахотных мест обитания, и их широкое расселение в Европе в большинстве связано с ранней сельскохозяйственной деятельностью [La Sorte, Pyšek, 2009].

Только для ЕР по сравнению со странами Европы в качестве археофитов отмечены 18 видов, 8 среди них – виды с границей ареала в бореальной зоне и чужеродные только для Северного региона. Часть из остальных видов связана либо с евразийским степным поясом, либо с Ирано-Туранской областью (*Axyris amaranthoides*, *Corispermum hyssopifolium*, *Elaeagnus angustifolia*, *Peganum harmala*, *Puccinellia distans*, *Salsola tragus*).

### Конспект археофитов Европейской России

Полный список археофитов для регионов ЕР представлен в таблице 2.

Ниже приведены очерки для части видов с обоснованием статуса археофита на основе различных критериев, мнения авторов региональных флор и инвазионного и временного статусов видов на территории разных частей Европы.

В разделе «Инвазионный статус» учтено также время инвазии в различных регионах и особенности «поведения» вида с учётом его вредности.

Региональные флоры ЕР, в которых выделены археофиты, перечислены в табл. 1,

флоры европейских стран – в табл. 3, и ниже указание на флору этих регионов в видовом очерке дано без ссылок. Как итог такого анализа приведено распространение и статус видов для субъектов ЕР (без арктической части и северо-востока, Кавказа и прилегающих территорий) со следующими обозначениями: прямой шрифт – археофит, *курсив* – неофит, **выделение** – аборигенный вид, вопрос (?) – статус не ясен. Области ЕР сгруппированы по крупным регионам (см. выше), при отсутствии вида в области, она не указана. Для регионов ЕР приняты следующие сокращения: Аст – Астраханская обл., Баш – Республика Башкортостан, Бел – Белгородская обл., Бря – Брянская обл., Вла – Владимирская обл., Вол – Вологодская обл., Волг – Волгоградская обл., Вор – Воронежская обл., Ива – Ивановская обл., Калм – Республика Калмыкия, Кар – Республика Карелия, Клж – Калужская обл., Кос – Костромская обл., Кур – Курская обл., Лен – Ленинградская обл., Лип – Липецкая обл., Мос – Московская обл., Мрд – Республика Мордовия, Ниж – Нижегородская обл., Нов – Новгородская обл., Орл – Орловская обл., Пен – Пензенская обл., Пск – Псковская обл., Рос – Ростовская обл., Ряз – Рязанская обл., Сам – Самарская обл., Сар – Саратовская обл., Смо – Смоленская обл., Там – Тамбовская обл., Тат – Республика Татарстан, Тв – Тверская обл., Тул – Тульская обл., Удм – Удмуртская Республика (Удмуртия), Ул – Ульяновская обл., Чув – Чувашская Республика (Чувашия), Яр – Ярославская обл.

### *Adonis aestivalis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский [Туганаев, Пузырёв, 1988; Rušek et al., 2012] или средиземноморско-ирано-туранский [Протопопова, 1991] вид.

В настоящее время распространён на большей части Европы, на севере Африки, в азиатских регионах от Кавказа и Передней Азии до Китая, интродуцирован в Северную Америку [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетально-рудеральный вид, относится к группе сорняков засушливых местообитаний на богатых карбонатных почвах (сообщества союза *Caucalidion lappulae* R. Tx., Lohmeyer

et Preising in R. Tx ex von Rochow 1951). На территории ЕР встречается в основном на антропогенных местообитаниях, в её юго-восточных регионах – на остепнённых склонах (MW – Гербарий Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова).

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах вид отмечен с неолита [Hellmund, 2008: *Adonis cf. aestivalis*] и бронзового века [Rösch et al., 2014; Pokorná et al., 2018]. Археоботанические находки на территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в странах Центральной и Восточной Европы, неофит в Северной Европе, в Южной – аборигенный вид.

На территории ЕР это редкий вид, известен из небольшого числа областей и почти везде указан как чужеродный неофит, в качестве археофита приведён для Ульяновской обл. В Самарской обл. отмечен как аборигенный, но для регионов Нижней Волги – как чужеродный [Флора Нижнего Поволжья, 2018].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория. Известно использование *A. aestivalis* в традиционной медицине в западной Азии – на Ближнем Востоке и в Иране [Al-Snafi, 2016], однако в европейских странах археологический контекст находок скорее указывает на этот вид как сегетальный сорняк [Hellmund, 2008].

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. На территории ЕР находки вида единичны, в средней полосе в основном приурочены к окраинам полей, посевам и железнодорожным насыпям, и его здесь считают случайным по инвазионному статусу. В странах Центральной Европы – натурализовавшийся вид. П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] относят *A. aestivalis* к группе видов с сокращающимися популяциями, которые сохранились с давних времён, были относительно широко распространены в прошлом, но стали крайне редки в настоящее время; такие виды этими авторами отнесены к натурализовавшимся.

Статус вида принят с учётом данных региональных флор: неофит в северной и средней частях ЕР, а для юго-востока ЕР, возможно, археофит.



Распространение и статус: (ВБ): Лен; (ДВВ): Яр; (ВД): Вор, Лип, Орл, Пен; (СП): Баш, Сам (?), Удм, Ул; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос (?), Сар.

### *Aethusa cynapium*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Европейско-юго-западноазиатский [Раков и др., 2014] или европейский вид [Протопопова, 1991]; распространён в южной части Европы, в Малой Азии, на Кавказе.

В настоящее время расселился по всей Европе, интродуцирован в Северную Америку, единичные находки известны в Южной Америке и Восточной Азии [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид, занимает преимущественно антропогенные местообитания: зарастающие клумбы, огороды, овраги, придорожные местообитания, пустыри.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В странах Европы находки датированы в основном Средневековьем, хотя единично отмечены в слоях бронзового века [Pokorná et al., 2018]. Археоботанические находки на территории ЕР не известны.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в некоторых странах Центральной (в Словакии, Германии, Венгрии, Польше), Северной (Дании, Норвегии, Финляндии) и Восточной Европы. Но аборигенный в Великобритании, Чехии, Швейцарии, Швеции.

В региональных флорах ЕР считается археофитом в Чувашии, Татарстане, Ульяновской обл. и в некоторых областях Средней России (Мордовии, Курской, Липецкой, Пензенской, Рязанской, Тульской областях). Как чужеродный указан для регионов Нижней Волги [Флора Нижнего Поволжья, 2018]. Неофит в регионах северной половины ЕР от Калужской и Московской областей до Ленинградской, в Карелии отсутствует.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория; использование в медицинских целях.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Случайный вид по своему статусу в областях, где считается неофитом, и натурализовавшийся – в регионах с давним внедрением. На территории ЕР натурализовался почти в трети регионов, в основном средней полосы ЕР.

Статус принят по данным региональных флор: *A. cynapium* неофит в северной половине ЕР и археофит в южной её части.

Распространение и статус: (ВБ): Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Сам, Тат, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Рос (?), Сар.

### *Agrostemma githago*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид неопределённого происхождения [Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012] или средиземноморский [Flora of Turkey, 1967; Туганаев, Пузырёв, 1988; Майоров и др., 2012].

Отмечен на всех континентах, кроме Антарктиды, но наиболее широко расселился в Европе и Северной Америке [GBIF, electronic resource]. В настоящее время, несмотря на значительный по протяжённости ареал, встречается редко.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорняк, встречается в посевах зерновых культур.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах отмечен с неолита [Rösch, 1996] и энеолита [Pokorná et al., 2018], но наибольшее число встреч и расселение связывают с железным веком и ранним Средневековьем [Robinson, 1991] в связи с распространением в это время культуры ржи. В областях ЕР известен из раскопок средневекового времени Ленинградской [Lempriäinen, 1995], Новгородской [Кирьянов, 1952, 1959; Alsleben, 2001], Нижегородской [Лебедева, 2009б], Владимирской [Лебедева, 2017], Московской [Лебедева, 2005, 2009а] областей, Татарстана [Лебедева, 2019; Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Tuganaev, Tuganaev, 2002].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в большинстве европейских стран, включая и некоторые южноевропейские, однако в некоторых регионах Средиземноморья – это аборигенный вид, например, в Греции.

На территории ЕР в большинстве областей *A. githago* считается археофитом, кроме Московской [Майоров и др., 2012] и Тульской [Шереметьева и др., 2008], для которых приведён как неофит. Во многих регионах

вид практически исчез в результате внедрения механической очистки зерна [Майоров и др., 2012] и агрохимических мероприятий. Переход на органическое земледелие способствует повышению встречаемости этого вида [François, 2016]. Современные находки также могут быть связаны с культурой вида, который в последнее время стали выращивать как декоративное растение.

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Спейрохория.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** В большинстве европейских стран *A. githago* считается случайным видом, П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] относят его к группе видов, которые в прошлом формировали самоподдерживающиеся популяции и были широко распространены, но в настоящее время крайне редки или исчезли. На территории ЕР это также случайный по статусу вид, а в некоторых областях (Астраханской, Ульяновской) считается исчезнувшим, поскольку последние наблюдения были более 50 лет назад.

**Распространение и статус:** (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор, Клж, Лип, Мрд, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Сар.

### *Anchusa arvensis*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** По мнению некоторых авторов [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991] – средиземноморский вид, П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] считают европейским по происхождению.

В настоящее время широко расселился в Европе, как чужеродный отмечен в Азии, в Северной и Южной Америке, Австралии.

**Тип местообитания** (на территории ЕР). Занимает в основном антропогенные местообитания, в юго-восточных регионах встречается также на пойменных лугах.

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** В Великобритании отмечен начиная с бронзового века [Preston et al., 2004]. На территории ЕР археоботанические находки вида отсутствуют.

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Археофит в Центральной, Северной и Восточной Европе.

На территории ЕР как археофит указан для Ивановской, Рязанской, Тверской, Ульяновской областей, Татарстана и Чувашии, а неофитом считается в Башкортостане, Карелии, Удмуртии, Воронежской, Курской, Ленинградской, Пензенской областях. В других областях средней полосы ЕР признан аборигенным видом.

**Сорняк пастбищ и полей.** В зону вредности входит территория ЕР от юга лесной зоны до степей [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** С семенами высеваемых растений, животными, при миграции людей как рудеральный вид; возможно, использование в качестве красильного растения.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Натурализовался в большинстве регионов. Чешские авторы [Rušek et al., 2012] относят к группе видов, которые в прошлом были широко распространены, а в настоящий момент их встречаемость сократилась.

Вероятно, может считаться археофитом на большей части территории ЕР, учитывая статус вида в соседних регионах; в северные областях – неофит. Неясным остаётся его статус на юго-востоке ЕР.

**Распространение и статус:** (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?).

### *Anchusa officinalis*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991]; как аборигенный распространён в Южной Европе, Малой Азии, на Кавказе.

Расселился по всей Европе, как чужеродный отмечен в Северной и Южной Америке, в Австралии, Африке, хотя находки на этих континентах ограничены.

**Тип местообитания** (на территории ЕР). Характер местообитаний в основном антропогенный: окраины полей, пустыри, придорожные местообитания, пастбища, сбитые степные участки, железнодорожные местообитания. Сегетально-рудеральный вид.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Чехии *A. officinalis* отмечена начиная со Средневековья [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в некоторых странах Центральной (в Германии, Словакии, Чехии) и Северной Европы (Финляндии, Швеции), в Восточной Европе (в Беларуси, Польше, Украине), неофит в Великобритании, Франции. В большинстве регионов Южной Европы – аборигенный вид.

Во многих областях ЕР считается неофитом, как археофит *A. officinalis* приведена только в Ленинградской обл.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Возможен перенос животными, а также с семенами различных культур. *A. officinalis* отмечена в одной из первых обобщающих сводок по красивым растениям, используемым на Руси [Краткое описание..., 1812], и скорее всего использовалась для окрашивания и ранее.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве европейских стран *A. officinalis* натурализовалась. На территории ЕР отмечена в 27 областях, натурализовалась в небольшом числе регионов: во Владимирской, Ленинградской, Тверской областях и в Чувашии. В остальных областях – редкое чужеродное растение и случайный вид по инвазионному статусу.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бря, Вор, Клж, Лип, Мрд, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?)*, *Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): **Волг, Рос**.

### *Anthemis arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По мнению ряда авторов – это вид со средиземноморским типом ареала [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012]; естественные местонахождения в отрыве от природного ареала отмечены в Малой Азии и на Кавказе. Во «Флоре Европы» [Fernandes, 1976] указано, что природным этот вид, скорее всего, может считаться лишь на юге Европы, и в странах Средиземноморья он действительно является аборигенным. По [Meusel et al., 1978] на территории ЕР проходит восточная граница ареала *A. arvensis*.

*A. arvensis* расселилась почти по всей Европе, интродуцирована в Северную Америку, Австралию и Новую Зеландию, единичные находки известны на востоке Азии (в Японии), на юге Африки и в Южной Америке [GBIF, electronic resource].

ТИП МЕСТООБИТАНИЯ (на территории ЕР). Характер местообитаний антропогенный. Сегетальный вид.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах, территория которых находится за пределами естественного ареала вида (в Великобритании, Германии и Чехии), *A. arvensis* известна с бронзового века [Preston et al., 2004; Rösch et al., 2014; Pokorná et al., 2018]. Для регионов ЕР данные по ископаемым остаткам этого вида отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Великобритании и в некоторых странах Северной (в Финляндии), Центральной (в Германии, Словакии, Чехии, Венгрии, Польше) и Восточной Европы (в Беларуси, на Украине). Неофит за пределами Европы. Аборигенный в странах Южной Европы.

На территории ЕР как археофит данный вид отмечен для Карелии [Кравченко, 2007] и Ленинградской области [Доронина, 2007]. В некоторых областях средней полосы ЕР также считается чужеродным видом, но неофитом. Для флор Калужской, Липецкой, Тверской и Тульской областей в региональных списках приведён как аборигенный.

*A. arvensis* приведена в списке сорных видов в «Агрэкологическом атласе» [электронный ресурс] как сорняк пропашных и зерновых культур.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве европейских стран, где считается чужеродным, *A. arvensis* отмечена как натурализовавшийся вид. На территории ЕР натурализовалась в Карелии, Мордовии и Пензенской обл., а в Ленинградской обл. считается случайным видом по инвазионному статусу.

Учитывая перечисленные критерии, а также некоторую неопределённость статуса, что отмечается авторами, например, московской адвентивной флоры [Майоров и др., 2012], этот вид может считаться археофитом на тер-

ритории ЕР, по крайней мере, в областях её западной половины. Соответственно *A. arvensis* принята как археофит для Брянской, Московской, Калужской, Липецкой, Псковской, Смоленской, Тверской, Тульской областей, а в качестве неофита – для областей, расположенных восточнее. Критерием такого разделения послужил характер находок: в областях, где вид рассмотрен как неофит, находки единичны, в основном сделаны на железных дорогах, и вид явно не натурализовался. Помимо перечисленных выше областей единичные находки *A. arvensis* в качестве неофита известны из Ульяновской обл., Удмуртии, Башкортостана. На самом юге ЕР может считаться аборигенным, учитывая близость кавказской части естественного ареала.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бря, Вор, Клж, Лип, Мрд, Пен, Ряз, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Удм, Ул; (ЮВ): Волг, Калм, Рос.

### *Apera spica-venti*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Мнения о характере первичного ареала вида различаются. Одни авторы предполагают, что это вид с неопределённым происхождением [Протопопова, 1991; BiolFlor, electronic resource]. П. Пышек и соавторы считают, что в природный ареал вида входят регионы Европы и Средиземноморья [Rušek et al., 2012], а В.В. Туганаев и А.Н. Пузырёв [1988] – Европа и Сибирь.

*A. spica-venti* расселилась по всей Европе, отмечена в Сибири, интродуцирована в Северную Америку, единичные находки известны в Южной Америке. Для Сибири, по крайней мере, для её восточной части, считается чужеродным видом [Конспект флоры Иркутской области..., 2008].

Тип местообитания (на территории ЕР). Характер местообитаний в основном антропогенный. Сегетальный вид.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В ряде европейских стран фиксируется с неолита и бронзового века [Preston et al., 2004; Rösch et al., 2014; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР обнаружена в средневековых слоях при раскопках в Иднакаре в Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит во многих европейских странах, включая ближайших соседей (Беларусь, Украину и Финляндию); аборигенный вид – в Южной Европе.

Для территории ЕР единого мнения о статусе вида нет. *A. spica-venti* отнесена к археофитам в Карелии, Ленинградской, Ивановской, Пензенской, Ульяновской областях, Мордовии, а к неофитам – в Рязанской области, Башкортостане. В Удмуртии в ранних публикациях по региону [Туганаев, Пузырёв, 1988] считалась неофитом, но археоботанические находки [Туганаев, Туганаев, 2004] позволяют рассматривать в данном регионе этот вид как археофит. Для остальных областей средней полосы ЕР в региональных сводках приведена как аборигенный вид.

Сорняк посевов озимых культур, распространённый в Центральной и Восточной Европе [Warwick et al., 1987], на территории ЕР – в основном в Нечерноземье. *A. spica-venti* приведена в списке сорных видов в «Агроэкологическом атласе» [электронный ресурс], область вредоносности этого вида включает широколиственно-хвойную и широколиственную зоны ЕР.

Возможный вектор инвазии. С семенами зерновых культур.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовавшийся вид во многих европейских странах. Натурализовалась и в большинстве областей ЕР, для которых *A. spica-venti* приведена как чужеродный вид.

Возможно, что *A. spica-venti* – археофит на большей части территории ЕР, статус на юго-востоке не ясен (археофит?). Для Башкортостана статус вида принят в соответствии с данными по сводке чужеродных видов [Мулдашев и др., 2017], где первые известные находки вида для региона и соседних Оренбургской и Челябинской областей датированы второй половиной и концом XIX в.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг (?), Калм (?), Рос (?).



## *Arabidopsis thaliana*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Согласно В.В. Протопоповой [1991], это средиземноморско-ирано-туранский вид, В.В. Туганаева и А.Н. Пузырёва [1988] – степной вид с восточноевропейско-азиатским типом ареала (понтическо-североказахстанский ареалогический класс). По мнению М. Хоффманна [Hoffmann, 2002], имеющиеся материалы молекулярно-генетических исследований не позволяют разграничить аборигенный и синантропный ареалы вида в западной части Евразии.

В настоящее время *A. thaliana* распространена по всей Европе и в умеренных регионах Азии (в Восточной Азии – чужеродный вид [Hoffmann, 2002]), интродуцирована в Северную Америку, Австралию, Новую Зеландию, Африку (в южную и восточную части), Южную Америку [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорно-степной вид, занимает в основном антропогенные и нарушенные местообитания. В степной и лесостепной зонах ЕР встречается также в степных сообществах и по опушкам сосновых боров [Маевский, 2014; Флора Нижнего Поволжья, 2018].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Данные по ископаемым остаткам на территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. В большинстве европейских стран *A. thaliana* не относят к чужеродным видам, кроме Германии и Финляндии, где она считается археофитом, хотя и с некоторым вопросом. Для Украины вначале приведена как неофит [Протопопова, 1991], но позже статус вида был изменён на аборигенный [Екофлора України, 2007].

В российских исследованиях мнения о статусе вида противоречивы. Как чужеродный вид и археофит резушка приведена для Тверской, Ивановской, Липецкой, Пензенской, Рязанской, Тульской областей, Мордовии, Татарстана, Удмуртии, Чувашии. В остальных областях ЕР вид считается аборигенным.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась во всех регионах ЕР, где указана как чужеродный вид.

Возможно, археофит в средней полосе ЕР, помимо указанных выше областей в настоящей работе такой статус принят также для Владимирской, Калужской, Московской, Нижегородской. Для областей степной зоны статус вида приведён по региональным сводкам флоры, в большинстве которых *A. thaliana* считается аборигенным видом.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бря, Бел, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там (?), Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

## *Atriplex patula*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Евросибирский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988]; некоторые авторы в природный ареал включают часть Европы (умеренную зону), Средиземноморье, регионы Азии [Sukhorukov, Danin, 2009; Rušek et al., 2012].

В настоящее время *A. patula* широко распространена по всей Европе, в степных и лесостепных районах Азии, на севере Африки, интродуцирована в Северную Америку, Австралию, Новую Зеландию, на юг Африки и Южной Америки, в Японию [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид антропогенных местообитаний, сорняк залежей, пропашных полей и огородов; на юго-востоке отмечен также по берегам рек [Флора Нижнего Поволжья, 2018].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах, где *A. patula* считается чужеродным видом, отмечена с неолита, но большинство находок зафиксировано, начиная с бронзового века [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические материалы средневекового периода известны для запада Ленинградской обл. [Lempääinen, 1995].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Беларуси, некоторых странах Центральной (в Чехии, Германии, Швейцарии, Венгрии) и Северной (Дании, Финляндии) Европы, но аборигенный в Великобритании, Швеции.

В регионах ЕР как археофит приведена для Ленинградской, Тверской, Ивановской,

Пензенской областей, Мордовии, Удмуртии, Чувашии, Башкортостана; как неофит – для Карелии. Для Самарской обл. указана как чужеродный вид, но без конкретизации времени проникновения. В областях степной зоны в основном считается аборигенным видом.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория, вместе с домашними животными, выращивание как пищевое [Basset, Mundo, 1987].

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. На территории ЕР натурализовалась кроме самого севера (Мурманской обл.).

Вероятно, археофит в таких областях, как Владимирская, Московская, Калужская, Нижегородская, Смоленская, Тульская, в Татарстане.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бря, **Бел, Вор**, Клж, **Кур, Лип**, Мрд, **Орл**, Пен, Ряз, **Там**, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Волг, Рос (?), Сар**.

### *Atriplex prostrata*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По одной точке зрения ирано-туранский [Туганаев, Пузырёв, 1988] или средиземноморско-ирано-туранский вид [Протопопова, 1991], по другой – евро-западноазиатский, поскольку, по мнению большинства авторов европейских флор, в Европе – это в основном аборигенный вид.

*A. prostrata* распространена в Европе, в степных районах Азии, на севере Африки, интродуцирована в Северную Америку, Австралию и Новую Зеландию, на юг Африки и Южной Америки (?), в восточную часть Азии, включая Восточную Сибирь [Sukhorukov, Danin, 2009].

ТИП МЕСТООБИТАНИЯ (на территории ЕР). Рудеральный вид, в средней полосе ЕР произрастает на антропогенных местообитаниях. В юго-восточных регионах ЕР встречается по берегам водоёмов, солонцеватым лугам и солончакам, в долинах солёных рек [Флора Нижнего Поволжья, 2018].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. На территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Как археофит *A. prostrata* приведена для Украины [Протопопова, 1991].

На территории ЕР как чужеродный вид и археофит указана для Воронежской, Ивановской, Курской, Липецкой, Пензенской, Рязанской, Тверской, Тульской областей, Башкортостана, Мордовии, Татарстана, Чувашии. В Калужской обл. статус вида не ясен, авторы калужской флоры отмечают, что находки известны лишь с середины XX в. [Решетникова и др., 2010]. Возможно, *A. prostrata* – археофит во Владимирской, Московской и Тамбовской областях, учитывая статус на соседних территориях и частоту встречаемости. Неофит в регионах северной части своего ареала в ЕР: в Карелии, Вологодской и Ленинградской областях, и в этих регионах вид случайный по своему инвазионному статусу.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория, с животными. Молодые листья и семена могли быть использованы в пищу [Basset, Mundo, 1987; Nedelcheva, 2013].

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. *A. prostrata* натурализовалась во всех областях ЕР, где вид приведён в качестве археофита.

По крайней мере для Средней России может считаться археофитом; на юго-востоке ЕР в степных регионах отмечается по засоленным местообитаниям, на солончаках и солонцеватых лугах, и здесь – это вид природной флоры.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск (?); (ДВВ): Вла, Ива, Кос (?), Мос, Ниж, Смо (?), Тв, Яр (?); (ВД): Бел, Бря, Вор, *Клж* (?), Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар**.

### *Ballota nigra*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Rušek et al., 2012] или средиземноморско-ирано-туранский [Протопопова, 1991].

Распространён в Европе, аборигенным считается в Южной Европе. На территории ЕР встречается часто в чернозёмной полосе, а севернее изредка. Интродуцирован в Северную и Южную Америку, в Австралию.

ТИП МЕСТООБИТАНИЯ (на территории ЕР). В целом рудеральный вид, занимает в основном антропогенные местообитания. Иногда

отмечен в пойменных биотопах, но антропогенного характера: по сбитым лугам на склонах речных долин. На юго-востоке территории встречается также на пойменных лугах, склонах балок, меловых склонах [Еленевский и др., 2008; Лактионов, 2009; Бакташева, 2012].

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** Находки в странах Европы датированы разным временем: в Германии известен с бронзового века [Witting, 2004], в Великобритании, Чехии – со Средневековья [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки вида отсутствуют.

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Археофит в странах Центральной, Атлантической и Восточной Европы, неофит в странах Северной Европы (в Норвегии, Финляндии, Швеции).

Считается археофитом в Ульяновской и Самарской областях, а в Ленинградской, Тверской, Владимирской, Ивановской областях, Башкортостане, Мордовии, Удмуртии – неофитом. Для остальных областей ЕР в региональных сводках приведён как аборигенный вид.

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Считается давним спутником поселений человека, заселяет местообитания, относительно богатые минеральным азотом. Вид издавна использовался также в медицинских целях [Wittig, 2004].

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Для большинства европейских стран приведен как натурализовавшийся вид. На территории ЕР натурализовался в Ульяновской и Самарской областях, в Мордовии, а в регионах, где указан как неофит, не натурализовался.

Возможно, археофит в средней полосе ЕР от Воронежской области до Московской, хотя авторы соответствующих флор не рассматривают этот вид как чужеродный, на юге и юго-востоке ЕР (в Астраханской, Волгоградской, Ростовской областях, Калмыкии, в завожской части Саратовской области) статус вида принят как аборигенный.

Распространение и статус: (ВБ): *Лен, Нов*; (ДВВ): *Вла, Ива, Мос, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баи, Сам, Тат, Удм, Ул*; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.**

## *Berteroa incana*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988], ареал включает также и Средиземноморье [Rušek et al., 2012].

В настоящее время распространён на большей части Европы, в умеренной Азии, чужеродным считается в Северной Америке, восточной части Азии.

**ТИП МЕСТООБИТАНИЯ** (на территории ЕР). Занимает в основном антропогенные местообитания. Для южной части ЕР помимо нарушенных местообитаний указан на свежих и сухих почвах в степях и на лугах [Флора Нижнего Поволжья, 2018].

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** В некоторых странах Центральной Европы находки датированы Средневековьем [Pokorná et al., 2018]. Давность появления в Ленинградской обл. подтверждена археоботаническими находками при раскопках в Старой Ладоге (IX в.) [Шитов и др., 2007; Чухина, Шитов, 2008].

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** В качестве археофита икотник приведён для некоторых центральноевропейских стран (Словакии, Чехии), но в Германии, Швейцарии, Бельгии, Великобритании и Франции считается неофитом, в Северной Европе – также неофит. В странах Пиренейского полуострова отсутствует, в Греции – аборигенный, а в Италии – аборигенный кроме самого северо-востока, где считается чужеродным. Для Украины отмечен как аборигенный, а в Беларуси – это чужеродный вид и археофит.

В большинстве регионов ЕР считается аборигенным видом. Как чужеродный и археофит этот вид указан только для Ивановской, Ульяновской и Самарской областей, как неофит – в Ленинградской обл., Башкортостане, Карелии, Удмуртии.

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Спейрохория, с домашними животными.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Во всех регионах, где приведён как чужеродный вид, натурализовался.

Учитывая область происхождения и то, что в регионах лесной зоны это, скорее всего, чужеродный вид, для областей ЕР можно предположить аборигенный статус икотника в степной зоне, а чужеродный и археофит – в



лесной, кроме севера. В Карелии, по материалам А.В. Кравченко [2007], впервые отмечен в 1895 г., и его появление и расселение в этом регионе связано со строительством железных дорог.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бря, **Бел, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул**; (СП): *Баш*, Сам (?), Тат, *Удм*, Ул, Чув; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар**.

***B. rapa* subsp. *campestris*** (*Brassica campestris* L., *B. rapa* subsp. *sylvestris* (Lam.) Janch.)

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский [Rušek et al., 2012] или ирано-туранский [Туганаев, Пузырёв, 1988] таксон. Во многих западноевропейских и российских публикациях принято выделение в *B. rapa* подвидов subsp. *campestris* и subsp. *rapa*, хотя согласно исследованиям с применением молекулярно-генетического анализа они плохо разделимы [Артемяева и др., 2008; Guo et al., 2014]. Центрами вероятного происхождения *B. rapa* считают восточное Средиземноморье и Центральную Азию, однако первичный ареал точно не выявлен.

*B. rapa* subsp. *campestris* распространена в Европе, Азии, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорняк, занимает антропогенные местообитания на всей территории ЕР.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Для ЕР археоботанические материалы средневекового времени с остатками вида известны из Новгородской [Кириянов, 1959], Московской [Лебедева, 2005, 2009а] и Рязанской [Сутягина, 2013] областей и Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. *B. rapa* subsp. *campestris* археофит в некоторых частях Европы: в Атлантической, Северной, Восточной, но неофит в большинстве стран Центральной Европы. В Южной Европе – аборигенный вид.

Российские авторы часто выделяют subsp. *campestris* как самостоятельный вид *B. campestris* L., сведения о его инвазионном статусе противоречивы. В качестве археофита он

приведён для Ивановской, Тверской, Ленинградской, Пензенской, Ульяновской областей, Карелии, Мордовии, Удмуртии, Чувашии, Башкортостана, Татарстана, а в остальных регионах считается аборигенным видом.

Широко распространённый в лесной и степной зонах злостный сорняк яровых и огородных культур, сильно истощает почву. Зона вредоносности охватывает большую часть территории ЕР: от 60° с. ш. до Кавказа [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

Частота известных случаев натурализации. Везде, где приведён как чужеродный вид, натурализовался.

Может считаться археофитом для большей части ЕР, но на крайнем юге статус не полностью ясен, несмотря на явно антропогенный тип местообитаний вида.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): *Баш*, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?).

### ***Bromus arvensis***

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

Расселился в Европе, интродуцирован в Северную Америку, Австралию, восточную часть Азии.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид, встречается по обочинам полей, на залежах, пустырях, вдоль дорог [Маевский, 2014]. Отмечен также на остепенённых и песчаных склонах [Флора Нижнего Поволжья, 2006; Еленевский и др., 2008].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Входит в состав видов археоботанических комплексов востока Средиземноморья [Coward et al., 2008], которые датированы неолитом, что предполагает распространение *B. arvensis* в Европе с ранними земледельческими культурами [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР обнаружен в средневековых (V–X вв.) слоях при археологических раскопках в Новгородской обл. [Кириянов, 1952, 1959].



**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Археофит в Центральной (в Венгрии, Германии, Польше, Словакии, Чехии, Швейцарии) и Восточной Европе (в Беларуси, на Украине), неофит в Северной Европе и Великобритании.

В регионах ЕР в качестве археофита отмечен для Чувашии, Татарстана, Ульяновской обл., как неофит приведён для Карелии, Тверской, Ивановской, Рязанской и Пензенской областей, Башкортостана, Мордовии. В настоящее время встречается не часто, невысокая встречаемость вида может быть связана с уменьшением площадей его основных местообитаний. Как отмечает А.А. Нотов [2009], костёр полевой в Тверской обл. был широко распространён как сорный вид на полях с начала известных флористических исследований в области (с начала XIX в.) и вплоть до середины XX в. Затем его встречаемость снизилась, что может быть связано с сокращением посевных площадей некоторых культур, то есть сокращением числа местообитаний. Похожая ситуация отмечена в ряде других областей средней полосы ЕР: вид рос в посевах овса, ржи и льна и сократил численность во второй половине XX в. [Решетникова и др., 2010].

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Спейрохория.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Степень натурализации вида различается в зависимости от его встречаемости в регионе. По мнению европейских исследователей [Rušek et al., 2012], костёр полевой относится к группе археофитов, которые были интродуцированы на ранних этапах развития земледелия, широко распространились, но в дальнейшем сократили численность, то есть в настоящий момент такие виды редки, и их рассматривают как натурализовавшиеся. Сокращение встречаемости и численности произошло из-за утраты основного местообитания. На территории ЕР в качестве натурализовавшегося костёр полевой указан в Ульяновской обл., Татарстане и Чувашии.

Вероятно, *B. arvensis* может считаться археофитом в областях средней полосы ЕР. Статус на юго-востоке не ясен. В областях ЕР, где костёр отмечен часто, он отнесён к натурализовавшимся видам, при редких встречах – к случайным.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол (?), *Лен*, Нов, Пск (?); (ДВВ): Вла, *Ива*, Кос, Мос, Ниж, Смо, *Тв*, *Яр*; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, *Мрд*, Орл, *Пен*, *Ряз*, Там, Тул; (СП): *Баш*, Сам (?), Тат, *Удм*, Ул, Чу; (ЮВ): **Аст** (?), **Волг** (?), **Рос** (?), **Сар** (?).

### *Bromus japonicus*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Характер ареала костра японского, а также его флорогенетический статус в ряде регионов определить не просто. Некоторые авторы считают этот костёр евразийским видом [Протопопова, 1991; Григорьевская и др., 2004], поскольку в область первичного ареала входят умеренные степные области Европы и Азии, включая Китай, Монголию и Японию; другие относят его природный ареал к средиземноморскому [Rušek et al., 2012] или средиземноморско-ирано-туранскому типу [Туганаев, Пузырёв, 1988].

В настоящее время *B. japonicus* распространён на большей части Европы, в умеренных регионах Азии, интродуцирован в Северную Америку, где широко расселился, в Австралию, единичные находки отмечены на юге Африки и в Южной Америке [GBIF, electronic resource].

**ТИП МЕСТООБИТАНИЯ** (на территории ЕР). На остепнённых склонах, речных обрывах, песках, бэровских буграх, севернее зоны степей встречается на залежах, пустырях, вдоль дорог и по окраинам полей. Рудеральный вид.

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** Археоботанические находки вида отсутствуют.

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Аборигенный вид в Южной Европе (странах Балканского п-ова, Греции, большей части Италии, Франции), хотя в Италии на самом северо-востоке – чужеродный [Portale della Flora d'Italia, electronic resource]. В большинстве стран Европы за пределами первичного ареала считается неофитом (в Бельгии, Великобритании, Германии, Польше, Словакии, странах Северной Европы), археофит лишь в Чехии, Швейцарии. Сведения о статусе на территории Украины противоречивы: В.В. Протопопова [1991] считает аборигенным видом, а С.Л. Мосякин и О.Г. Яворска – чужеродным и археофитом [Mosyakin, Yavorska, 2002].

Для областей ЕР как археофит приведён для Чувашии и Татарстана, а во многих областях считается неофитом: от Карелии до Воронежской. В качестве аборигенного вида указан для Пензенской обл. и на юго-востоке ЕР; в Тамбовской обл. статус ареала не ясен, но вид встречается на вторичных местообитаниях [Определитель..., 2010].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. С животными, фуражом.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Частота случаев натурализации в регионах, где считается археофитом, небольшая, в основном инвазионный статус вида – случайный.

Для большей части территории ЕР это чужеродный вид, но временной статус не чёткий и в данной работе указан с учётом мнения авторов региональных флор.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Лен*; (ДВВ): *Вла, Ива, Мос, Ниж, Тв, Яр*; (ВД): *Бел (?), Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там (?), Тул*; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.**

### *Bromus secalinus*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид со средиземноморским природным ареалом [Туганаев, Пузырёв, 1988; Rušek et al., 2012]; В.В. Протопопова [1991] считает его восточносредиземноморским видом.

Расселился в Европе, интродуцирован в Северную Америку, Австралию, Японию.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид, специализированный сорняк посевов ржи, реже льна. В настоящее время встречается редко, занимает только антропогенные биотопы.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых регионах Центральной Европы отмечен с неолита, наибольшая встречаемость в ископаемых остатках указана для бронзового и железного веков [Pokorná et al., 2018]. В Великобритании находки вида датированы бронзовым веком [Preston et al., 2004]. На территории ЕР обнаружен при археологических раскопках поселений средневекового времени в Новгородской [Кириянов, 1952, 1959; Alsleben, 2001], Нижегородской [Лебедева,

2009б, г] областях, что подтверждает давность его проникновения.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в странах Центральной, Северной и Восточной Европы, в Великобритании, в Южной Европе – аборигенный.

На территории ЕР в качестве археофита приведён для Карелии (с вопросом), Ивановской, Ленинградской, Тверской, Ульяновской областей, Мордовии и Чувашии, как неофит отмечен в Удмуртии, Татарстане и Башкортостане, и ряде областей центра ЕР (Липецкой, Рязанской, Тульской). Авторами региональных флор Владимирской, Воронежской, Калужской, Московской, Пензенской, Тамбовской областей не рассматривается как чужеродный вид для соответствующих регионов. Приведён в первых известных списках флоры Московского региона [Stephan, 1792; Martius, 1817].

Включён в список сорных видов, опубликованного на портале «Агроэкологического атласа» [электронный ресурс]. Сорняк посевов озимой ржи, в область вредоносности вида входит лишь крайний северо-запад ЕР.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Во всех регионах редок, находки единичны и в основном вдоль железных дорог, по окраинам полей, то есть вид – случайный по инвазионному статусу. Такой же статус у *B. secalinus* в европейских странах: он относится к группе видов, которые ранее были широко распространены, а в настоящее время их численность и встречаемость сократились. Причина – сокращение площади посевов ржи.

Чужеродный вид для ЕР, и в областях средней полосы ЕР западнее Волги, скорее всего, является археофитом и случайным видом по инвазионному статусу.

Распространение и статус: (КК): *Кар (?)*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?), Там, Удм, Ул, Чув.*

### *Buglossoides arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид по мнению ряда авто-

ров [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012], но его первичный ареал включает также Юго-Западную и Центральную Азию [Flora of Turkey, 1978]. Соответственно, скорее – это средиземноморско-ирано-туранский вид.

Широко распространён в Европе, интродуцирован в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, на юг Африки и восток Азии.

Тип местообитания (на территории ЕР). В целом сегетально-рудеральный вид, в средней полосе занимает антропогенные местообитания. На юго-востоке территории ЕР может встречаться на каменистых склонах, по склонам балок и карстовых воронок, бэровских бугров, в степи [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Входит в состав видов археоботанических комплексов разных частей Средиземноморья [Coward et al., 2008], датируемых неолитом, что предполагает его распространение в Европе с ранними земледельческими культурами. В части Атлантической, Центральной Европы и на юге Восточной отмечен, начиная с бронзового века [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018; Пашкевич, Черновол, 2021]. На территории ЕР остатки вида обнаружены при раскопках средневековых поселений во Владимирской [Лебедева, 2017] и Нижегородской [Лебедева, 2009б] областях, в Мордовии [Туганаев, 1973], Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается археофитом в Северной, Центральной, Атлантической, Восточной Европе.

На территории ЕР как археофит указан для Ивановской, Ленинградской, Тверской областей, Башкортостана, Карелии, Удмуртии. В областях Средней России приведён как вид природной флоры.

Засоряет посевы различных культур, огороды, сады, виноградники. Зона вредности включает юг лесной зоны и лесостепь [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

Возможный вектор инвазии. Спейрохория. Возможно, также использовался в пищу, выращивался с медицинскими целями и как краситель [Martínez Varea, Badal García, 2017]; плоды применяли для декорирования украшений и посуды [Пашкевич, Черновол, 2021].

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве областей ЕР, где отмечен как чужеродный вид, натурализовался

На большей части территории ЕР может считаться чужеродным видом и археофитом. Статус вида на юго-востоке ЕР не ясен, возможно, здесь – это аборигенный вид, учитывая область первичного ареала и занимаемые местообитания.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув (?); (ЮВ): Аст, Волг, Рос, Сар(?).

### *Bunias orientalis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Некоторые авторы в качестве области природного ареала указывают Восточную Европу [Туганаев, Пузырёв, 1988; Ball, 1993; Tokarska-Guzik, 2005]. По мнению В.В. Протопоповой [1991], а также А.Я. Григорьевской и соавторов [2004] – это вид восточносредиземноморского происхождения. Однако, если судить по имеющимся картам [Meusel et al., 1978], область ареала не соответствует только востоку Средиземноморья, включает Центральную и Восточную Европы, а помимо них лишь восток Малой Азии, северные регионы Ирана, Ирака и Кавказ. Происхождение свербиги из регионов к югу от Кавказа подтверждено результатами молекулярно-генетического анализа [Koch et al., 2017]. Авторы данного исследования выявили два типа генофонда пластид *B. orientalis*: ирано-туранско-кавказский и европейский. Ирано-туранско-кавказский генофонд более разнообразен и, скорее всего, является «предком» европейского. Статус степных областей восточноевропейской части ареала свербиги по-прежнему остаётся не ясным, но вряд ли её можно считать степным элементом флоры. И в целом восточноевропейским видом свербигу назвать нельзя также и потому, что в большинстве регионов на востоке Европы, включая ЕР, этот вид считается чужеродным. Скорее, это ирано-туранский вид с природным ареалом в западной части этой области.

Как чужеродный вид сверби́га восточная распространилась в Европе, интродуцирована в Северную Америку и восточную часть Азии. В Сибири отмечена для юга Западной и Восточной Сибири, Алтая [Флора Сибири, 1994].

Тип местообитания (на территории ЕР). Преобладающий тип местообитаний – антропогенный, может встречаться и на лугах.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. На территории ЕР остатки *B. orientalis* обнаружены в выборках, полученных при флотации проб из культурного слоя дьяковского городища в Ростиславле Рязанском (на юге Московской обл.), датируемого I тыс. до н. э. [Лебедева, 2005].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Для большинства европейских стран *B. orientalis* приведена как чужеродный вид и неофит, однако в Польше сверби́гу зафиксировали в средневековых отложениях [Celka, 2011], и по последним данным этот вид может считаться здесь археофитом. Z. Celka [2011] предположил, что в Польше *B. orientalis* была введена в культуру в XII–XIII вв. и выращивалась для корма скота, еды и в качестве декоративного растения. Точку зрения о возможной неоднократной интродукции сверби́ги подтверждают данные по высокому генетическому внутривидовому разнообразию вида в ряде регионов Европы [Patamsyté et al., 2018]. Как археофит сверби́га указана для Беларуси [Третьяков, 1998].

Для регионов ЕР как археофит сверби́га приведена для небольшого числа областей (Ивановской, Самарской, Ульяновской), для Тверской – как вид с неясным статусом. В качестве неофита вид указан для многих регионов ЕР, где он считается чужеродным: от Карелии до Воронежской обл. Но и во многих же областях сверби́га отмечена с первых флористических работ в соответствующей области, соответственно указать её точный временной статус проблематично. Аборигенным вид считается авторами Владимирской, Калужской, Московской флор, а в областях, окружающих данные территории, – чужеродным. В Западной Сибири инвазионный статус сверби́ги не ясен [Чёрная книга флоры Сибири..., 2016], а в Восточной Сибири она –

чужеродный вид [Конспект флоры Иркутской области..., 2008]. С учётом относительно недавних археологических данных [Дашковский и др., 2014] в Сибири, по крайней мере на части её территории, *B. orientalis* возможно следует отнести к археофитам, поскольку плоды этого вида были найдены в скифских захоронениях (в кургане Чинета II, IV–III вв. до н.э.) на северо-западном Алтае. Определение вида подтверждено молекулярно-генетическим методом. Предположительно сверби́га использовалась в качестве пищевой культуры, а при захоронении – как ритуальная пища.

Возможный вектор инвазии. Могла быть непреднамеренно интродуцирована с зерном, фуражом, выращиваться как пищевое и кормовое растение.

Частота известных случаев натурализации. В Европе из 49 стран присутствует в качестве чужеродного вида в 29, в 18 из них натурализовалась [Lambdon et al., 2008]. На территории ЕР натурализовалась везде кроме самого севера.

Учитывая археоботанические данные, чужеродный статус вида по материалам многих региональных флор и преобладающий тип местообитаний, можно согласиться с тем, что в областях средней полосы ЕР этот вид является чужеродным, но предположительно его появление здесь и в более южных регионах произошло раньше, чем указано авторами большинства региональных флор.

Распространение и статус на территории ЕР: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Там, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Рос, Сар.

### *Camelina sativa*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид неясного происхождения [Rušek et al., 2012]. Относительно недавние исследования с использованием одного из методов молекулярно-генетического анализа (AFLP-фингерпринтинга) выявили, что возможный центр происхождения вида находился в степных районах на юго-востоке Европы [Ghamkhar et al., 2010], однако характер анализируе-



мой выборки, представленной ограниченным числом регионов, не позволяет сделать окончательный вывод.

Распространён в Европе, умеренных районах Азии, интродуцирован в Северную и Южную Америку, Австралию.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорняк, один из засорителей возделываемых земель.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В европейских странах часто встречается в археологических материалах, начиная с неолита и бронзового века, но во многих случаях находки датируются железным веком и Средневековьем [Literature on archaeological remains, electronic resource]. На территории ЕР остатки *C. sativa* обнаружены в средневековых слоях при археологических раскопках во Владимирской [Лебедева, 2017] и Нижегородской [Лебедева, 2009б] областях, на юге Московской [Лебедева, 2005], в Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. В большинстве европейских стран является чужеродным видом и археофитом, неофит в Северной Европе (Норвегии, Финляндии).

Для областей ЕР чаще приводится как неофит, в качестве археофита отмечен лишь для Воронежской, Ивановской, Курской, Ульяновской областей, Татарстана, Чувашии.

Возможный вектор инвазии. Спейрохория, использование в пищу. Выращивался как масличная культура с древних времён [Novsepyan, Willcox, 2008]. Упоминания о культуре *C. sativa* в прошлом приведены для некоторых регионов ЕР [Ефимов, Конечная, 2018; Флора Нижнего Поволжья, 2018]. В настоящее время отмечен интерес к его культивированию в разных странах Европы и Азии [Waraich et al., 2013].

Частота известных случаев натурализации. На территории ЕР случаи натурализации единичны: в Астраханской обл., в остальных регионах – это случайный по статусу вид. П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] относят *C. sativa* к группе видов, которые культивировались издавна, но при дичании не формировали самоподдерживающихся популяций. После прекращения культивирования такие виды почти исчезли или очень редки. В Ев-

ропе *C. sativa* натурализовался в одной трети стран, где отмечен как чужеродный [Lambdon et al., 2008].

На территории ЕР этот вид является чужеродным и археофитом кроме севера и самого востока ЕР, где считается неофитом по данным региональных флор.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баи, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Рос, Сар*.

### *Capsella bursa-pastoris*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид со средиземноморским [Rušek et al., 2012] или ирано-туранским [Туганаев, Пузырёв, 1988] первичным ареалом.

В настоящее время пастушья сумка распространена на всех континентах кроме Антарктиды [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. На территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Единого мнения на статус вида и давность его проникновения нет. Ряд европейских авторов относят вид к природной флоре, но многие зарубежные исследователи считают пастушью сумку археофитом: в Северной, Центральной, Атлантической, Восточной Европе. В Великобритании английские исследователи [Preston et al., 2004] включили *C. bursa-pastoris* в число вероятных археофитов, хотя находки вида известны в плейстоценовых отложениях и единично в неолитических. Основанием для такого решения послужило то, что позднее вид зафиксирован только начиная с периода поздней бронзы. Соответственно была принята гипотеза, что вид не смог сохраниться в голоцене и появился на территории Великобритании в результате хозяйственной деятельности человека.

В регионах ЕР как чужеродный вид и археофит *C. bursa-pastoris* указана для Ивановской, Ленинградской, Самарской, Ульяновской областей, Карелии, Татарстана, Удмуртии, в Башкортостане вид имеет нео-

пределённый статус по времени появления. В остальных регионах *C. bursa-pastoris* приведена как аборигенный вид.

Сорняк посевов различных культур, в огородах и садах. Зона вредоносности простирается от юга лесной зоны до лесостепи [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Во всех областях ЕР, где указана как чужеродный вид, натурализовалась.

Учитывая антропогенный характер местобитаний, занимаемых видом, и его статус на большей части Европы, вероятно, что на территории ЕР этот вид можно отнести к археофитам.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш (?), Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Centaurea cyanus*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид по своему первичному ареалу [Туганаев, Пузырёв, 1988; Ryšek et al., 2012]. Аборигенный в южных районах Европы, на западе Малой Азии.

Расселился в Европе, Азии, в Северной Америке, как чужеродный отмечен также в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии и на юге Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорняк.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. По палинологическим материалам – один из индикаторов антропогенного воздействия [Александровский и др., 1991]. В Великобритании отмечен с железного века [Preston et al., 2004], в Чехии – со Средневековья [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР приведён как сорный вид в значительном числе археологических раскопок средневекового времени [Кириянов, 1959; Lempiäinen, 1995; Туганаев, Туганаев, 2004; Бронникова, Успенская, 2007; Лаптева и др., 2016; Трофимова и др., 2016].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной, Северной и Восточной Европе.

Для большинства региональных флор ЕР указан как археофит.

Сорняк злаковых и пропашных культур, в зону вредоносности входит юг лесной зоны и лесостепь [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория. Упомянут в сводке по красильным растениям [Краткое описание..., 1812], и, возможно, использовался для окрашивания.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался во вторичном ареале.

Возможность отнесения этого вида к археофитам обсуждалась выше.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Сар.

### *Cichorium intybus*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Точный природный ареал не ясен. Ряд авторов [Туганаев, Пузырёв, 1988; Ryšek et al., 2012] приводят Средиземноморье как область возможного происхождения вида и первичного ареала, но, вероятно, эта область включает также Юго-Западную, Центральную Азию, север Китая [Flora of Turkey, 1975; Vascaccia et al., 2016].

Распространился в Европе и Азии, для большей части Европы (кроме юга) считается чужеродным видом. Интродуцирован в Северную и Южную Америку, Австралию и Новую Зеландию.

Тип местообитания (на территории ЕР). Местообитания на территории ЕР: залежи, обочины канав, дорог, рудеральные места, поля, луга, кустарники.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Пыльца вида нередко приводится для спорово-пыльцевых диаграмм разных периодов голоцена. Т.Ф. Трегуб [2008] отмечает цикорий в составе увлажнённых лугов в бореальный период по спорово-пыльцевым спектрам для Воронежской обл. Предполагаемая пыльца цикория (как *Chichorium intybus*-type) зафиксирована в палинологическом спектре отложений Рождественского городища (в Пермской

обл.), датируемого IX–XIV вв. [Лаптева и др., 2016]. Самые старые археологические свидетельства остатков *S. intybus* относятся к бронзовому веку и были обнаружены на стоянке Альпенки, Швейцария [Závada et al., 2017]. В Германии макроостатки вида отмечены с I–IV вв. н. э. [Rösch, 2008], в Чехии – со средневекового периода [Pokorná et al., 2018], где цикорий отнесён к пастбищным сорнякам.

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Считается археофитом в Атлантической (Великобритании), Центральной (в Венгрии, Германии, Польше, Чехии, Швейцарии), Восточной (Беларуси, Украине) Европе, но неофитом в странах Северной Европы (в Финляндии). В странах Южной Европы – аборигенный вид.

В ЕР приведён как неофит для Ленинградской обл., Башкортостана, Карелии, Удмуртии; в качестве археофита указан лишь для Ивановской обл., а в Тверской обл. имеет неопределённый статус. В областях средней полосы ЕР некоторые авторы считают его видом природной флоры [Васюков, 2004; Полуянов, 2005; Шереметьева и др., 2008; Решетникова и др., 2010; Сосудистые растения..., 2010].

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** С домашним скотом, путём разведения как съедобного растения и с медицинскими целями. На территории ЕР известно выращивание цикория в промышленных масштабах с конца XVIII в., особенно оно было развито в Ростовском уезде Ярославской губернии [Морозов, 2013; Вьютнова, 2016]. В это время возможно культура цикория была интродуцирована из «западных губерний и Финляндии местными крестьянами-огородниками, занимавшимися исстари отхожими огородными промыслами по всей России» [Ошанин, 1932, с. 13, цит. по: Вьютнова, 2016]. Не исключена вероятность выращивания цикория и в более ранний период.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Натурализовался в большинстве регионов, где указан.

Учитывая преобладающий антропогенный тип местообитаний, занимаемых видом, вероятнее всего, в областях Средней России *S. intybus* является чужеродным видом и археофитом, а в северных регионах (следую мнению авторов региональных флор) – нео-

фитом. В южных и юго-восточных областях статус вида не ясен.

**Распространение и статус:** (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск(?); (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв (?), Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор (?), Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат (?), Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?).

### *Conium maculatum*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Вид со средиземноморским и западно-азиатским первичным ареалом [Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

Распространился в Европе, интродуцирован в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, Африку, в восточную часть Азии.

**ТИП МЕСТООБИТАНИЯ** (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания.

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** Остатки вида зафиксированы в Великобритании, начиная с позднего бронзового века [Preston et al., 2004], в Чехии – со Средневековья [Pokorná et al., 2018]. Остатки плодов, возможно относящиеся к этому виду (cf. *Conium maculatum*), обнаружены при раскопках поселений в Вологодской обл. в слоях, датируемых XII–XIII вв. [Альслебен, 2009].

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Археофит в странах Северной (в Финляндии), Центральной (в Венгрии, Польше, Чехии), Восточной (в Беларуси, Украине) Европы, в Великобритании.

На территории ЕР чужеродным видом и археофитом считается в Ленинградской, Тверской, Ивановской, Рязанской, Ульяновской областях, Удмуртии и Башкортостане. Авторы региональных флор средней полосы ЕР в основном приводят *S. maculatum* как аборигенный вид.

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Случайно, как сорное: спутник поселений человека, заселяет местообитания, относительно богатые минеральным азотом [Pokorná et al., 2018]. Использование в медицинских целях.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Натурализовался во многих странах Европы, а в Чехии имеет статус инвазионного вида [Rušek et al., 2012]. В большинстве областей ЕР, где отмечен, также натурализовался.

На территории ЕР, вероятно, также может считаться чужеродным видом и археофитом, кроме севера (Карелии), где собран впервые в начале XX в. [Кравченко, 2007].

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Consolida regalis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Rušek et al., 2012], по другим данным – ирано-туранский [Туганев, Пузырёв, 1988] или средиземноморско-ирано-туранским [Протопопова, 1991].

*C. regalis* расселилась почти по всей Европе, как чужеродный вид отмечена в Северной Америке, Австралии, Западной Сибири, единичные находки известны в Южной Америке и Восточной Сибири.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорный вид. Относится к группе сорняков относительно богатых и засушливых местообитаний (сообщества союза *Caucalidion lappulae* R. Tx., Lohmeyer et Preising in R. Tx ex von Rochow 1951). Тип местообитаний – антропогенный.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В европейских странах *C. regalis* распространилась с начала развития земледелия. Так, в Германии отмечена с неолита [Rösch et al., 2014], в Чехии – с бронзового века [Pokorná et al., 2018]. Археоботанические находки на территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной, Северной и Восточной Европе.

На территории ЕР неофит в северных областях (Вологодской, Ленинградской, Карелии, Коми), южнее в других регионах ЕР считается (в Воронежской, Ивановской, Курской, Пензенской, Рязанской, Тульской, Ульяновской областях, Башкортостане, Мордовии, Татарстане, Удмуртии, Чувашии) или может считаться археофитом.

Один из широко распространённых сегетальных сорняков. На территории ЕР зона вредоносности вида включает почти весь его ареал: от 60° с. ш. до Кавказа, исключая лишь

юго-восточные регионы [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Почти везде, где приведена как чужеродный вид, натурализовалась.

Возможно, археофит на большей части территории ЕР, в северных областях считается неофитом, так в Карелии отмечалась лишь с середины XIX в. [Кравченко, 2007].

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар.

### *Convolvulus arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Rušek et al., 2012]. В настоящее время космополит, распространённый от бореальной зоны до тропиков.

Помимо Европы и Азии, широко расселился в Северной Америке, на востоке Австралии и в Новой Зеландии, в южной половине Южной Америки, на юге Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Отмечен в составе видов археоботанических комплексов востока Средиземноморья, которые датированы неолитом, что предполагает распространение *C. arvensis* в Европе с ранними земледельческими культурами [Coward et al., 2008]. На территории ЕР появление вида по имеющимся находкам датируется позднее. В составе агрофитоценозов зерновых культур в Вятско-Камском Предуралье указан для V–X вв. [Altynτζev, Tuganaev, 2015], В.Е. Афанасьев и А.П. Лактионов [2008] считают, что в Астраханской обл. *C. arvensis* распространился в VII–IX вв. Как сорный вид присутствует в археоботаническом спектре селища XII–XIII вв. из Суздальского Ополья [Лебедева, 2017], обнаружен при раскопках в Мордовии [Туганев, 1973].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается чужеродным археофитом в странах Центральной Европы (Венгрии, Словакии, Чехии, Швейцарии).



Для ЕР приведён как археофит в Астраханской, Ивановской, Рязанской, Самарской, Ульяновской областях, Удмуртии, Башкортостане, но неофит в Карелии, Ленинградской обл.

Злостный сорняк самых разных культур [Агроэкологический атлас, электронный ресурс]. На территории ЕР зона вредоносности вида включает почти весь его ареал: от 60° с. ш. до самого юга, исключая лишь юго-восточные регионы.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве областей, где указан, натурализовался.

Вероятно, может считаться чужеродным видом в ЕР, археофитом для большей части её территории и неофитом в северных регионах.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Cuscuta epilinum*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид неясного происхождения [Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012], по другой точке зрения – средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988].

В настоящее время распространена в Европе, Северной Америке, единичные находки отмечены в Восточной Азии, Австралии [GBIF..., 2022].

Тип местообитания (на территории ЕР). Специализированный сорняк льна, исчез во многих странах в связи с прекращением высева данной культуры.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. На территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. В Европе считается археофитом.

На территории ЕР как археофит отмечен для Ленинградской и Ульяновской областей, Башкортостана, Удмуртии, Чувашии, Татарстана.

Специализированный засоритель льна и сопровождающих его сорных видов (*Camelina sativa*, *Spergula linicola*) [Агроэкологи-

ческий атлас, электронный ресурс]. Область вредоносности этого вида включает широколиственно-хвойную зону ЕР.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория: с семенами льна.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Во многих флорах, включая европейские страны, приведена как редкий и случайный по инвазионному статусу вид. П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] относят к группе видов, которые были распространены в прошлом и формировали самоподдерживающиеся популяции, но в настоящее время практически исчезли. *C. epilinum* паразитирует на льне, сокращение посевов льна в настоящее время привело к исчезновению паразитирующей на нём повилики.

Вполне вероятно, что данный вид является археофитом для ЕР, встречаемость и численность которого сократились в связи с утратой местообитания. По данным гербария Московского Университета (MW), находки XIX – начала XX в. были во Владимирской, Липецкой, Московской, Ростовской, Саратовской, Тульской областях; помимо этого В.Я. Цингер [1885] приводит ссылки на находки в Орловской, Тамбовской, Ярославской губерниях. В настоящее время находок нет. В Карелии считается неофитом, такой же статус у льна, на котором данный вид повилики паразитирует. Находки обоих видов в этом регионе известны лишь с начала XX в.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Мос, Ниж, Тв, Яр; (ВД): Бря, Тул, Лип, Орл, Ряз, Там, Мрд, Вор, Кур, Бел (?); (СП): Баш, Сам, Тат, Удм Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Рос, Сар.

### *Cynoglossum officinale*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По мнению В.В. Протопоповой [1991], это средиземноморский вид, В.В. Туганаев и А.Н. Пузырёв [1988] характеризуют *C. officinale* как вид степного пояса (понтическо-североказахстанский-дауро-монгольский).

Распространён почти по всей Европе, в умеренных районах Азии, как чужеродный известен в Северной Америке, интродуцирован в Австралию, Новую Зеландию, на юг Южной Америки и юг Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. На территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. На большей части Европы – это аборигенный вид, чужеродным и археофитом считается в Северной (в Финляндии) и Восточной (в Беларуси, на Украине) Европе, в Великобритании аборигенный статус вида под сомнением.

На территории ЕР как археофит указан для Астраханской, Липецкой, Пензенской, Самарской, Тульской, Ульяновской областей, Татарстана, Чувашии, в качестве неофита приведён для Ленинградской обл., Карелии, Удмуртии, Башкортостана. В Тверской обл. имеет неопределённый статус. В.Е. Афанасьев и А.П. Лактионов [2008] предположили, что *C. officinale*, семена которого могут переноситься на шерсти животных, попал в южные регионы ЕР из Средиземноморья ещё в I тыс. до н.э. с кочевыми племенами скифов и сарматов, которые перегоняли скот на большие расстояния. Если согласиться с этой точкой зрения, то на территории ЕР данный вид можно считать чужеродным и археофитом в большинстве её областей, кроме северных и восточных, где появление вида датируется более поздним временем, чем XVI в. Однако в этом случае остаётся открытым вопрос, почему *C. officinale* считается аборигенным в странах Центральной и, вероятно (с некоторым сомнением [Preston et al., 2004]) Атлантической Европы.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Вместе с домашним скотом.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Практически во всех областях, где отмечен, натурализовался.

Несмотря на ареалогическую неопределённость, в данном исследовании он рассмотрен как чужеродный и археофит на большей части ЕР. На севере и востоке ЕР статус вида указан по материалам соответствующих региональных флор.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД) Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

## *Descurainia sophia*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991]. По мнению П. Пышека и соавторов [Rušek et al., 2012], область первичного ареала включает также Средиземноморье [Rušek et al., 2012], и поскольку в странах Южной Европы это аборигенный вид, тип ареала *D. sophia* – средиземноморско-ирано-туранский.

В настоящее время *D. sophia* широко распространена в Евразии, Северной Америке, где расселилась почти по всей территории, интродуцирована также в Австралию и Новую Зеландию, на юг Южной Америки и Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетально-рудеральный вид, занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах отмечена с неолита [Kirleis et al., 2012] и конца бронзового века [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР известна из раскопок крепости Корелы (Käkisalmi) в Приозерске Ленинградской обл., где остатки вида найдены в слоях XII–XIV вв. [Lempiäinen, 1995], а также предположительно (cf. *D. sophia*) вид указан в археоботанических материалах из Татарстана [Сергеев, Лебедева, 2021].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Атлантической, Центральной, Северной, Восточной Европе, но аборигенный вид в странах Южной Европы.

На территории ЕР в качестве археофита приведена во флорах Ивановской, Курской, Липецкой, Рязанской, Тверской, Тульской, Ульяновской областей, в Мордовии, Татарстане, Чувашии. Неофитом считается в областях севера и востока ЕР (Карелии, Ленинградской обл., Башкортостане, Удмуртии).

Сорняк посевов различных культур, в огородах и садах. Зона вредоносности простирается от юга лесной зоны до лесостепи [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Как сорное с семенами культивируемых растений. Использование в пищу, в медицинских целях, поскольку семена *D. sophia* богаты жирными кислотами и другими веществами [Khan, Wang, 2012].

Частота известных случаев натурализации. В большинстве областей, где отмечена, натурализовалась.

В средней полосе ЕР этот вид можно считать археофитом, в некоторых северных регионах – неофитом (в Ленинградской обл. учитывая археоботанические находки – археофит), а статус на юго-востоке не ясен из-за близости области первичного ареала.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?).

### *Echinochloa crus-galli*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Точное происхождение не известно [Rušek et al., 2012], хотя некоторые авторы указывают в качестве родины этого вида тропические районы Азии [Maun, Barrett, 1986; Туганаев, Пузырёв, 1988].

В настоящее время вид широко расселился по всему Земному шару, известен со всех континентов кроме Антарктиды.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает в основном вторичные местообитания, хотя может встречаться вдоль речных побережий на свежих аллювиальных наносах.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В разных частях Европы появление вида датировано ранним неолитом [Coward et al., 2008; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР *E. crus-galli* также известна из неолитической стоянки Ракушечный Яр [Цыбрий и др., 2014], хотя в последнем случае находки не ассоциируются с земледелием. Предположительно могла быть использована в пищу как заменитель злаковых культур [Pokorná et al., 2018]. Среди сорных видов зерновых культур остатки вида указаны в археоботанических находках середины I тыс. н. э. в Липецкой [Лебедева, 2004], Московской [Лебедева, 2009в] областях, средневекового времени из Московской [Лебедева, 2009а], Новгородской [Кириянов, 1952, 1959], Саратовской [Лебедева, Сергеев, 2017] областей, Татарстана [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается аборигенным видом в странах Южной Европы (Греции, Италии, Франции), археофитом в Центральной и Восточной Европе [Протопопова, 1991; Третьяков, 1998; Terpó et al., 1999; Medvecká et al., 2012; Rušek et al., 2012], но неофитом на севере Европы [Suominen, Hämet-Ahti, 1993; Preston et al., 2004].

Для ЕР в качестве археофита *E. crus-galli* приведена во флорах целого ряда областей (Тверской, Ивановской, Удмуртии, Башкортостана, Татарстана, Чувашии, Ульяновской, Самарской, Пензенской, Мордовии, Рязанской, Липецкой, Курской, Воронежской, Астраханской), как неофит для Тульской, Ленинградской областей и Карелии, аборигенный – в Московской, Калужской, Тамбовской областях.

Один из злостных сорняков самых разных культур [Агрэкологический атлас, электронный ресурс]. Зона вредности на территории ЕР включает лесостепные и степные юго-западные регионы. Считается инвазионным видом во многих европейских странах [Rušek et al., 2012].

Возможный вектор инвазии. Использование в пищу, с семенами культивируемых растений.

Частота известных случаев натурализации. В большинстве областей ЕР, где отмечена, натурализовалась. В ряде регионов – инвазионный вид.

Может считаться чужеродным видом на равнинной части территории ЕР: как археофит – на большей её части и неофит в северных областях.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск (?); (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Erodium cicutarium*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По мнению В.В. Туганаева и А.Н. Пузырёва [1988] средиземноморско-ирано-туранский вид. Центр происхождения – Средиземноморье [Fiz et al., 2006].

В настоящее время аистник встречается на всех континентах кроме Антарктиды. Завезён в Северную и Южную Америку, Австралию, на юг Африки, где является неофитом.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания, на юго-востоке ЕР может встречаться на пойменных лугах [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В северных областях ЕР давность инвазии подтверждена остатками, найденными в слоях XII–XIV вв. при раскопках крепости Корелы (Käkisalmi) в Приозерске Ленинградской обл. [Lempiäinen, 1995].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной, Восточной и Северной Европе, но аборигенным считается в Великобритании на основании занимаемых там местообитаний.

На территории ЕР указан как археофит в Ивановской, Ленинградской, Ульяновской областях, Башкортостане, Удмуртии, Чувашии. Аборигенным считается только в районе Нижнего Дона и Нижней Волги [Meusel et al., 1978].

Сорняк пропашных и яровых культур, огородов и садов. Зона вредоносности включает почти весь его ареал на территории ЕР [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве областей, где отмечен, натурализовался.

В областях Средней России в региональных флорах рассматривается как аборигенный вид, но скорее всего здесь является археофитом; неофит на севере ЕР и аборигенный на юго-востоке.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар**.

### *Euphorbia helioscopia*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

Широко расселился в Европе. В Северной Америке, Восточной Азии, Австралии, Но-

вой Зеландии, на юге Африки и Южной Америки – чужеродный вид и неофит.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сеgetальный вид. Произрастает на вторичных местообитаниях.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Входит в состав видов археоботанических комплексов, которые датированы неолитом и отмечены в разных частях Европы [Coward et al., 2008; Rösch et al., 2014; Pokorná et al., 2018], что предполагает распространение *E. helioscopia* в Европе с ранними земледельческими культурами. На территории ЕР археоботанические находки отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Северной, Центральной, Атлантической и Восточной Европе, аборигенный в некоторых странах Южной Европы.

На территории ЕР как археофит указан для Ивановской, Ленинградской, Рязанской и Тверской областей. На севере и востоке ЕР, а также в Курской, Липецкой и Тульской областях считается чужеродным видом, но неофитом, а как аборигенный приведён для Московской, Калужской, Воронежской, Тамбовской областей.

Сорняк пропашных и яровых культур. В зону вредоносности вида включены регионы на западе ЕР, от широколиственно-хвойных лесов до степей [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. С семенами высеваемых культур.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В регионах Европы, где указан как археофит, натурализовался. На территории ЕР натурализовался почти в половине областей.

Вероятно, может считаться археофитом в средней полосе ЕР, но неофитом – на севере и востоке согласно материалам региональных флор.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): *Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Сар (?)*.

### *Fallopia convolvulus*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Rušek et al., 2012], по



мнению В.В. Протопоповой [1991] имеет азиатское происхождение.

Распространилась на всех континентах кроме Антарктиды.

Тип местообитания (на территории ЕР). Один из самых распространённых сеgetальных видов, занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Входит в состав видов археоботанических комплексов восточной части Средиземноморья, которые датированы неолитом и отмечены в разных частях Европы, что предполагает распространение *F. convolvulus* в Европе с ранними сельскохозяйственными культурами [Coward et al., 2008; Rösch et al., 2014; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР находки известны из разных регионов и датируются более ранним, чем XVI в., периодом [Кириянов, 1952, 1959; Туганаев, 1973; Lempiäinen, 1995; Альслебен, 1997, 2009; Лебедева, 2009б, 2017; Туганаев, Туганаев, 2004; Шитов и др., 2007; Чухина, Шитов, 2008; Сулягина, 2013; Лебедева и др., 2016; Сергеев, Лебедева, 2021], а в Московской обл. они обнаружены также в слоях дьяковской культуры [Лебедева, 2005, 2009в]. В.Е. Афанасьев и А.П. Лактионов [2008] считают, что гречишка непреднамеренно интродуцирована (в Астраханскую обл.) как сорняк зерновых культур в начале I тыс. н.э. В середине I тыс. этот вид отмечен и в одном из археологических памятников Подонья [Лебедева, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофитом считается в Северной, Центральной, Атлантической и Восточной Европе. Для ЕР как археофит приведён для Астраханской, Ленинградской, Ульяновской областей, Карелии, Башкортостана, Удмуртии.

В Агрэкологическом атласе [электронный ресурс] отмечена как один из важнейших сорняков сельскохозяйственных культур. Зона вредности вида включает центральные и восточные регионы ЕР от 48° до 60° с. ш.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве областей, где отмечена, натурализовалась.

Вероятно, является археофитом не только на севере и востоке ЕР, но и в областях Средней России.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Уд, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Fumaria officinalis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид средиземноморского происхождения [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

К настоящему времени расселилась в Европе, Северной и Южной Америке, интродуцирована в Австралию и Новую Зеландию, на юг Африки, в Восточную Азию.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные типы местообитаний.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах отмечена с неолита и бронзового века [Preston et al., 20014; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР находки отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается археофитом в странах Центральной Европы, в Великобритании, в Восточной и Северной Европе.

На территории ЕР рассматривается как чужеродный и археофит в Карелии, Ленинградской и Ивановской областях, регионах Среднего Поволжья (Башкортостане, Татарстане, Удмуртии, Чувашии, Ульяновской обл., вероятно, в Самарской обл.

Сорняк посевов зерновых культур и многолетних трав, а также садов и огородов [Агрэкологический атлас, электронный ресурс]. Зона вредности простирается от юга лесной зоны до степной.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В большинстве областей, где отмечена, натурализовалась.

Вероятно, может считаться чужеродным видом и археофитом на территории ЕР.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул;

(СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг, Калм (?), Рос, Сар.

### *Galeopsis bifida*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Сведения о первичном ареале вида не ясны, по мнению большинства авторов – это евразийский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопова, 1991].

Широко распространён в Европе, а в Азии в основном в её северной половине: приведён для Восточной Азии, Сибири, а также Киргизстана, Монголии. Как чужеродный отмечен в Северной Америке, Новой Зеландии и на юге Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный сорный вид, в основном произрастает на антропогенных местообитаниях.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Пикульники плохо различаются и на живом материале, а их остатки тем более трудно идентифицировать до вида. В ряде случаев находки мелкоцветковых видов *Galeopsis* могут быть указаны как *G. tetrahit* agg. [Pokorná et al., 2018]. Для ЕР в Удмуртии В.В. Туганаев и А.В. Туганаев приводят *G. bifida* среди археоботанических находок для средневекового периода [Туганаев, Туганаев, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. В Европе в большинстве стран считается аборигенным видом, как археофит отмечен только для Финляндии. Некоторая неопределённость статуса и предпочтения аборигенности связаны с трудностью идентификации остатков видов рода *Galeopsis* [Pokorná et al., 2018]. Чётких сведений о статусе вида в азиатской половине континента нет, но, по крайней мере, для части Сибири (в Иркутской обл.) – это чужеродный вид [Конспект флоры Иркутской области..., 2008].

На территории ЕР считается чужеродным и археофитом в Ивановской, Курской, Ленинградской, Рязанской, Тверской, Тульской, Ульяновской областях, а также в Башкортостане, Татарстане, Удмуртии, Чувашии. Но в Карелии А.В. Кравченко [2007] счёл его аборигенным вслед за ранними финскими работами [Linkola, 1921], хотя позднее он признан в Финляндии археофитом [Suominen, Hämet-Ahti, 1993].

Сорняк сельскохозяйственных культур, огородов и залежей [Агроэкологический атлас, электронный ресурс]. Зона вредоносности включает полосу от юга бореальной зоны до степей.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. В половине областей, где отмечен, натурализовался.

Учитывая значительный географический разброс статуса вида как археофита на территории ЕР (от Ленинградской на севере до Курской и Воронежской областей на юге и Башкортостана на востоке), в данной работе этот вид принят как чужеродный вид и археофит для большинства областей и регионов ЕР; на юго-востоке статус не ясен, возможно, аборигенный.

Распространение и статус: (КК): **Кар (?)**; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?)**.

Решения по статусу других видов *Galeopsis* приняты в соответствии с мнением авторов региональных флор и ареалогическим анализом.

Распространение и статус *G. ladanum*: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен (?), Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Волг(?), Калм(?), Рос(?), Сар(?)**.

Распространение и статус *G. speciosa*: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?)**.

Распространение и статус *G. tetrahit*: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?)**.

### *Galium spurium*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв,

1988; Rušek et al., 2012], В.В. Протопопова [1991] включает в нативную область помимо Европы и части Азии.

Расселился почти на всех континентах кроме Южной Америки и Антарктиды.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид. На большей части территории ЕР занимает антропогенные местообитания. На юго-востоке отмечен по днищам балок, пойменным лугам различного уровня [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Входит в состав видов археоботанических комплексов Средиземноморья, которые датированы неолитом и отмечены в разных частях Европы, что предполагает распространение *G. spurium* в Европе с ранними земледельческими культурами [Bakels, 1999; Coward et al., 2008; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки известны из средневековых поселений Ленинградской [Lempäinen, 1995], Новгородской областей [Альслебен, 1997]. *Galium* sp. отмечен в материалах из сельских поселений Суздальского Ополя XII–XIII вв. [Лебедева, 2017].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в некоторых странах Центральной Европы, в Северной и Восточной Европе.

На территории ЕР как археофит приведён для Карелии, Удмуртии, Ульяновской обл., в Башкортостане – неофит.

Сорняк посевов разных культур, а наибольшей степени – озимых злаковых. В зону вредоносности включён весь его ареал на территории ЕР [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Авторы адвентивной флоры Чехии [Rušek et al., 2012] относят к группе видов, которые были распространены в прошлом, а в настоящее время встречаются редко, тем не менее это натурализовавшийся вид в странах, где считается археофитом. В регионах ЕР инвазионный статус не всегда ясен.

Скорее всего – археофит в областях средней полосы ЕР, в регионах Нижней Волги и прилегающих к Кавказу статус вида не ясен.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива,

Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?).

### *Geranium pusillum*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморско-ирано-туранский вид [Тугоданов, Пузырёв, 1988], П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] также приводят в качестве природного ареала области Европы и Средиземноморья, а В.В. Протопопова [1991] считает видом ирано-туранского происхождения. Помимо европейского Средиземноморья, естественный ареал включает регионы Юго-Западной и Центральной Азии.

К настоящему времени *G. pusillum* широко расселилась в Европе, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Новую Зеландию, Японию и Тайвань.

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид, растёт на антропогенных местообитаниях по всей территории ЕР. Относится к группе сорняков, требовательных к богатству местообитаний, но распространённых на лёгких песчаных субстратах (сообщества союза *Sisymbrium officinalis* Тх. et al. ex von Rochow 1951).

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Чехии появление *G. pusillum* датируется железным веком [Pokorná et al., 2018].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. В большинстве стран Центральной Европы считается чужеродным видом и археофитом. Приведена как археофит для Финляндии, Беларуси и Украины.

На территории ЕР признана аборигенным видом во Владимирской, Калужской, Московской, Орловской областях, археофитом в Ивановской обл., а во многих других регионах считается неофитом, но точное время появления не указано. Во многих флорах *G. pusillum* может быть отмечена практически с начала изучения соответствующей флоры. Например, для Курской обл. приведена в одной из самых ранних для области сводок флоры [Hoefft, 1826]. Для Московской обл. указана в ранних известных флористических списках [Максимович, 1826; Двигубский, 1828], что, возможно, и послужило поводом считать её здесь аборигенным видом.

Возможный вектор инвазии. Случайная интродукция (спутник поселений человека), спейрохория.

Частота известных случаев натурализации. Натурализовалась в половине отмеченных регионов.

Весьма вероятно, что на территории ЕР этот вид является чужеродным, археофитом может считаться в средней полосе, а неофитом – для севера (Карелии, Ленинградской обл.) и восточных областей ЕР (Башкортостана, Татарстана, Удмуртии, Чувашии). Статус на юго-востоке не ясен.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Калм (?).

### *Hyoscyamus niger*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ирано-туранский [Туганаев, Пузырёв, 1988] или средиземноморско-ирано-туранский вид [Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

В настоящее время белена чёрная распространилась на большей части Евразии, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию и Африку.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные рудеральные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В европейских странах фиксируется с бронзового века, но наибольшая встречаемость отмечена для Средневековья [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018]. Для ЕР давность присутствия вида подтверждена находками в Ленинградской [Шитов и др., 2007; Чухина, Шитов, 2008], Тверской областях в средневековых отложениях [Лебедева, 2008], в Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит во многих европейских странах, кроме Южной Европы.

На территории ЕР также считается археофитом во многих регионах: от Карелии до Астраханской обл.

Сорняк посевов различных культур, огородов, залежей. В зону вредоносности включены

регионы лесостепной полосы и степи [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

Возможный вектор инвазии. Спейрохория. В.Е. Афанасьев и А.П. Лактионов [2008] считают, что белена чёрная проникла на территорию Астраханской обл. как сеgetальный сорняк.

Частота известных случаев натурализации. Натурализовалась в большинстве регионов.

Скорее всего, *H. niger* является археофитом для всей территории ЕР.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Lactuca serriola*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По происхождению считается средиземноморским видом [Rušek et al., 2012] или средиземноморско-ирано-туранским [Туганаев, Пузырёв, 1988].

К настоящему времени *L. serriola* широко расселилась в Европе и во многих азиатских регионах, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, Африку.

Тип местообитания (на территории ЕР). В большинстве областей ЕР занимает только антропогенные местообитания, на юго-востоке отмечена на пойменных лугах разного уровня, по бэровским буграм, склонам балок и карстовых воронок [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Археоботанических находок вида мало, в Великобритании и Чехии отмечена со Средневековья [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Как археофит *L. serriola* приведена для Великобритании, Венгрии, Польши, Словакии, Чехии, Украины.

На территории ЕР точный природный ареал вида не ясен, но, возможно, не является чужеродным для самых юго-восточных регионов. По региональным данным в качестве чужеродного вида *L. serriola* приведена для



29 областей ЕР, в основном как неофит, а как археофит – лишь для Татарстана, Чувашии и Ульяновской обл. В ряде регионов ЕР (например, Калужской, Московской, Тамбовской областях) указана как вид природной флоры. Однако для многих областей известна практически с первых флористических сводок, например, для Курской [Hoefft, 1826], Московской [Martius, 1817; Максимович, 1826]. Но для Тверской обл. А.А. Нотов [2009] датирует появление вида на территории области 2-й половиной XIX в.

Зона вредоносности вида включает лесостепные и степные регионы, где *L. serriola* – сорняк посевов [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

Возможный вектор инвазии. Спейрохория.

Частота известных случаев натурализации. Натурализовалась в большинстве регионов, в одной трети из них считается инвазионным видом.

Можно предположить чужеродный статус *L. serriola* и её раннее проникновение в средней полосе ЕР, от Московской до Воронежской обл., на юго-востоке ЕР вид может считаться аборигенным, учитывая близость области происхождения и природного ареала.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баи, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Калм, Рос, Сар*.

### *Lamium album*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По мнению чешских авторов [Rušek et al., 2012], природный ареал включает регионы Европы и Средиземноморье, В.В. Протопопова [1991] относит яснотку белую к видам ирано-туранского происхождения. Однако если судить по ареалу, приведённому в атласе [Meusel et al., 1978], это скорее евро-сибирский вид, и в большинстве районов Средиземноморья, и в Центральной Азии *L. album* отсутствует. Во флоре Турции яснотка белая упомянута как вид умеренных регионов Евразии, а не Средиземноморья, и редкие находки отмечены лишь для северо-востока Малой Азии [Flora of Turkey, 1982].

В настоящее время ареал яснотки белой обширен, включает всю Европу и большую часть Азии, как чужеродный вид она отмечена в Северной и Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии.

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид. Занимает в основном антропогенные местообитания, но может встречаться и в полустественных биотопах: по берегам рек, в нарушенных лесах.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. По археоботаническим материалам вид появился в некоторых европейских странах лишь в Средневековье [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. *L. album* является археофитом в ряде стран Центральной Европы, в Великобритании, Финляндии, Беларуси, на Украине.

Среди регионов ЕР в качестве археофита указана только для Ленинградской обл. Как неофит отмечена для Карелии, Мордовии, Пензенской и Ульяновской областей, под вопросом статус вида в Калужской обл. [Решетникова и др., 2010]. Как чужеродный вид с неопределённым временем инвазии приведена для Самарской обл., в Саратовской обл. известны единичные находки по железным дорогам, что может свидетельствовать о чужеродном статусе вида. Большинство же авторов региональных флор вообще не считают яснотку белую чужеродным видом для нашей территории.

Возможный вектор инвазии. Непреднамеренная интродукция, как сорное при миграции людей.

Частота известных случаев натурализации. В основном натурализовавшийся вид.

Статус вида и время инвазии необходимо уточнять. В данной работе статус вида принят с учётом информации из региональных флор: как археофит в северной части ЕР кроме Карелии, где является неофитом, а также неофит в областях юго-востока лесостепной и степной зон. В большинстве регионов ЕР – аборигенный вид.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бря, Бел, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз*,

**Там, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Рос (?), Сар.**

### *Lappula squarrosa*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По мнению В.В. Туганаева и А.Н. Пузырёва [1988], данный вид связан со степным поясом (понтическо-североказахстанско-дауро-монгольский класс), по другим данным – это средиземноморско-азиатский вид [Протопова, 1991; Rušek et al., 2012]. Точный первичный ареал вида не ясен, но версия о его происхождении в степных областях азиатской части Евразии по данным молекулярно-генетического анализа весьма вероятна [Huang et al., 2013].

В настоящее время *L. squarrosa* расселилась по всей Европе, на значительной части Азии, интродуцирована в Северную Америку, Австралию, единично в Африку и Южную Америку.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает в основном антропогенные местообитания, может встречаться на сбитых степных участках и сухих луговых склонах, по бэровским буграм.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. На территории ЕР отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Вид считается археофитом в Центральной, Северной и Восточной (на Украине) Европе.

В регионах ЕР как археофит приведена для Ивановской, Тверской, Самарской, Ульяновской областей, Башкортостана, Мордовии, Удмуртии. Неофитом, считается в Карелии и Ленинградской обл., чужеродным видом – в Татарстане севернее Волги. В остальных регионах рассматривается как аборигенный вид.

Сорняк зерновых культур и пастбищ в основном в степной зоне [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Возможно, что в областях лесного пояса, кроме северных регионов, является археофитом, а в степных и лесостепных – аборигенным видом.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл (?), Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Lepidium ruderales*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ирано-туранский [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопова, 1991] или средиземноморский [Rušek et al., 2012] вид.

Расселился по всей Европе, Азии, как чужеродный отмечен в Северной и Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии, единичные находки известны в Африке.

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид, встречается на антропогенных местообитаниях. В юго-восточных регионах отмечен на солонцах, по бэровским буграм, в степи [Лактионов, 2009; MW].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Археоботанических находок мало, в Чехии известен с позднего бронзового века [Pokorná et al., 2018]. Для территории ЕР археоботанические данные отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. В большинстве европейских стран, кроме Южной Европы, считается археофитом.

В ЕР в качестве археофита приведён для Воронежской, Ивановской, Курской, Липецкой, Рязанской, Тульской, Ульяновской, Самарской, областей, Башкортостана, Мордовии, Татарстана, Удмуртии, Чувашии, неопределённый временной статус у *L. ruderales* в Тверской обл. Неофитом признан в Карелии, Ленинградской, Пензенской областях.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Как сорное при миграции людей, с животными, может быть, с семенами высеваемых растений.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Учитывая область происхождения, а также тип занимаемых местообитаний, возможно, что аборигенным видом является на самом юго-востоке ЕР, однако данное предположение принято с вопросом. В областях средней полосы ЕР может считаться археофитом, неофит в северных регионах ЕР.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): **Аст, Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар.**

### *Malva neglecta*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Естественный ареал вида охватывает Средиземноморье [Rušek et al., 2012], по мнению В.В. Протопоповой [1991] – это ирано-туранский вид; по другим данным – средиземноморско-ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988]. Вероятно, к области первичного ареала относятся регионы от Средиземноморья до Центральной Азии.

Расселилась в Европе, некоторых регионах Азии, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, на юг Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания во всех регионах ЕР.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Чехии известна с бронзового века [Rokorná et al., 2018], в Великобритании – с конца железного [Preston et al., 2004]. На территории ЕР археоботанические находки отсутствуют.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Великобритании, странах Центральной, Северной и Восточной Европы.

На территории ЕР как археофит отмечена только в Ивановской, Тамбовской и Ульяновской областях. В северных регионах и на востоке ЕР считается неофитом. В средней полосе в региональных флорах приведена как аборигенный вид.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Использовалась как пищевое, лекарственное. Могла также расселиться как сорное при миграции людей; может быть, и в результате спейрохории.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Скорее всего, является археофитом в регионах средней полосы ЕР, неофитом – на севере и востоке ЕР, статус на юго-востоке чётко не определён, но, возможно, здесь это

аборигенный вид, учитывая близость области природного ареала.

Распространение и статус: (ВБ): *Лен, Нов*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Сам (?), Там, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): **Аст (?), Калм (?), Рос (?).**

### *Malva pusilla*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский [Rušek et al., 2012] или ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988].

Расселилась в Европе, интродуцирована в Северную и Южную Америку, некоторые регионы Азии, на юг Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид, занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Чехии фиксируется начиная с железного века [Rokorná et al., 2018]. Приведена среди сорных растений для поселения Иднакар в слоях IX–XIII вв. [Туганаев, Туганаев, 2004]. Необходимо отметить, что остатков, мальвы идентифицируемых до вида, крайне мало. Чаще такие находки приведены как *Malva* sp., например, в средневековых слоях при раскопках в Московской, Владимирской областях [Лебедева, 2017], в Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Лебедева, Сергеев, 2018], Саратовской обл. [Лебедева, Сергеев, 2017].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается археофитом в ряде стран Центральной, Восточной и Северной Европы.

Для ЕР приведена как археофит для большинства регионов средней полосы, от Тверской до Воронежской обл. Неофитом считается в северных областях ЕР (Карелии, Ленинградской обл.), а для Владимирской, Калужской, Московской, Тамбовской указана как аборигенный вид.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Использовалась как пищевое, лекарственное. Могла также расселиться в результате случайной интродукции при миграции людей и спейрохории.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Учитывая антропогенный характер местообитаний, скорее всего *M. pusilla* является археофитом для большей части территории ЕР, кроме северных областей, статус на юго-востоке не совсем ясен.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст (?)*, *Волг (?)*, *Калм (?)*, *Рос (?)*, *Сар (?)*.

### *Melilotus albus* u *M. officinalis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Предположительно природный ареал этих видов лежит в Южной Европе, Юго-Западной и Центральной Азии и охватывает область от Средиземноморья до Тибета [Turkington et al., 1978]. В.В. Туганаев и А.Н. Пузырёв [1988] считают оба вида ирано-туранскими. Северная граница природного ареала не ясна.

Оба вида интродуцированы в Австралию, а *M. officinalis* и в Северную Америку. Относительно недавно *M. albus* был найден на юге Бразилии [Hassemer et al., 2015].

Тип местообитания (на территории ЕР). Оба вида донника занимают в основном нарушенные антропогенные местообитания, в юго-восточных регионах ЕР встречаются также на пойменных лугах, по прирусловым гривам и валам.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых странах Центральной Европы находки вида датированы бронзовым веком [Pokorná et al., 2018]. Для территории ЕР археоботанические материалы практически отсутствуют. Известны находки остатков *M. albus* в слоях XII–XIV вв. из раскопок крепости Корелы (Käkisalmi) в Приозерске [Lempriäinen, 1995] Ленинградской обл.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. *M. albus* считается археофитом в некоторых европейских странах: Германии, Чехии, Словакии, Венгрии, Швейцарии, Польше, но отмечен как неофит во Франции, Бельгии, Великобритании, странах Северной Европы.

На российской территории приведён как археофит для Ивановской и Тамбовской областей, указан как неофит для Карелии, Ленинградской обл., Башкортостана, Удмуртии, в

Тверской обл. временной статус вида не понятен. Авторы адвентивной флоры Московской обл. [Майоров и др., 2012] сомневаются в его чужеродном статусе, хотя ранее М.С. Игнатов и соавторы [Игнатов и др., 1990] предположили, что *M. albus* был непреднамеренно интродуцирован в среднюю полосу ЕР (и в Московскую обл.) во время войны 1812 г. Однако этот вид в это время уже был отмечен в каталоге растений, выращиваемых чужеродных и аборигенных, из имения А.К. Разумовского Горенки [von Fischer, 1812], соответственно такое предположение сомнительно. В одном из ранних известных списков флоры области указан на рудеральных местообитаниях и в культуре [Martius, 1817, с. 128: “in ruderalis et cultis”].

*M. officinalis* – археофит в Германии, Чехии, Словакии, Швейцарии и Венгрии; имеет неопределённый временной статус в Бельгии, но неофит в Великобритании, в Северной Европе, аборигенный вид в странах Южной Европы. Приведён как археофит для Ивановской обл., неофит для Карелии, Ленинградской, Тверской областей, Башкортостана и Удмуртии. В Московской обл. отмечен с самого начала изучения флоры региона у дорог и на рудеральных местообитаниях [Stephan, 1792].

Возможный вектор инвазии. С фуражом, выращивание с медицинскими целями.

Частота известных случаев натурализации. Оба вида натурализовались в большинстве регионов, в части из них являются инвазионными.

Возможно, оба вида – археофиты в областях Средней России; аборигенными могут считаться на юго-востоке ЕР, учитывая близость области природного ареала.

Распространение и статус *Melilotus albus*: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар**.

Распространение и статус *Melilotus officinalis*: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): **Аст, Волг, Калм, Рос, Сар**.



## *Myosotis arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Единое мнение на происхождение вида отсутствует, В.В. Туганаев и А.Н. Пузырёв [1988] рассматривают *M. arvensis* как европейский вид, П. Пышек и соавторы [Rušek et al., 2012] – средиземноморский, а В.В. Протопопова [1991] считает средиземноморско-ирано-туранским.

Современная область распространения помимо Европы включает Кавказ, Западную Сибирь, восток Азии, Северную Америку, единичны находки в Южной Америке, на юге Африки, в Австралии и Новой Зеландии.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид, распространён на антропогенных местообитаниях. В областях юго-востока ЕР *M. arvensis* отмечена на сухих лугах и степных склонах [Еленевский и др., 2008].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Появление вида в некоторых европейских странах датируется железным веком [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018]. Для ЕР археоботанические находки средневекового времени известны из Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004] и Ленинградской обл. [Lempriäinen, 1995].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Области как вторичного, так и первичного ареала очертить крайне трудно. Для значительной части территории Европы вид считается чужеродным и археофитом: в Атлантической, Центральной (в большинстве стран), Северной и Восточной Европе, а аборигенным – в странах Средиземноморья. Но на территории Малой Азии, а также в Восточной Сибири – это чужеродный вид [Flora of Turkey..., 1978; Конспект флоры Иркутской области..., 2008], в Западной Сибири статус этого вида незабудки не ясен.

На территории ЕР как археофит вид признан в Карелии, Ленинградской обл. и Удмуртии, в Башкортостане – неофит. В большинстве областей ЕР по материалам региональных флор *M. arvensis* считается аборигенным видом.

Сегетальный сорняк. Зона вредности включает юг лесной зоны и лесостепь [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

Возможный вектор инвазии. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

На большей части территории Центральной Азии *M. arvensis* отсутствует, и точка зрения о ирано-туранском нативном ареале вида мало вероятна. Средиземноморское происхождение и соответствующий природный ареал более соответствуют области, где вид является аборигенным: в странах Средиземноморья и на Кавказе. В этом случае, скорее всего, *M. arvensis* – археофит на территории ЕР кроме, возможно, юго-восточных регионов.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Калм, Рос, Сар.

## *Nepeta cataria*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский [Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012] или ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988].

Распространён в Европе, Азии, интродуцирован в Северную и Южную Америку, Австралию, Африку.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Чехии отмечен со Средневековья [Pokorná et al., 2018] среди видов богатых рудеральных местообитаний. На территории ЕР семена *Nepeta* sp. найдены в одном из культурных слоёв раннесредневекового памятника в Старой Ладоге также в составе рудеральных группировок [Шитов и др., 2007], в Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021] предположительно в фуражных скоплениях, а также находки семян вида известны для Рязанской обл. [Сутягина, 2013: данные Е.Ю. Лебедевой 2000 г.].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в большинстве стран Центральной Европы, где отмечен с неолита – бронзового века [Rösch et al., 2014; Pokorná et al., 2018], а также в Северной и Восточной Европе.

На территории ЕР считается археофитом в большей части её регионов: от Ленинград-

ской обл. до Курской и Липецкой. Как неофит приведён для Удмуртии, Чувашии, Ульяновской обл., но с нативным статусом отмечен для ряда областей средней полосы и востока ЕР (во Владимирской, Воронежской, Калужской, Московской, Тамбовской областях, Башкортостане).

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Один из возможных способов – культивирование с лекарственными целями; с фуражом.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Натурализовался в большинстве регионов.

**Распространение и статус:** (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, *Мрд*, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): Волг, Рос, Сар.

### *Neslia paniculata*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Вид неизвестного происхождения [Протопопова, 1991] или средиземноморский [Rušek et al., 2012].

*N. paniculata* расселилась по всей Европе, значительной части Азии, интродуцирована в Северную Америку, Австралию, единичные находки отмечены в Южной Америке.

**Тип местообитания** (на территории ЕР). Занимает в основном антропогенные местообитания. Сегетальный вид, довольно широко распространённый в прошлом от территорий севера-запада и центра ЕР, где преобладало земледелие в качестве ведущей сельскохозяйственной деятельности, до восточных регионов, где аграрная практика в некоторые временные периоды имела подчинённое значение в экономике.

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** В Германии отмечена с конца бронзового века [Rösch et al., 2014], Чехии – с конца железного века, но основные находки приходятся на Средневековье [Rokorná et al., 2018]. На территории ЕР давность «присутствия» *N. paniculata* подтверждена археоботаническим материалом из средневековых слоев при раскопках в Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004], Суздальском Ополье [Лебедева, 2017], Саратовском Повол-

жье [Лебедева, Сергеев, 2017], Московской [Лебедева, 2009а], Нижегородской [Лебедева, 2009б], Новгородской областях и некоторых других регионах [Кирьянова, 1979].

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Археофит в большинстве стран Центральной, Северной и Восточной Европы, неофит в Великобритании.

На территории ЕР считается археофитом во флорах большинства областей от Тверской до Курской, кроме ряда регионов: Владимирской, Воронежской, Калужской, Московской, Тамбовской областей. В Карелии и Ленинградской обл. – это неофит.

Засоряет посевы злаковых культур в основном в степной зоне [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Спейрохория.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Натурализовалась в большинстве регионов.

Вероятно, археофит на территории ЕР кроме Карелии и Ленинградской обл.

**Распространение и статус:** (КК): *Кар*; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, *Мрд*, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): Волг, Рос, Сар.

### *Saponaria officinalis*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Точный первичный ареал не установлен, по одним данным – это средиземноморский вид [Протопопова, 1991], по другим – естественный ареал связан с Европой и юго-западной Азией [Rušek et al., 2012].

В настоящее время *S. officinalis* широко расселилась по всей Европе, значительной части Азии, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, единичные находки отмечены для юга Африки [GBIF, electronic resource].

**Тип местообитания** (на территории ЕР). Занимает в основном антропогенные и нарушенные местообитания.

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** На территории стран Европы фиксируется в разные периоды, в некоторых странах – начиная с бронзового века [Literature on archaeological

remains, electronic resource ]. Археоботанические находки для ЕР отсутствуют.

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** В Великобритании и ряде стран Центральной Европы (Венгрии, Словакии, Чехии) считается археофитом, в Восточной и Северной Европе – в основном неофитом, в Южной Европе – это аборигенный вид. В Польше в последних исследованиях отмечена как археофит, культивируемый со Средневековья [Czarna, 2016; Celka et al., 2023].

На территории ЕР приведена как археофит в небольшом числе областей – в Самарской, Тульской, Ульяновской, в некоторых регионах (Воронежской, Ивановской, Курской, Ленинградской, Тверской областях, Карелии, Удмуртии, Башкортостане) – как неофит, а в других (Калужской, Московской, Пензенской, Рязанской областях, Мордовии, Татарстане, Чувашии) – как аборигенный вид.

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Мыльнянка издавна культивировалась для технических, медицинских и декоративных целей.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Натурализовалась в большинстве регионов, в части считается инвазионным видом.

Может считаться археофитом для областей средней полосы ЕР, неофитом в северных регионах. Для Воронежской и Курской областей статус указан как в сводке региональных авторов.

**Распространение и статус:** (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря (?)*, *Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баиш, Сам (?)*, *Тат (?)*, *Удм, Ул, Чув (?)*; (ЮВ): *Аст, Волг, Рос, Сар.*

### *Setaria italica*

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Вид неясного происхождения [Rušek et al., 2012], возник в культуре (в результате «одомашнивания» *S. viridis*). Несмотря на применение современных молекулярно-генетических методов исследования, споры о локализации центров происхождения *S. italica* не прекращаются [Miller et al., 2016]: в одних публикациях обосновывается наличие одного центра на севере Китая [Crawford et al., 2013; Odonkor et al., 2018], в других – множественных цен-

тров [de Wet et al., 1979; Hunt et al., 2008; Hirano et al., 2011; Eda et al., 2013; Fukunaga et al., 2020] из разных районов Азии (Китай, Кореи, Японии, Индии), а также Европы.

Вид отмечен на всех континентах, кроме Антарктиды.

**ТИП МЕСТООБИТАНИЯ** (на территории ЕР). Изредка культивируется в южных областях как кормовое растение, в одичавшем виде встречается на залежах и у дорог.

**АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ.** В разных странах Европы в археоботанических материалах достаточно чётко идентифицируется, начиная с поздней бронзы [Literature on archaeological remains, electronic resource ]. Для ЕР *S. italica* фиксируется, начиная со Средневековья: семена проса итальянского найдены при раскопках на юге Московской обл. в городище Ростиславль в слоях XII–XIV вв. [Лебедева, 2005], в Суздальском Ополье (VII–IX вв., [Лебедева, 2017]), обнаружены также в средневековых поселениях в Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004], в Пензенской обл. [Туганаев, Туганаев, 2008], в золотоордынских селищах в Саратовском Поволжье [Лебедева, Сергеев, 2017], в Астраханской обл. (IX–XIV вв.) [Сергеев, 2018]). Более ранние, чем Средневековье, указания на находки известны только для Кавказа [Трифонов и др., 2017].

**ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС.** Приведён как археофит в странах Центральной Европы, но неофит – в Восточной и Северной Европе.

В регионах ЕР это чужеродный вид, но во всех областях датирован поздним временем, то есть приведён как неофит.

**ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ.** Культивирование.

**ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ.** Почти везде является случайным по своему статусу.

На территории ЕР, по крайней мере в средней части и на юге, выращивалась, начиная с раннего Средневековья, соответственно может считаться здесь археофитом. Для северных регионов ЕР приведён как неофит.

**Распространение и статус:** (ВБ): *Лен*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Смо, Тв*; (ВД): *Бел (?)*, *Бря (?)*, *Вор, Клж, Кур, Мрд, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баиш, Тат, Удм, Ул*; (ЮВ): *Аст, Волг, Рос, Сар.*

## *Setaria pumila*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По мнению одних исследователей – восточноазиатский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988], В.В. Протопопова [1991] считает его индо-малайским, а чешские ученые [Rušek et al., 2012] – средиземноморским.

В настоящее время распространён на всех континентах, кроме Антарктиды.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых странах Центральной Европы отмечен с неолита [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки обнаружены в средневековых образцах из Московской [Лебедева, 2005, 2009а], Рязанской [Сутягина, 2013] областей, Татарстана [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004]. Для более раннего времени (дьяковской культуры) есть указания на находки также в Московской обл. [Лебедева, 2009в].

Тип местообитания (на территории ЕР). Встречается на антропогенных и нарушенных местообитаниях.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной и Восточной Европе. Как археофит приведён для части регионов ЕР (Мордовии, Чувашии, Татарстана, Воронежской, Курской, Липецкой, Самарской (?), Тульской, Ульяновской областей); в Башкортостане, Карелии, Удмуртии, Ленинградской, Рязанской, Тверской областях считается неофитом.

Сорняк в посевах зерновых и пропашных культур, иссушает почву при сплошном травостое, что сильно затрудняет её обработку. По материалам «Агроэкологического атласа» на территории ЕР зона вредности охватывает лесостепные и степные регионы.

Возможный вектор инвазии. Возможны разные векторы: в результате спейрохории и культивирования в прошлом в качестве замены зерновым культурам и для корма скота. Процесс «одомашнивания» *S. pumila* в Индии смоделировал и описал М. Kimata [2015] с помощью AFLP анализа: одним из этапов в этом процессе было использование щетинника в качестве «страховочной» культуры при смешанном возделывании с видами *Panicum* на случай неурожая и голода. Помимо этого, *S. pumila* использовался в качестве корма для крупного рогатого скота.

В настоящее время распространяется также с транспортом и вдоль дорог [James et al., 2019].

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Вероятно, археофит в средней полосе, но неофит в северных областях ЕР.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

## *Setaria viridis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморско-ирано-туранский [Протопопова, 1991] или средиземноморский [Rušek et al., 2012] вид. Считается предком проса итальянского [Li, Brutnell, 2011].

Природный ареал вида не ясен, в настоящее время *S. viridis* широко расселилась в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии, единичные находки известны в Африке.

Тип местообитания (на территории ЕР). Антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В странах Европы наиболее ранние находки датируются неолитом [Marinova, Krauß, 2014; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки средневекового времени известны из Татарстана [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004], Московской [Лебедева, 2009а], Нижегородской [Лебедева, 2009г.], Новгородской [Кириянов, 1959], Рязанской [Сутягина, 2013: данные Е.Ю. Лебедевой 2000 г.] и Саратовской [Лебедева, Сергеев, 2017] областей. Семена *S. viridis* обнаружены в слоях дьяковской культуры из раскопок в Московской обл. [Лебедева, 2009в].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной и Восточной Европе, но неофит в Великобритании и странах Северной Европы.

На территории ЕР как археофит приведён для восточных регионов и некоторых областей средней полосы (Воронежской, Курской, Тульской, Ульяновской).



Сорняк пропашных, реже зерновых культур, садов и виноградников. Сильно иссушает почву [Агроэкологический атлас, электронный ресурс]. На территории ЕР распространён почти до параллели 60° с. ш., зона вредности включает регионы Нижнего Дона, Предкавказья и Крыма.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Для областей юго-востока ЕР вопрос первичности-вторичности ареала вида не до конца решён, однако, учитывая антропогенный характер местообитаний, скорее всего этот вид – археофит для большей части территории ЕР, кроме северных областей, где является неофитом.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск (?)*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?)*, *Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Калм, Рос, Сар*.

### *Silene noctiflora*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. В область первичного ареала, вероятно, входят Средиземноморье и Передняя Азия [Rušek et al., 2012]. В.В. Туганаев и А.Н. Пузырёв [1988] указывают только на связь этого вида со степным поясом (понтическо-североказахстанский ареалогический класс).

В настоящее время широко расселилась в Европе, Северной Америке, в ряде регионов Восточной Азии, отмечена в Австралии и Новой Зеландии.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых странах Европы единичные находки датированы бронзовым веком, но в основном связаны со Средневековьем [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018]. Находки средневекового времени известны из Мордовии [Туганаев, 1973], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004].

ТИП МЕСТООБИТАНИЯ (на территории ЕР). Тип занимаемых местообитаний в основном антропогенный. Некоторые авторы отмечают *S. noctiflora* в кустарнике на опушках и в

пойменных дубравах, но в средней полосе в этих местообитаниях вид скорее всего чужеродный.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Как археофит *S. noctiflora* отмечена в разных частях Европы: Атлантической, Центральной, Восточной (Беларуси), а также на юге Швеции [Flora Nordica..., 2001].

На территории ЕР в качестве археофита приведена для областей Поволжья (Башкортостана, Татарстана, Удмуртии, Чувашии) и части регионов средней полосы ЕР (Астраханской, Курской, Липецкой, Пензенской, Рязанской, Тульской, Ульяновской областей), неофитом считается в Мордовии, Ивановской обл. и на севере ЕР (в Карелии, Ленинградской обл.). Вид не считается чужеродным во Владимирской, Воронежской, Калужской, Московской, Тамбовской областях, а также на Украине [Протопопова, 1991; Григорьевская и др., 2004; Определитель..., 2010; Решетникова и др., 2010; Майоров и др., 2012; Серёгин, 2012]. Некоторые авторы рассматривают *S. noctiflora* как вид с прогрессирующим ареалом [Протопопова, 1991; Определитель..., 2010].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Для областей Средней России *S. noctiflora* вероятнее всего археофит, а статус вида на юге и юго-востоке ЕР, возможно, аборигенный.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?)*, *Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Рос, Сар*.

### *Sinapis arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

*S. arvensis* широко расселилась в Европе и на значительной части Азии, интродуцирована в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, на юг Африки.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает вторичные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых европейских странах найдена в неолитических стоянках, но чаще встречается, начиная с железного века и более позднего времени [Preston et al., 2004; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР семена горчицы обнаружены в археологических раскопках в Ленинградской [Шитов и др., 2007; Чухина, Шитов, 2008], Новгородской [Кириянов, 1952] областях, Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004], все датируются Средневековьем.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Северной, Атлантической, Центральной и Восточной Европе.

На территории ЕР археофитом считается в Карелии, Ивановской, Тверской, Пензенской, Ульяновской областях, Башкортостане, Мордовии, Татарстане, Удмуртии, Чувашии, в остальных областях ЕР горчица полевая приведена в качестве аборигенного вида. М.В. Казакова [2004] считает её неофитом в Рязанской обл., но в более поздних публикациях из этого региона горчица полевая отнесена к археофитам [Палкина, 2011].

Сорняк различных культур, в зону вредности входят лесостепные и степные регионы ЕР [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

Возможный вектор инвазии. Спейрохория. Использовалась в пищу, выращивалась для получения масла в основном в технических целях.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Учитывая вторичный характер занимаемых местообитаний, вероятно, может считаться чужеродным видом и археофитом на территории ЕР.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Sisymbrium loselii*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ирано-туранский [Туганаев, Пузырёв, 1988] или

средиземноморский и азиатский [Протопопова, 1991; Ryšek et al., 2012] вид.

Точный природный ареал этого вида не ясен. Распространён в Европе, западной части Азии, интродуцирован в Северную Америку.

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид антропогенных местообитаний. В юго-восточных регионах встречается на лугах и в степях [Флора Нижнего Поволжья..., 2018].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Для ЕР не известны.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Во многих европейских странах является неофитом, археофит – лишь в части Центральной Европы (в Венгрии, Словакии).

На территории ЕР статус вида сильно меняется в разных, даже соседних, областях. Так, *S. loselii* археофит в Ивановской, Рязанской, Самарской, Ульяновской областях, Татарстане и Чувашии, а на севере ЕР и в Брянской, Курской, Пензенской, Тверской, Тульской областях, Башкортостане, Мордовии, Удмуртии – это неофит, в остальных же регионах – аборигенный вид. Исследователи флоры Воронежской обл. [Григорьевская и др., 2004] считают его аборигенным на юге и чужеродным неофитом в северной части области.

Возможный вектор инвазии. Случайно, как рудеральный сорняк в поселениях человека. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Учитывая повсеместное распространение *S. loselii* по территории областей и тот факт, что он упоминается во многих областях с первых флористических работ (например, в Московской: Stephan, 1792), возможно, может рассматриваться как археофит на большей части средней полосы ЕР, а в северных регионах – как неофит. Если и является аборигенным на территории ЕР, то только на юге и юго-востоке (в Астраханской, Воронежской, Ростовской, Саратовской (?), Тамбовской областях, Калмыкии).

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос,

Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг, Калм (?), Рос (?), Сар (?).

### *Solanum nigrum*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский [Туганаев, Пузырёв, 1988; Rušek et al., 2012] или южноевропейский [Протопопова, 1991] вид.

Широко распространён в настоящее время по всей Европе, расселился в Северной Америке, Азии, интродуцирован также в Австралию, Новую Зеландию, Африку.

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид антропогенных местообитаний.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых странах (Словакии, Чехии) известен с неолита [Moskal-del Hoyo et al., 2015; Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР обнаружен в культурных слоях при раскопках во Владимирской [Макаров и др., 2014; Лебедева, 2017], Московской [Лебедева, 2005, 2009в], Рязанской [Сутягина, 2013], Саратовской [Лебедева, Сергеев, 2017] областях, Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021]; большинство находок датируются средневековым временем, а в Московской обл. – I тыс. до н. э. В.Е. Афанасьев и А.П. Лактионов [2008] предполагают, что на территории юго-востока ЕР (в Астраханской обл.) паслён чёрный мог появиться также ещё в I тыс. до н.э.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в ряде стран Центральной, Восточной и Северной Европы, аборигенный – в Южной Европе. В Великобритании считается аборигенным на юго-востоке и неофитом в северных её районах.

На территории ЕР как археофит указан для Астраханской, Ивановской, Пензенской, Самарской, Тверской, Ульяновской областей, Башкортостана, Татарстана, Удмуртии, Чувашии, как неофит – для Карелии и Ленинградской обл.

Сорняк преимущественно пропашных культур, садов, огородов [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Вероятно, *Solanum nigrum* – археофит в большинстве регионов ЕР, кроме северных областей.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Sonchus arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

Распространился почти по всей Евразии, интродуцирован и расселился в Северной Америке, единично встречен в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых странах Центральной Европы отмечен с бронзового века [Pokorná et al., 2018], в Астраханской обл. предположительно распространился в I тыс. до н. э. [Афанасьев, Лактионов, 2008]. Известны находки в Рязанской обл. [Сутягина, 2013], датируемые Средневековьем.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается археофитом в некоторых странах Центральной Европы (Чехии, Словакии), в Восточной и Северной Европе.

На территории ЕР как чужеродный вид и археофит указан для ряда областей: Астраханской, Ивановской, Карелии, Ленинградской, Липецкой, Пензенской, Рязанской, Самарской, Тверской, Тульской, Ульяновской, Башкортостана, Мордовии, Татарстана, Удмуртии, Чувашии.

Один из злостных и широко распространённых сорняков различных культур, огородов и садов. В зону вредоносности включены регионы от юга лесной зоны до степной [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Скорее всего, археофит на всей территории ЕР.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Sonchus oleraceus*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. В некоторых источниках приведён как средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012]. По данным молекулярно-генетического анализа, имеет гибридное происхождение: *S. oleraceus* – амфилоид, одним из предков которого может считаться *S. asper*, а видообразование осота огородного могло происходить в нескольких регионах [Cho et al., 2019].

В настоящее время распространён на всех континентах кроме Антарктиды [GBIF, electronic resource]. Однако не во всех частях света, помимо Европы, вид можно считать неофитом. Например, появление *S. oleraceus* в Австралии до последнего времени предположительно указывалось в период британской колонизации этого материка. Но по материалам генетического разнообразия популяций вида, обнаружены две волны его расселения в Австралии: около 1000 лет назад и более поздняя [Encinas-Viso et al., 2022]. Одним из возможных векторов раннего завоза были торговые пути из Европы в Восточную Азию много веков назад, а затем из Азии в северную Австралию.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид, занимает антропогенные местообитания. На юго-востоке отмечен на пойменных лугах и по прирусловым гривам [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Чехии обнаружен в средневековых образцах [Rokorná et al., 2018]. На территории ЕР археоботанические находки не известны.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в странах Центральной, Северной и Восточной Европы; аборигенный вид в Атлантической Европе, поскольку произрастает там на прибрежных местообитаниях [Preston et al., 2004], и в странах Южной Европы.

В ЕР считается археофитом в северных регионах, на востоке и в ряде областей центра ЕР (Мордовии, Пензенской, Рязанской, Тульской).

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Среди чужеродных натурализовавшихся видов – это самый распространённый, встречается в 48% регионов, составляющих около 40% земной суши, инвазионный в 30% из них [Rušek et al., 2017]. На территории ЕР натурализовался во всех областях, где отмечен.

На большей части территории ЕР вероятнее всего археофит, но на юге и юго-востоке статус не ясен, возможно, аборигенный, учитывая тип местообитания.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, **Вор (?)**, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): **Аст (?)**, **Волг (?)**, **Рос (?)**, Сар (?).

### *Spergula arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991]; согласно [Rušek et al., 2012], помимо Средиземноморья естественный ареал частично лежит и в других частях Европы.

В настоящее время расселился почти на всех континентах кроме Антарктиды [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания, сегетальный сорняк.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В Европе время датирования находок вида варьирует от неолита (в Германии, [Rösch et al., 2014]) до Средневековья (в Чехии, [Rokorná et al., 2018]). Для ЕР археоботанические находки вида в средневековых слоях известны из Ленинградской [Lempäinen, 1995], Новгородской [Кириянов, 1959], Московской [Лебедева, 2005], Владимирской [Лебедева, 2017], Нижегородской [Лебедева, 2009б] областей. Возможно, археофит на территории ЕР.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной, Северной, Восточной Европе, но



аборигенный вид в Атлантической и Южной Европе.

На территории ЕР признан археофитом во многих областях: от Карелии до Воронежской, неофитом считается в Мордовии, а в ряде областей статус вида указан как аборигенный.

Сорняк различных культур, зона вредности – от юга лесной зоны до степной [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Уд, Улм, Чув; (ЮВ): Сар.

### *Stachys annua*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Rušek et al., 2012].

Расселился по территории Европы, отмечен в Азии, Северной и Южной Америке.

ТИП МЕСТООБИТАНИЯ (на территории ЕР). Занимает в основном антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых странах Центральной Европы указан с бронзового века [Rokorná et al., 2018]. Воронежские ботаники [Григорьевская и др., 2004] отмечают, что вид найден в области при раскопках поселений эпохи бронзы со ссылкой на К.Ф. Хмелёва [1973]. В других регионах ЕР указания на археоботанические находки средневекового времени известны из Мордовии [Туганаев, 1973], Татарстана [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004], а для Московской обл. Е.Ю. Лебедева [2009а] приводит только как *Stachys* sp.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Центральной Европе и некоторых странах Восточной Европы, но неофит в Атлантической и Северной Европе.

Для ЕР приведён как археофит от Ивановской до Воронежской обл., как неофит – в северных регионах.

Сорняк пропашных и зерновых культур. В зону вредности входят лесостепные и степные регионы [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

В тех областях средней полосы ЕР, где не указан его статус как чужеродный и он приведён вместе с аборигенными видами, может считаться чужеродным и археофитом.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Рос, Сар.

### *Thlaspi arvense*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ирано-туранский [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991] или средиземноморский [Rušek et al., 2012] вид.

*T. arvense* широко расселилась по территории Евразии кроме североазиатских регионов, в Северной Америке, интродуцирована в Южную Америку, Африку, Австралию и Новую Зеландию.

ТИП МЕСТООБИТАНИЯ (на территории ЕР). Занимает вторичные местообитания. Изредка может встречаться на солонцах [Флора Нижнего Поволжья..., 2018].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В странах Европы единично зафиксирована в неолитических стоянках, но в основном появление вида связывают с бронзовым веком [Preston et al., 2004; Rokorná et al., 2018]. На территории ЕР обнаружена в археологических раскопках средневекового времени в Московской [Лебедева, 2017], Новгородской [Кириянов, 1952], Рязанской [Сутягина, 2013] областях, Мордовии [Туганаев, 1973], Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004]. Но найдена в отложениях из разреза «Демшинск» в Липецкой обл., возраст которых соответствует нижнему плейстоцену [Зюганова, 2004].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Северной, Атлантической, Центральной и Восточной Европе.

Ярутка причислена к археофитам в Карелии, Воронежской, Ивановской, Курской, Ленинградской, Тверской, Самарской, Ульяновской, областях, Удмуртии, Татарстане, Башкортостане; в остальных областях Средней России не рассматривается как чужеродный вид.

Сорняк пропашных и озимых культур. В зону вредности входят регионы от юга лесной зоны до степей [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Вероятно, является археофитом в средней полосе ЕР, и, возможно, – аборигенный вид на юго-востоке, учитывая близость области первичного ареала.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Tripleurospermum inodorum*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Регион происхождения и область естественного ареала не ясны [Кау, 1969; Rušek et al., 2012]. В.В. Протопопова [1991] предполагает, что первичный ареал связан с Передней Азией.

Современный ареал по данным GBIF [electronic resource] включает Европу, умеренные регионы Азии, Северную Америку, юг Южной Америки, восток Австралии, Новую Зеландию, единичные находки отмечены на юге Африки. На территории Европы выявлены два цитотипа с диплоидным и тетраплоидным набором хромосом. Первый распространён в приокеанических регионах Европы, второй – восточнее, в более континентальных [Кау, 1969]. К. Кей [Кау, 1969] предположил, что тетраплоид *T. inodorum* возник при удвоении хромосомного набора диплоида скорее всего на восточной границе ареала вида. Для обоих цитотипов произошла потеря местообитания в ходе плейстоценовых перестроек в животном и растительном мире, и в дальнейшем они распространялись вместе с человеком в сходных условиях.

Тип местообитания (на территории ЕР). Занимает антропогенные местообитания. На юго-востоке встречается на пойменных лугах [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В некоторых регионах Европы вид зафиксирован с бронзового века [Preston et al., 2004; Rösch et al., 2014]. На территории ЕР археоботанические находки *T. inodorum* средневекового времени известны из Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004] и для запада Ленинградской обл. [Lempäinen, 1995].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. *T. inodorum* – археофит в странах Центральной, Северной и Восточной Европы.

Для областей ЕР как археофит приведён в Карелии, Ивановской, Ленинградской, Пензенской, Рязанской, Тверской областях, на остальной территории ЕР указан в качестве аборигенного вида. В азиатской части России считается чужеродным видом и неофитом (проник во второй половине XVII в.) и даже включён в «Чёрную книгу флоры Сибири» [2016].

Сорняк различных культур. В зону вредности входит в основном территория ЕР от юга лесной зоны до степей, но отмечена также и в Западной Сибири [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Учитывая статус на соседних с ЕР территориях, антропогенный характер местообитаний и версию вероятного происхождения, можно считать данный вид археофитом для средней полосы ЕР, однако на юго-востоке ЕР, статус вида остаётся не ясным.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?).

### *Veronica arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморско-ирано-туранский [Туганаев,

Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991] или средиземноморский [Rušek et al., 2012] вид.

Современный ареал включает Европу, Северную и Южную Америку, Австралию и Новую Зеландию, Восточную и Центральную Азию.

Тип местообитания (на территории ЕР). *V. arvensis* занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Входит в состав видов археоботанических комплексов, которые датированы неолитом и отмечены в разных частях Европы, что предполагает распространение *V. arvensis* в Европе с ранними земледельческими культурами [Coward et al., 2008]. Для ЕР археоботанические находки предположительно этого вида (*Veronica verna/arvensis*) известны из средневекового поселения во Владимирской обл. [Лебедева, 2017].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в некоторых странах Центральной Европы, в Северной и Восточной Европе.

На территории ЕР давность инвазии признана в Карелии, Ивановской, Ленинградской, Тверской, Ульяновской областях, Удмуртии. Большинство авторов флор регионов Средней России этот вид вероники считают природным видом.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Возможно, *V. arvensis* является археофитом в средней полосе ЕР, но для областей юго-востока ЕР статус вероники, учитывая области возможного происхождения, не ясен.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст (?), Волг (?), Рос (?), Сар.

### *Vicia tetrasperma*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский [Протопопова, 1991] или средиземноморско-ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988].

Распространён в областях Средиземноморья и Центральной Азии, расселился в Европе, Северной Америке, Восточной Азии, единично отмечен в Австралии, Южной Америке, Африке.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид, занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Отмечен в составе видов археоботанических комплексов, приведённых для разных частей Средиземноморья [Coward et al., 2008] и датированных неолитом, что предполагает распространение *V. tetrasperma* в Европе с ранними земледельческими культурами. Для ЕР археоботанические находки не известны.

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Считается археофитом в некоторых странах Центральной Европы, в Северной и Восточной Европе.

На территории ЕР как археофит приведён лишь для Карелии, Чувашии, Татарстана и Ульяновской обл.; в Удмуртии, Ивановской и Ленинградской областях считается неофитом; в Тверской обл. статус вида не ясен, а в остальных регионах *V. tetrasperma* приведён как аборигенный вид.

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовался в большинстве регионов.

Вероятно, может считаться археофитом для большей части средней полосы ЕР, однако, учитывая значительную неопределённость ареала, в данной работе статус вида принят с учётом региональных данных.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв (?), Яр; (ВД): Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Viola arvensis*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземноморский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991].

Современный ареал включает Европу, Северную Америку, Австралию и Новую Зеландию, единично фиалка полевая отмечена в

Южной Америке, Африке, в Восточной Азии и Сибири.

Тип местообитания (на территории ЕР). Сегетальный вид, занимает антропогенные местообитания.

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. В отдельных странах Европы единично отмечена с энеолита [Pokorná et al., 2018]. Для ЕР археоботанические находки известны из Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004]. В составе агрофитоценозов зерновых культур в Вятско-Камском Предуралье упомянута с IX–XIII вв. [Altynntzev, Tuganaev, 2015].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Археофит в Атлантической, Центральной, Северной и Восточной Европе. В Германии указана с неолита [Rösch et al., 2014].

На территории ЕР археофитом считается во многих регионах от Карелии до степных областей.

Сорняк различных культур; в зоне вредности – некоторые регионы широколиственно-хвойной зоны [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

ВОЗМОЖНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИИ. Спейрохория.

ЧАСТОТА ИЗВЕСТНЫХ СЛУЧАЕВ НАТУРАЛИЗАЦИИ. Натурализовалась в большинстве регионов.

Учитывая тип местообитаний, возможную область естественного ареала, в областях средней для ЕР может считаться археофитом.

Распространение и статус: (КК): Кар; (ВБ): Вол, Лен, Нов, Пск; (ДВВ): Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр; (ВД): Бел, Брян, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул; (СП): Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув; (ЮВ): Волг, Калм, Рос, Сар.

### *Xanthium strumarium*

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ. По одной из точек зрения, *X. strumarium* – это американский вид [Weaver, Lechowicz, 1983], однако в настоящее время преобладает другая точка зрения, и большинство авторов связывают его со Старым Светом [Opravil, 1983; Майоров и др., 2012; Medvecká et al., 2012; Rušek et al., 2012]. Вероятно, в первичный ареал входят Средиземноморье и Центральная Азия (включая северо-запад Китая), то

есть предположительно, это средиземноморско-ирано-туранский вид [Туганаев, Пузырёв, 1988; Протопопова, 1991; Medvecká et al., 2012]. Недавно остатки семян дурнишника обнаружены на древней стоянке (400–200 лет до н. э.) в Синьцзян-Уйгурском автономном районе на северо-западе Китая [Sheng et al., 2019].

Область современного распространения *X. strumarium* охватывает все континенты кроме Антарктиды [GBIF, electronic resource].

Тип местообитания (на территории ЕР). Рудеральный вид, распространён на пустырях, полях и огородах, по берегам водоёмов. На юго-востоке встречается также по влажным солончакам, на пойменных лугах [Лактионов, 2009].

АРХЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ. Время появления вида в странах Европы варьирует. В Польше остатки семян *X. strumarium* были обнаружены при раскопках поселения бронзового века [Mueller-Bieniek et al., 2015], до этой находки в Польше вид считался неофитом [Tokarska-Guzik, 2005]. В Чехии отмечен со средневекового времени [Pokorná et al., 2018]. На территории ЕР макроостатки *X. strumarium* обнаружены при раскопках средневековых поселений во Владимирской и Московской областях [Лебедева, 2005, 2017], в Татарстане [Сергеев, Лебедева, 2021]. Пыльца (как *Xanthium*-type) отмечена в палинологическом спектре культурного слоя XII – начала XIII в. в Смоленске [Ершова, Кренке, 2017].

ИНВАЗИОННЫЙ СТАТУС. Для значительной части Европы *X. strumarium* является чужеродным видом, но относительно времени появления единой точки зрения нет. Считается археофитом в некоторых странах Центральной Европы (Венгрии, Германии, Словакии, Чехии), на части территории Средиземноморья (в Хорватии, Турции), на востоке Франции, в части Восточной Европы (на Украине). Неофит в Атлантической и Северной Европе, в Беларуси и даже в некоторых средиземноморских странах, например, на Крите.

В большинстве областей ЕР приведен как чужеродный и неофит, поскольку авторы соответствующих региональных флор рассматривают этот вид дурнишника как североа-



американский вид. Аборигенным вид признан во Владимирской, Калужской, Московской областях. Неясный статус у данного вида в юго-восточных регионах ЕР, и возможно, что последние – области его естественного произрастания, учитывая возможное происхождение. Что касается вышеупомянутых областей центра ЕР, то, принимая во внимание инвазии на окружающих территориях, скорее всего *X. strumarium* является чужеродным и в этих регионах.

Сорняк кукурузы, подсолнечника, овощных культур. Зона вредоносности включает степные регионы ЕР [Агроэкологический атлас, электронный ресурс].

Возможный вектор инвазии. Случайная интродукция в результате миграции людей; использование в пищу (молодые листья), в медицинских целях.

Частота известных случаев натурализации. В Европе натурализовался в половине стран (в 22), где приведён как чужеродный вид и неофит [Lambdon et al., 2008]. На территории ЕР натурализовался в большинстве регионов.

Вид может считаться археофитом в областях средней полосы ЕР, на юго-востоке статус не ясен.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; (ВБ): *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо (?), Тв*; (ВД): *Бел, Бря, Вор, Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам, Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст (?), Волг (?), Калм (?), Рос (?), Сар (?).*

Наиболее трудно идентифицируемые с точки зрения первичности-вторичности области распространения имеют многие виды р. *Chenopodium*. Выявление их ареалов усложняется неясной таксономической принадлежностью у некоторых видов, которые образуют сложные для определения комплексы.

*Chenopodium album* фиксируется во многих археоботанических материалах из раскопок VIII–XV вв. на территории ЕР от Пермского края и Ленинградской обл. до Московской [Кириянов, 1959; Шитов и др., 2007; Лебедева, 2008; Трофимова и др., 2016], но этот вид мари присутствует и в спорово-пыльцевых спектрах плейстоцена, на-

пример, на Среднем Дону [Никитин, 1957; Зюганова, 2004]. К археофитам отнесена в Карелии, Ивановской, Тверской и Ульяновской областях. В большинстве стран Европы *C. album* считается видом природной флоры, как археофит рассматривается в Финляндии, Германии, Швейцарии. Вероятно, может считаться археофитом в северных областях ЕР, а в средней полосе и южных регионах – это вид природной флоры.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; ЛИ: *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бря, Бел, Вор (?), Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?), Тат, Удм, Ул (?), Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Калм, Рос, Сар.*

К археофитам северных областей ЕР можно отнести также *C. glaucum*, *C. polyspermum*.

Среди видов марей, наиболее часто относимых к археофитам, – *Chenopodium hybridum* [Туганаев, Пузырёв, 1988; Александрова и др., 1996; Васюков, 2004; Казакова, 2004; Сосудистые растения..., 2010; Раков и др., 2014; Мулдашев и др., 2017]. Считается по происхождению средиземноморским [Протопопова, 1991] или ирано-туранским [Туганаев, Пузырёв, 1988] видом. Как археофит приведён для Центральной (Венгрии, Германии), Атлантической (Великобритании) и Восточной (Польши, Украины) Европы. В большинстве областей ЕР рассматривается как чужеродный вид и археофит, в качестве неофита указан для Карелии [Кравченко, 2007], Ленинградской [Доронина, 2007], Тверской [Нотов, 2009], Ивановской областей [Борисова, 2007]. Для Московской обл. этот вид не приведён в списке адвентивной флоры [Майоров и др., 2012], но его плоды присутствуют в средневековых слоях, обнаруженных в Ростиславле Рязанском (на юге Московской обл.) [Лебедева, 2005]. Учитывая преимущественно антропогенный тип занимаемых местообитаний и археоботанические свидетельства, марь гибридная может считаться здесь археофитом. Возможно, является археофитом во всех областях средней полосы ЕР, хотя авторы адвентивной флоры Воронежской обл. относят его к природным видам на основании единичной находки в четвертичных отложениях на Среднем Дону [Тригорьевская и др., 2004].

Распространение и статус: (КК): *Кар*; ЛИ: *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бря, Бел, Вор (?)*, *Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?)*, *Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Калм, Рос, Сар*.

*Chenopodium rubrum* многие авторы региональных флор ЕР рассматривают как археофит. Вид европейского [Протопопова, 1991] или средиземноморско-ирано-туранского происхождения [Туганаев, Пузырёв, 1988]. А.Я. Григорьевская и соавторы [2004] относят этот вид к природной флоре для территории Воронежской обл. на основании находок в плейстоценовых отложениях на Среднем Дону. Во многих странах Европы марь красная также считается природным видом, но в Финляндии отнесена к археофитам, а на Украине к неофитам. Для Карелии приведена как неофит [Кравченко, 2007]. Статус вида приведён в соответствии со статусом вида в региональных флорах, то есть на большей части территории ЕР *Ch. rubrum* можно отнести к археофитам.

Распространение и статус: (КК): *Кар*; ЛИ: *Вол, Лен, Нов, Пск*; (ДВВ): *Вла, Ива, Кос, Мос, Ниж, Смо, Тв, Яр*; (ВД): *Бря, Бел (?)*, *Вор*, *Клж, Кур, Лип, Мрд, Орл, Пен, Ряз, Там, Тул*; (СП): *Баш, Сам (?)*, *Тат, Удм, Ул, Чув*; (ЮВ): *Аст, Волг, Калм, Рос, Сар*.

Нет единого мнения о статусе видов из группы *Polygonum aviculare* s. l. (*P. aviculare* s. str., *P. bellardii*, *P. calcatum*, *P. rurivagum*, *P. x arenastrum*, *P. x neglectum*). *Polygonum aviculare* s. l. – сложный комплекс, представленный на нашей территории не менее чем семью видами, четыре из которых рассматриваются в качестве археофитов в ряде регионов ЕР. Среди видов, принятых как археофиты в регионах ЕР, *P. aviculare* s. str., *P. calcatum*, *P. x arenastrum* (*P. aviculare* × *P. calcatum*) и *P. x neglectum* (*P. aviculare* × *P. bellardii*). Точное распространение этих видов не ясно из-за нечёткой систематической принадлежности. *P. aviculare* s. l. встречается на всех континентах кроме Антарктиды. Он широко распространён в Европе и Азии [Флора Восточной Европы, 1996], является природным видом в Северной Америке [BONAP, electronic resource], чужеродным в Австралии. В Европе *P. Avicu-*

*lare*, несмотря на то, что занимает в основном антропогенные местообитания, считается аборигенным видом, кроме её северной части, где признан археофитом (в Финляндии). Ранее рассматривался как археофит в Чехии, но в более поздних работах «переведён» в нативные виды [Rušek et al., 2012]. На территории ЕР приведён как археофит для Республик Карелии, Мордовии, Чувашии, Воронежской, Курской, Липецкой, Пензенской, Рязанской, Тульской областей. В данном исследовании статус видов комплекса *Polygonum aviculare* учтён так, как он принят в региональных флорах.

Что касается видов, культивируемых до настоящего времени, российские авторы региональных флор иногда рассматривают такие виды, а именно некоторые из дичающих овощных и садовых культур, как неофиты [Шереметьева и др., 2008], хотя многие из них, скорее всего, культивировались на территории региона и до XVI в. Учитывая исторические и археологические свидетельства, их можно считать археофитами для разных регионов ЕР. Ниже приведён перечень таких видов, в который включены только те, которые найдены вне культуры хотя бы в одной из областей ЕР.

*Allium sepa* – считается, что лук репчатый выращивали на Руси, начиная с XII–XIII вв.

*Anethum graveolens* – укроп упомянут А.В. Кирьяновым [1959] при описании археологического материала (XI–XII вв.) из Новгородской обл.

*Brassica oleracea* – А.В. Кирьянов [1959] предполагает культивирование капусты в некоторых областях ЕР с XIII в. на основе археологических находок специализированных орудий для её посадки.

*Brassica rapa* (*B. rapa* subsp. *rapa*) – культивировалась с древних времён. А.В. Кирьянов [1959] приводит репу при характеристике земледелия Новгородской земли начиная с X в. В средневековых слоях семена репы обнаружены в Удмуртии на чепецких городищах IX–XIII вв. [Туганаев, Туганаев, 2004].

*Cerasus vulgaris*, *Malus domestica* – как считает А.В. Кирьянов [1959], оба вида издавна культивировались на российской территории.

Находки косточек вишни указаны им в слоях X в. (в Новгородской обл.), он же отмечает многочисленные находки вишни в слоях XI–XII вв. из разных мест. Точное время начала выращивания *M. domestica* на территории ЕР не известно. Остатки плодов яблони редко встречаются при археологических раскопках, и установить их видовую принадлежность часто невозможно [Лебедева, 2017]. Для Новгородской обл. А.В. Кирьянов [1959] привёл единичные находки семян другого вида, *M. sylvestris*, в слоях X в. и высказал предположение, что новые сорта яблонь вряд ли выводились из местных культур, а скорее были завезены из более южных территорий. Он же приводит многочисленные упоминания о яблоневых садах в писцовых книгах уже к XV в. Во Владимирской обл. единичные находки минерализованных семян яблони отмечены в слоях VII–VIII вв. [Лебедева, 2017], правда, вид яблони не установлен.

*Cucumis sativus* – культивировался на территории ЕР с X в. [Кирьянов, 1959], предположительно завезён из Византии.

*Lens culinaris* – зерна чечевицы обнаружены в археологических раскопках (в основном в Средневековье) во Владимирской [Лебедева, 2017], Воронежской [Горбаненко, 2013], Липецкой [Лебедева, 2004], Московской [Лебедева, 2005], Новгородской, Псковской, Тверской [Кирьянов, 1959; Кирьянова, 1979; Альслебен, 1997], Саратовской областях [Лебедева и др., 2016], Татарстане [Лебедева, 2019; Сергеев, Лебедева, 2021], Удмуртии [Туганаев, Туганаев, 2004]. Трудно сказать, насколько широко этот вид культивировался, но так или иначе этот вид появился на территории ЕР не позднее средневекового периода.

*Vicia faba* – бобы огородные приведены при описании археологического материала из Новгородской обл. А.В. Кирьяновым [1959] и А. Альслебеном [1997]. Е.Ю. Лебедева [2017] указывает на вероятность нахождения остатков этого вида (одно семя определено как cf. *Vicia faba*) при описании археоботанических находок в раскопках селищ IX–XIII вв. во Владимирской обл.

*Allium sativum*, *Armoracia rusticana*, *Beta vulgaris*, *Daucus carota* subsp. *sativus* – все эти виды упомянуты при описании хозяйствен-

ного уклада в «Домострое» [цит. по: Голохвастов, 1849], первое издание которого датируется серединой XVI в. Можно согласиться с А.В. Кирьяновым [1959], что их разведение на территории ЕР началось ранее этого периода.

Помимо вышеперечисленных видов, археофитами можно считать некоторые злаковые, бобовые, а также технические культуры, давность присутствия которых подтверждена археоботаническими находками, хотя и для небольшого числа регионов (таблица 2): *Avena sativa*, *Cannabis sativa*, *Fagopyrum esculentum*, *Hordeum vulgare*, *Linum usitatissimum*, *Panicum miliaceum*, *Pisum sativum*, *Secale cereale*, *Setaria italica*, *Triticum aestivum*.

### Выводы

Для территории ЕР выделено 184 вида археофитов (то есть чужеродных видов, интродуцированных человеком в ранний исторический период, до XVI в.), и необходимо отметить, что данный список дискуссионен и не является исчерпывающим. Точные указания на присутствие видов до определённого временного периода часто не известны, поэтому разделение видов по времени проникновения проведено по ряду признаков. Основные критерии: археоботанические свидетельства на основании ископаемых остатков и исторические доказательства, тип местообитания, анализ географического распространения, которое рассматривается с нескольких позиций (возможности точного определения области первичного ареала, стабильности или изменчивости ареала вида во времени, широты расселения видов), частота известных случаев натурализации, генетическое разнообразие при наличии соответствующих исследований, идентификация возможных векторов инвазии, использование человеком. Наиболее достоверный способ – наличие ископаемых остатков. Однако для ЕР только 81 вид из предполагаемых археофитов подтверждён находками в какой-либо из ранних исторических периодов, в основном в Средневековье, но из ограниченного числа регионов.

Учитывая особенности природных условий, а также историю развития антропогенных общностей, территория ЕР разделена на шесть



регионов: Карело-Кольский, Восточно-Балтийский, Двинско-Верхневолжский, Поволжский, Волжско-Донской и Юго-Восточный (табл. 4). Списки видов регионов перекрываются, но каждый из них имеет свои особенности.

В соответствии с концепцией региональной обусловленности инвазии видов в результате большой разницы в макроэкологических условиях, а также времени проникновения некоторые виды являются археофитами лишь для части регионов ЕР, в соседних областях они могут быть по своему статусу либо видами природной флоры, либо чужеродными не-офитами. Характеризуя группу археофитов ЕР в целом, следует отметить 1) большое сходство состава археофитов с другими европейскими регионами, 2) невысокое общее разнообразие по сравнению со странами Европы, учитывая значительную площадь ЕР, 3) неоднородность статуса видов в разных регионах и различия между разными частями ЕР по видовому составу, 4) большую долю сеgetальных сорных видов как результат высокой засорённости посевов сорными видами в начале развития земледельческой культуры, 5) значительный процент видов азиатского происхождения как свидетельство влияния восточных векторов на формирование флоры, включая восточные центры земледельческой культуры.

Приведённый в данном исследовании перечень видов-архефитов регионов Европейской России во многом дискуссионен и прежде всего в результате недостатка данных по археоботаническим материалам. Корректной оценке статуса вида также мешает отсутствие для многих видов молекулярно-генетических исследований, позволяющих уточнить биогеографические особенности их распространения, и слабое внимание специалистов-ботаников к археологической литературе. По мнению авторов списка археофитов Великобритании, «идентификацию вида как археофита следует рассматривать как гипотезу, подлежащую проверке дальнейшими исследованиями» [Preston et al., 2004, с. 288].

### Финансирование

Работа выполнена в рамках темы госзадания ИГ РАН FMGE-2019-0007 (AAAA-A19-119021990093-8) «Оценка физи-

ко-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования».

### Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах.

### Литература

- Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения (Электронный ресурс) // (<http://www.agroatlas.ru>). Проверено 15.12.2022.
- Александрова К.И., Казакова М.В., Новиков В.С., Ржевуская Н.А., Тихомиров В.Н. Флора Липецкой области. М.: Аргус, 1996. 376 с.
- Александровский А.Л., Анненков В.В., Глушко Е.В., Истомина Э.Г., Николаев В.И., Постников А.В., Хотинский Н.А. Антропогенные индикаторы в пыльцевых спектрах голоценовых отложений // Источники и методы исторических реконструкций изменений окружающей среды. Сер. География. 1991. Т. 8. С. 7–18.
- Альслебен А. Земледелие Новгородской округи в IX–X вв. Археоботанические методы и их применение на городище Георгий // Древности Поволховья. СПб., 1997. С. 191–204.
- Альслебен А. Археоботанические материалы: зерновые продукты в питании средневекового населения // Археология севернорусской деревни X–XIII веков: средневековые поселения и могильники на Кубенском озере / Отв. ред. Н.А. Макаров. Т. 3. Палеоэкологические условия, общество и культура. М.: Наука, 2009. С. 10–15.
- Андреев С.И., Горбаненко С.А., Разуев Ю.Д. О земледелии у населения городецкой культуры в лесостепном Почежье // Вестник Тамбовского университета. Серия: Гуманитарные науки. 2014. № 10(138). С. 149–158.
- Артемьева А.М., Чесноков Ю.В., Клоке Э. Генетическое разнообразие и филогенетические взаимоотношения культур вида *Brassica rapa* L. По результатам анализа микросателлитов // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 608–619.
- Афанасьев В.Е., Лактионов А.П. Исторический анализ адвентизации флоры Астраханской области // Вестник АГТУ. 2008. № 3(44). С. 150–154.
- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситникова А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. университета, 2000. 496 с.



- Бакташева Н.М. Конспект флоры Калмыкии. Элиста: Изд-во Калмыц. университета, 2012. 112 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. Т. 12. № 4. С. 4–24. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10031>
- Бобкина Е.М., Сенатор С.А., Раков Н.С. К вопросу о динамике агрофитов на территории Самарской области // Известия Самарского научн. центра РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 79–82.
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Изд-во Ивановский государственный университет, 2007. 188 с.
- Бронникова М.А., Успенская О.Н. Позднеголоценовая эволюция растительности и ландшафта на территории Гнездовского археологического комплекса // Гнездово. Результаты комплексного исследования памятника. М.: Альфарет, 2007. С. 162–182.
- Васюков В.М. Растения Пензенской области (конспект флоры). Пенза: Издательство ПГУ, 2004. 184 с.
- Виноградова Ю.К. Изменчивость биологических признаков аира обыкновенного (*Acorus calamus* L.) в естественных и инвазионных популяциях // Бюлл. Гл. Бот. Сада. 2004. Вып. 187. С. 23–31.
- Вьюкова Н.А. Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.
- Вьютнова О.М. История и распространение культуры цикория // Овощи России. 2016. Вып. 1 (30). С. 52–53. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2016-1-52-53>
- Гак Е.И., Антипина Е.Е., Лебедева Е.Ю., Кайзер Э. Хозяйственная модель поселения среднедонской катакомбной культуры Рыкань-3 // Российская археология. 2019. № 2. С. 19–34. <https://doi.org/10.31857/S086960630004788-5>
- Гафурова М.М. Сосудистые растения Чувашской Республики. Флора Волжского бассейна. Т. 3. Тольятти: Касандра, 2014. 303 с.
- Голохвастов Д.П. / Домострой благовещенского попа Сильвестра. Сообщено действительным членом Императорского Общества истории и древностей российских при Московском университете, Дмитрием Павлов. Голохвастовым. М.: Университетская типограф., 1849. 114 с.
- Горбаненко С.А. Палеоэтноботанические материалы с Животинного городища (по отпечаткам на изделиях из глины) // Древности. 2013. Вып. 12. С. 273–282.
- Горбаненко С.А. Археоботанические исследования материалов из археологического комплекса Горналь // КСИА. М.: Языки славянской культуры, 2014. Вып. 234. С. 353–361.
- Горбаненко С.А. Палеоэтноботанические материалы Знаменского городища и зерновое хозяйство Дьяковской культуры // *Tyragetia*. 2015. Т. 9 (24), №. 1. С. 151–159.
- Горбаненко С.А., Меркулов А.Н. Свидетельства земледелия с городища скифского времени у с. Пекшево на р. Воронеж // Известия ВГПУ. 2015. № 9–10 (104). С. 219–224.
- Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Хлызова Н.Ю., Агафонов В.А. Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2004. 320 с.
- Дашковский П.К., Силантьева М.М., Сперанская Н.Ю., Сеницына Т.А. Исследование растительных остатков из кургана 19 могильника Чинета II (Северо-Западный Алтай) // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. Серия: История, филология. 2014. Т. 13. Вып. 7: Археология и этнография. С. 29–35.
- Двигубский И.А. Московская флора, или описание растений дикорастущих в Московской губернии. М.: Университетская типограф., 1828. 578 с.
- Доронина А.Ю. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 574 с.
- Екофлора України. Т. 5 / Под ред. Я.П. Дідуха. К.: Фіто-соціоцентр, 2007. 584 с.
- Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: Издат. центр «Наука», 2008. 232 с.
- Ершова Е.Г., Кренке Н.А. Археолого-палинологические исследования на Соборной горе в Смоленске // Российская археология. 2017. № 1. С. 87–95.
- Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 471.
- Завьялова Л.В. Адвентивная фракция флоры лесостепи Украины: археофиты // Флора и растительность в меняющемся мире: проблемы изучения, сохранения и рационального использования. Матер. межд. научн. конференции, Минск – Домжерицы, 24–27 сентября 2019 г. Минск, 2019. С. 62–68.
- Зюганова И.С. Нижнелепесточный палеокарпологический комплекс из разреза «Демшинск» в Липецкой области // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 2004. № 65. С. 28–35.
- Игнатов М.С., Макаров В.И., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.
- Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово, 2004. 388 с.
- Кирьянов А.В. К вопросу о земледелии в Новгородской земле в IX–XII вв. // Краткие сообщения о докладах и полевых исследованиях Института истории материальной культуры. М.: Издательство АН СССР, 1952. Вып. 47. С. 147–157.
- Кирьянов А.В. История земледелия Новгородской земли X–XV вв. (по археологическим материалам) // Материалы и исследования по археологии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 65. Труды Новгородской археологической экспедиции. С. 306–362.
- Кирьянова Н.А. О составе земледельческих культур Древней Руси X–XV вв. (по археологическим материалам) // Советская археология. 1979. № 4. С. 72–85.

- Кирьянова Н.А., Пушкина Т.А. Сельскохозяйственная деятельность населения древнего Гнездова // Сельская Русь в IX–XVI веках. М.: Наука, 2008. С. 171–176.
- Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) / В.В. Чепинога и др.; под ред. Л.И. Малышева. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. 327 с.
- Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский научн. центр РАН, 2007. 403 с.
- Краткое описание важнейших красильных растений и способа разведения их в России, с присовокуплениями замечательнейших растений, способных для крашения и почти по всей России растущих. СПб.: Медицинская типография, 1812. 51 с.
- Курманов Р.Г., Ишбирдин А.Р. Реконструкция растительности на городище Уфа II и прилегающих ландшафтов по данным спорово-пыльцевого анализа // Археология, этнография и антропология Евразии. 2015. Т. 43. № 1. С. 101–109. <https://doi.org/10.17746/1563-0102.2015.43.1.101-109>
- Лактионов А.П. Флора Астраханской области. Астрахань: Изд. Дом «Астраханский университет», 2009. 296 с.
- Лаптева Е.Г., Крыласова Н.Б., Сарапулов А.Н. Результаты палинологического изучения отложений археологического памятника Рождественское городище // Вестник Пермского научн. центра. 2016. № 3. С. 15–22.
- Лебедева Е.Ю. Археоботанические исследования на поселении Замятино-7 // Острая Лука Дона в древности. Замятинский археологический комплекс гуннского времени (Раннеславянский мир. Вып. 6). М.: Институт археологии РАН, 2004. С. 122–129.
- Лебедева Е.Ю. Культурные растения Ростиславля: археоботанические материалы из дяковского городища и древнерусского города // Археология и естественнонаучные методы. М.: Языки славянской культуры, 2005. С. 159–180.
- Лебедева Е.Ю. Результаты анализа археоботанических материалов из раскопок 2002 г. // Городище Отмичи (Раннеславянский мир. Вып. 11). М.: Институт археологии РАН, 2008. С. 243–244.
- Лебедева Е.Ю. Изучение археоботанических материалов из средневекового селища Сосновка IV // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 1. М.: Ин-т археологии РАН, 2009а. С. 228–244.
- Лебедева Е.Ю. Исследование археоботанических находок из поселений Ближнее Константиново-1 и Ближнее Константиново-4 // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 1. М.: Ин-т археологии РАН, 2009б. С. 210–222.
- Лебедева Е.Ю. Продолжение археоботанических исследований на Ростиславльском городище дяковской культуры // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 1. М.: Ин-т археологии РАН, 2009в. С. 245–255.
- Лебедева Е.Ю. Результаты археоботанического анализа образцов из городища Городок // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 1. М.: Ин-т археологии РАН, 2009г. С. 223–227.
- Лебедева Е.Ю. Первые результаты археоботанических исследований на археологических памятниках Адыгеи // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 2. М.: Институт археологии РАН, 2011а. С. 244–257.
- Лебедева Е.Ю. Средневековое селище Борисовка на Северо-Западном Кавказе: археоботанические исследования // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 2. М.: Институт археологии РАН, 2011б. С. 258–269.
- Лебедева Е.Ю. Археоботанические свидетельства о земледелии на сельских поселениях Суздальского Ополья в VII–XIII вв. // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 4. М.: Ин-т археологии РАН, 2017. С. 264–290.
- Лебедева Е.Ю. Продовольствие и фураж в средневековом городе: археоботанические материалы Болгарского городища // Археология Евразийских степей. 2018. № 5. С. 193–197.
- Лебедева Е.Ю. Необычные «зерновые» скопления Болгарского городища – что в основе? // Поволжская археология. 2019. № 4(30). С. 129–169. <https://doi.org/10.24852/ра2019.4.30.129.150>
- Лебедева Е.Ю., Кубанкин Д.А. Уникальные находки редких растений в золотоордынском городе Укеке // КСИА. 2014. Вып. 236. С. 339–344.
- Лебедева Е.Ю., Сергеев А.Ю. Археоботаническая коллекция Багаевского селища золотоордынского времени // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. Вып. 4. М.: Ин-т археологии РАН, 2017. С. 291–331.
- Лебедева Е.Ю., Сергеев А.Ю. Городище Уччакар в свете новых археоботанических исследований // Междисциплинарные исследования Кушманского городища Уччакар IX–XIII вв.: методика комплексного анализа. М.: ТАУС, 2018. С. 175–198.
- Лебедева Е.Ю., Яворская Л.В., Антипина Е.Е. Природные факторы и системы жизнеобеспечения городов Золотой Орды // Экология древних и традиционных обществ. Матер. V Международной научной конференции, Тюмень, 7–11 ноября 2016 г. Т. 5. Ч. 2. Тюмень: Изд-во ТГУ, 2016. С. 98–101.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.
- Макаров Н.А., Шполянский С.В., Долгих А.В., Аleshинская А.С., Лебедева Е.Ю. Собор на пашне: культурный слой и пахотный горизонт под церковью Бориса и Глеба в Китеже // Российская археология. № 3. 2014. С. 50–65.
- Максимович М.А. Список растений Московской флоры, составленный Михаилом Максимовичем. Ч. 2. Новый магазин естеств. истории, физики, химии и сведений экономических, изд. И.А. Двигубским. М., 1826. 24 с.

- Морозов А.Г. Ростовский цикорий: к истории промысла // История и культура Ростовской земли. Материалы научной конференции 2012. Ростов, 2013. С. 431–441.
- Мулдашев А.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Конспект адвентивных видов растений Республики Башкортостан. Уфа: Башк. энцикл., 2017. 168 с.
- Мялик А.Н. Инвазионные виды во флоре Припятского Полесья // Весці нац. Академіі навук Беларусі. 2016. № 1. С. 117–123.
- Никитин П.А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 207 с.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Тверской гос. университет, 2009. 473 с.
- Определитель сосудистых растений Тамбовской области. Тула: Гриф и К., 2010. 350 с.
- Осташинский С.М., Черленок Е.А., Лоскутов И.Г. Новые данные о древнем земледелии Северо-Западного Кавказа // Археологические вести. 2016. Вып. 22. С. 35–40.
- Ошанин М.А. Цикорий в совхозах и колхозах // Сад и огород. 1932. № 9. С. 13.
- Палкина Т.А. Чужеродные растения в сеgetальной флоре Рязанской области // Вестник МГОУ. Серия «Естественные науки». 2011. № 4. С. 68–72.
- Пашкевич Г.О., Черновол Д.К. Знахідки горішків горобейника на пам'ятках України // Археологія. 2021. № 3. С. 47–58. <https://doi.org/10.15407/arheologia2021.03.047>
- Полуянов А.В. Флора Курской области. Курск: Курский гос. университет, 2005. 264 с.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути её развития. Киев: Наук. думка, 1991. 204 с.
- Разуваев Ю.Д., Горбаненко С.А. К характеристике земледельческого хозяйства населения городища культуры бассейна Дона и Цны // Российская археология. 2015. № 3. С. 55–66.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. 2. Тольятти: Касандра, 2014. 295 с.
- Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмыгов А.А. Калужская флора: Аннотированный список видов Калужской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 548 с.
- Савчук С.С. Адвентивный комплекс флоры Брестского Полесья // Весці нац. Академіі навук Беларусі. 2012. № 2. С. 21–30.
- Сергеев А.Ю. Археоботаника на Самосдельском городище: первые результаты исследований // Археология Евразийских степей. 2018. № 4. С. 299–303. <https://www.evrazstep.ru/index.php/aes/article/view/369>
- Сергеев А.Ю., Лебедева Е.Ю. Сорные растения из «фуражных» скоплений Болгарского городища // Аналитические исследования лаборатории естественнонаучных методов. М.: Ин-т археологии РАН, 2021. Вып. 5. С. 285–307. <https://doi.org/10.25681/IARAS.2021.9785906045249.285307>
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Т.Б. Силаева, И.В. Кирюхин, Г.Г. Чугунов и др.; под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Сутягина П.А. Субфоссиальная флора Переяславля-Рязанского (вторая половина XV в; конец XVI – начало XVII в.) и Старой Рязани (середина XII в.) // Материалы по археологии Переяславля Рязанского. Вып. 2. Рязань: Изд-во РИАМЗ, 2013. С. 116–141.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Трегуб Т.Ф. Этапы развития растительности в голоцене на территории Воронежской области // Вестник ВГУ. Серия геология. 2008. № 1. С. 29–33.
- Третьяков Д.И. Адвентивная фракция флоры Беларуси и её становление // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. Матер. IV рабочего совещания по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 250–259.
- Трифонов В.В., Шилина Н.И., Лебедева Е.Ю., ван дер Плихт Й., Ришко С.А. Просо (*Panicum milliaceum* L.) эпохи поздней бронзы из Гуамского грота: археологический контекст, археоботанические исследования и <sup>14</sup>C датирование // Записки ИИМК РАН. СПб.: ИИМК РАН, 2017. Вып. 15. С. 81–92.
- Трофимова С.С., Крыласова Н.Б., Сарапулов А.Н. Археоботанические исследования средневекового Рождественского городища (Пермский край) // Вестник Пермского научного центра. 2016. № 3. С. 23–29.
- Туганаев А.В., Туганаев В.В. Иднакар как ключ к познанию истории агроэкосистем // Удмуртской археологической экспедиции – 50 лет: Мат. Всерос. научной конф., посвящ. 50-летию Удмуртской археологической экспедиции и 80-летию со дня рождения В.Ф. Генинга / Отв. ред. М.Г. Иванова. Ижевск: УИИЯЛ УрО РАН, 2004. С. 209–220.
- Туганаев А.В., Туганаев В.В. Природа и растения Волжско-Камской Булгарии по материалам письменных и археологических источников // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 4. С. 610–620.
- Туганаев В.В. Состав культурных и сорных растений в археологических материалах городища Ош Пандо близ с. Сайнино Мордовской АССР (VI–IX вв. н. э.) // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 4. С. 581–582.
- Туганаев В.В., Веселкова Н.Р., Туганаев А.В. История и современное состояние сорно-полевой растительности и состава возделываемых культур Вятско-Камского региона // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, 107 происхождения, эволюции: Матер. I межд. научн. конференции. СПб.: ВИР, 2011. С. 316–323.
- Туганаев В.В., Пузырёв А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Уральского ун-та, 1988. 128 с.



- Туганаев В.В., Туганаев А.В. Агрэкосистемы Предуралья и Среднего Поволжья: от начала земледелия до современности // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2009. Вып. 8. С. 25–46.
- Флора Восточной Европы. Т. 9 / Отв. ред. Н.Н. Цвелёв. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 456 с.
- Флора европейской части СССР. Т. 1 / Под ред. Ан.А. Фёдорова. Л.: Наука, 1974. 404 с.
- Флора Нижнего Поволжья. Т. 1 / Отв. ред. А.К. Скворцов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 435 с.
- Флора Нижнего Поволжья / Отв. ред. Н.М. Решетникова М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. Т. 2, ч. 1. 497 с. Т. 2, ч. 2. 519 с.
- Флора Сибири. Т. 7. Berberidaceae – Grossulariaceae / Сост. Г.А. Пешкова, Л.И. Малышев, О.Д. Никифорова и др. Новосибирск: ВО «Наука». Сибирская издат. фирма, 1994. 312 с.
- Хмельёв К.Ф. Палеогеография речной долины Воронежа в голоцене: Приложение к книге А.Д. Пряхина «Древнее население Песчанки». Воронеж, 1973. С. 156–173.
- Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре средней России. М.: Университет. типография, 1885. 520 с.
- Цыбрий А.В., Долбунова Е.В., Мазуркевич А.Н., Цыбрий В.В., Горелик А.Ф., Матузевичиуте Г.М., Саблин М.В. Новые исследования поселения Ракушечный Яр в 2008–2013 гг. // Самарский научный вестник. 2014. Т. 3. № 3. С. 203–214. <https://doi.org/10.17816/snvt20143223>
- Чёрная Книга флоры Сибири / Науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН. Новосибирск: Академич. изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Чухина И.Г., Шитов М.В. Разнообразие дикорастущих и культурных растений в окрестностях средневековой Ладogi (по карпологическим находкам) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 3. Петрозаводск: Карельский научн. центр РАН, 2008. С. 218–219.
- Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербакoв А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области / Под ред. В.С. Новикова. М.: Изд-во Ботанического сада МГУ; Тула: Гриф и К, 2008. 274 с.
- Шитов М.В., Константинова Т.А., Лоскутов И.Г., Плещивцева Э.С., Сумарева И.В., Чухина И.Г., Щеглова О.А. Городская среда, землепользование и сельское хозяйство в средневековой Ладoge и её округе (по палинологическим и карпологическим данным). II: середина I тыс. от Р.Х. – середина IX в. // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2007. Сер. 7. Вып. 3. С. 44–59.
- Alsleben A. Early Medieval Agriculture in the Hinterland of Novgorod // OCCASIONAL PAPER-BRITISH MUSEUM. 2001. P. 107–112.
- Al-Snafi A.E. *Adonis aestivalis*: pharmacological and toxicological activities – a review // Asian Journal of Pharmaceutical Science & Technology. 2016. Vol. 6. No. 2. P. 96–102.
- Altynytzev A.V., Tuganaev V.V. A short historico-floral overview of species composition of cultivated and weed plants of tillable lands in Udmurt Republic // Recent Trends in Science and Technology Management. 2015. No. 1. P. 29–35.
- Arianoutsou M., Bazos I., Delipetrou P., Kokkoris Y. The alien flora of Greece: taxonomy, life traits and habitat preferences // Biol. Invasions. 2010. Vol. 12. P. 3525–3549. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9749-0>
- Artsdatabanken. Fremmedartslista 2018. (Electronic resource) // (<https://www.artsdatabanken.no/fremmedartslista2018>). Accessed 23.12. 2022.
- Avadhani M.N.M., Selvaraj C.I., Rajasekharan P.E., Rao V.K., Munirajappa H., Tharachand C. Genetic diversity analysis and chemical profiling of Indian *Acorus calamus* accessions from South and North-East India // Indian Journal of Biotechnology. 2016. Vol. 15. P. 560–567.
- Bakels C. Archaeobotanical investigations in the Aisne valley, northern France, from the Neolithic up to the early Middle Ages Corrie // Veget. Hist. Archaeobot. 1999. Vol. 8. P. 71–77.
- Bakels C. The early history of Cornflower (*Centaurea cyanus* L.) in the Netherlands // Acta Palaeobotanica. 2012. Vol. 52(1). P. 25–31.
- Ball P.W. *Bunias* L. // Flora Europaea. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. Vol. 1. P. 325.
- Barcaccia G., Ghedina A., Lucchin M. Current Advances in Genomics and Breeding of Leaf Chicory (*Cichorium intybus* L.) // Agriculture. 2016. Vol. 6(4). P. 1–24. <https://doi.org/10.3390/agriculture6040050>
- Basset I.J., Mundo D.B. The biology of Canadian weeds. 81. *Atriplex patula* L., *A. prostrata* Boucher ex DC., and *A. rosea* L. // Can. J. Plant Sci. 1987. Vol. 67. P. 1069–1082.
- Behre K.-E. Evidence for Mesolithic agriculture in and around central Europe? // Veget. Hist. Archaeobot. 2007. Vol. 16. P. 203–219.
- BiolFlor. Search and Information System on vascular plants of Germany. (Electronic resource) // (<http://www.ufz.de/biolflor>). Accessed 23.12.2022.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U., Richardson D.M. A proposed unified framework for biological invasions // Trends in Ecology and Evolution. 2011. Vol. 26. P. 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- BONAP. The Biota of North America Program. (Electronic resource) // (<http://www.bonap.org/>). Accessed 23.12. 2022.
- Borisova O.K. Vegetation and climate changes at the Eemian/Weichselian transition: new palynological data from central Russian plain // Polish Geological Institute Special Papers. 2005. Vol. 16. P. 9–17.
- Boršić I., Susanna A., Bancheva S., Garcia-Jacas N. *Centaurea* Sect. *Cyanus*: Nuclear Phylogeny, biogeography, and Life-Form Evolution // International Journal of Plant Sciences. 2011. Vol. 172. No. 2. P. 238–249. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/657645>
- Celesti-Grapow L., Alessandrini A., Arrigoni P.V., Banfi E., Berardo L., Bovio M., Brundu G., Cagiotti M.R., Camarda I., Carli E., Conti F., Fascetti S., Galasso G., Gubellini L., La Valva V., Lucchese F., Marchiori S.,



- Mazzola P., Peccenini S., Poldini L., Pretto F., Prosser F., Siniscalco C., Villani M.C., Viegi L., Wilhelm T., Blasi C. Inventory of the non-native flora of Italy // *Plant Biosystems*. Vol. 143. No. 2. 2009. P. 386–430. <https://doi.org/10.1080/11263500902722824>
- Celka Z. Relics of cultivation in the vascular flora of medieval West Slavic settlements and castles // *Biodiv. Res. Conserv.* 2011. Vol. 22. P. 1–110. <https://doi.org/10.2478/v10119-011-0011-0>
- Celka Z., Brzeg, A., Sobczyński, A. Transformations of Vascular Flora of a Medieval Settlement Site: A Case Study of a Fortified Settlement in Giecz (Wielkopolska Region, Western Poland) // *Diversity*. 2023. Vol. 15(1): 35. <https://doi.org/10.3390/d15010035>
- Cho M.-S., Kim J.H., Kim C.-S., Mejías J.A., Kim S.-C. Sow Thistle Chloroplast Genomes: Insights into the Plastome Evolution and Relationship of Two Weedy Species, *Sonchus asper* and *Sonchus oleraceus* (Asteraceae) // *Genes*. 2019. Vol. 10(11). 881. <https://doi.org/10.3390/genes10110881>
- Coward F., Shennan S., Colledge S., Conolly J., Collard M. The spread of Neolithic plant economies from the Near East to northwest Europe: a phylogenetic analysis // *Journal of Archaeological Science*. 2008. Vol. 35. No. 1. P. 42–56. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.02.022>
- Crawford G.W., Chen X., Luan F. et al. A preliminary analysis of plant remains from the Yuezhuang site, Changqing district, Jinan, Shandong province // *Jiangnan Kaogu*. 2013. Vol. 2. P. 107–113 (in Chinese).
- Czarna A. Vascular plant flora in the Cytadela cemeteries in Poznań (Poland) // *Acta Agrobotanica*. 2016. Vol. 69(4): 1695. <http://dx.doi.org/10.5586/aa.1695>
- Davison K., Dolukhanov P.M., Sarson G.R., Shukurov A., Zaitseva G.I. A Pan-European model of the Neolithic // *Documenta Praehistorica*. 2007. Vol. 34. P. 139–154.
- de Wet J.M.J., Oestry-Stidd L.L., Cubero J.I. Origins and evolution of foxtail millets (*Setaria italica*) // *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*. 1979. Vol. 26. No. 1. P. 53–64. <https://doi.org/10.3406/jatba.1979.3783>
- Dolukhanov P.M., Shukurov A., Davison K., Sarson G., Gerasimenko N.P., Pashkevich G.A., Vyborno A.A., Kovalyukh N.N., Skripkin V.V., Zaitseva G.I., Sapelko T.V., The Spread of the Neolithic in the South East European Plain: Radiocarbon Chronology, Subsistence, and Environment // *RADIOCARBON*. 2009. Vol. 51. No. 2. P. 783–793.
- Eda M., Izumitani A., Ichitani K., Kawase M., Fukunaga K. Geographical variation of foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv. based on rDNA PCR–RFLP // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2013. Vol. 60. P. 265–274. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9832-8>
- Encinas-Viso F., Morin L., Raghu S., Knerr N., Roux C., Broadhurst L. Population genomics reveal multiple introductions and admixture of *Sonchus oleraceus* in Australia // *Diversity and Distributions*. 2022. Vol. 28 (9). P. 1951–1965. <https://doi.org/10.1111/ddi.13597>
- Fernandes R. *Anthemis* L. // *Flora Europaea*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. Vol. 4. P. 145–159.
- Fiz O., Vargas P., Alarcón M.L., Aldasoro J.J. Phylogenetic Relationships and Evolution in *Erodium* (Geraniaceae) based on trnL-trnF Sequences // *Systematic Botany*. 2006. Vol. 31(4). P. 739–763. <https://doi.org/10.1600/036364406779695906>
- Flora Croatica Database. (Electronic resource) // (<https://hirc.botanic.hr/fcd/InvazivneVrste/>). Accessed 23.13.2022.
- Flora iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares / Eds. S. Castroviejo, M. Lainz, G. López González, P. Montserrat, F. Muñoz Garmendia, J. Paiva & L. Villar. Madrid: Real Jardín botánico, CSIC. Vol. 1–21. 1986–2021.
- Flora Nordica. Vol. 1, 26 11 / Eds. Jonsell B., Karlsson T. Stockholm: The Swedish Museum of Natural History. 2000, 2001.
- Flora of Greece web. (Electronic resource) // (<http://portal.cybertaxonomy.org/flora-greece/>). Accessed 23.12.2022.
- Flora of Turkey and the East Aegean islands / Ed. P.H. Davis. Edinburgh: Edinburgh University press. Vol. 2. 1967. 581 p. Vol. 5. 1975. 890 p. Vol. 6. 1978. 825 p. Vol. 7. 1982. 947 p. Vol. 8. 1984. 632 p.
- François R. La Nielle des blés (*Agrostemma githago* L.), archéophyte speirochore, n'a pas disparu des champs de la Somme // *Bull. Société Linnéenne Nord-Picardie*. 2016. Vol. 34. P. 79–86.
- Fukunaga K., Nur M.Z., Inoue T., Taketa S., Ichitani K. Phylogenetic analysis of the *Si7PPO* gene in foxtail millet, *Setaria italica*, provides further evidence for multiple origins of the negative phenol color reaction phenotype // *Genes and Genetic Systems*. 2020. Vol. 95(4). P. 191–199. <https://doi.org/10.1266/ggs.20-00011>
- GBIF. The Global Biodiversity Information Facility. (Electronic resource) // (<https://www.gbif.org>). Last accessed 7.11.2022.
- Ghamkhar K., Croser J., Aryamanesh N., Campbell M., Kon'kova N., Francis C. Camelina (*Camelina sativa* (L.) Crantz) as an alternative oilseed: molecular and ecogeographic analyses // *Genome*. 2010. Vol. 53(7). P. 558–567. <https://doi.org/10.1139/G10-034>
- Gholipour A. Chromosome Number Variation in Iranian Populations of *Acorus calamus* // *Journal of Genetic Resources*. 2019. Vol. 5(1). P. 17–21. <https://doi.org/10.22080/jgr.2019.15622.1121>
- Guo Y., Chen S., Li Z., Cowling W.A. Center of Origin and Centers of Diversity in an Ancient Crop, *Brassica rapa* (Turnip Rape) // *Journal of Heredity*. 2014. Vol. 105(4). P. 555–565. <https://doi.org/10.1093/jhered/esu021>
- Hassemer G., Funez L., Ferreira J., Trevisan R. First records of *Melilotus albus* Medik. (Fabaceae, Faboideae) in Santa Catarina, southern Brazil // *Check List*. 2015. Vol. 11(1). 1499. P. 1–3. <https://doi.org/10.15560/11.1.1499>
- Hellmund M. The Neolithic records of *Onopordum acanthium*, *Agrostemma githago*, *Adonis* cf. *aestivalis* and *Claviceps purpurea* in Sachsen-Anhalt, Germany // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2008. Vol. 17 (Suppl 1). P. 123–130. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0180-8>
- Hirano R., Naito R., Fukunaga K., Watanabe K.N., Ohsawa R., Kawase M. Genetic structure of landraces in foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) revealed with transposon display and interpretation to crop evolution of

- foxtail millet // Genome. 2011. Vol. 54. No. 6. P. 498–506. <https://doi.org/10.1139/g11-015>
- Hoefft F. Catalogue des plants qui croissent spontanément dans le district de Dmitrieff sur la Svapa, dans le gouvernement de Koursk. Moscou: Iprimerie d'Auguste Semen, 1826. 66 p.
- Hoffmann M.H. Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) // Journal of Biogeography. 2002. Vol. 29. P. 125–134. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00647.x>
- Hovsepian R., Willcox G. The earliest finds of cultivated plants in Armenia: evidence from charred remains and crop processing residues in pisé from the Neolithic settlements of Aratashen and Aknashen // Veget. Hist. Archaeobot. 2008. Vol. 17 (Suppl 1). P. 63–71. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0158-6>
- Huang J.F., Zhang M.-L., Cohen J.I. Phylogenetic analysis of *Lappula* Moench (Boraginaceae) based on molecular and morphological data // Plant Systematics and Evolution. 2013. Vol. 299. No. 5. P. 913–926. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0772-3>
- Hübl E., Holzner W., Glauning H. Beiträge zu *Centaurea cyanus* L. // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1996. 98B Suppl. P. 317–327.
- Hunt H.V., Vander Linden M., Liu X., Motuzaite-Matuzevičiute G., Colledge S., Jones M.K. Millets across Eurasia: chronology and context of early records of the genera *Panicum* and *Setaria* from archaeological sites in the Old World // Veget. Hist. Archaeobot. 2008. Vol. 17 (Suppl 1). P. 5–18. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0187-1>
- Info Flora. (Electronic resource) // (<https://www.infoflora.ch/en/flora/>). Accessed 21.12.2022.
- James T.K., Trolove M.R., Dowsett C.A. Roadside Mowing Spreads Yellow Bristle Grass (*Setaria pumila*) Seeds Further Than by Natural Dispersal // New Zealand Plant Protection. 2019. Vol. 72. P. 153–157. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2019.72.246>
- Kalusová V., Chytrý M., van Kleunen M., Pyšek P. Naturalization of European plants on other continents: The role of donor habitats // PNAS. 2017. Vol. 114. No. 52. P. 13756–13761. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705487114>
- Kay Q.O.N. The origin and distribution of diploid and tetraploid *Tripleurospermum inodorum* (L.) Schultz Bip. // Watsonia. 1969. Vol. 7(3). P. 130–141.
- Khan M., Wang N. *Descurainia sophia* (L.): a weed with multiples medicinal uses // Punjab Univ. J. Zool. 2012. Vol. 27(1). P. 45–51.
- Kimata M. Domestication process of *korati*, *Setaria pumila* (Poaceae), in the Indian subcontinent on the basis of cluster analysis of morphological characteristics and AFLP markers // Ethnobotanical Notes. 2015. Vol. 9. P. 49–64.
- Kirleis W., Kloß S., Kroll H., Müller J. Crop growing and gathering in the northern German Neolithic: a review supplemented by new results // Veget. Hist. Archaeobot. 2012. Vol. 21. No. 3. P. 221–242. <https://doi.org/10.1007/s00334-011-0328-9>
- Koch M.A., Michling F., Walther A., Huang X.-C., Tewes L., Müller C. Early-Mid Pleistocene genetic differentiation and range expansions as exemplified by invasive Eurasian *Bunias orientalis* (Brassicaceae) indicates the Caucasus as key region // Scientific Reports. 2017. 7: 16764. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17085-8>
- Kornaš J. Geograficzno-historyczna klasyfikacja roślin synantropijnych // Mater. Zakł. Fitosoc. Stos. UW Warszawa-Białowieża. 1968. No. 25. P. 33–41.
- La Sorte F.A., Pyšek P. Extra-regional residence time as a correlate of plant invasiveness: European archaeophytes in North America // Ecology. 2009. Vol. 90(9). P. 2589–2597.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Lempiäinen T. Medieval plant remains from the fortress of Käkisalme, Karelia (Russia) // Fennoscandia archaeologica. 1995. Vol. 12. P. 83–94.
- Li P., Brutnell T.P. *Setaria viridis* and *Setaria italica*, model genetic systems for the Panicoid grasses // Journal of Experimental Botany. 2011. Vol. 62(9) P. 3031–3037. <https://doi.org/10.1093/jxb/err096>
- Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nordlich vom Ladogasee. II. Spezieller Teil // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 1921. Vol. 45. P. 2–491.
- Literature on archaeological remains of cultivated plants 1981–2004. (Electronic resource) // (<http://www.archaeobotany.de/database.html>). Accessed 21.12.2022.
- Lososová Z., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Hajek O., Kintrová K., Laniková D., Otýpková Z., Řehořek V. Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types // Biological Conservation. 2012. Vol. 145. P. 179–184.
- Marinova E., Krauß R. Archaeobotanical evidence on the Neolithisation of Northeast Bulgaria in the Balkan-Anatolian context: chronological framework, plant economy and land use // Bulgarian e-Journal of Archaeology. 2014. Vol. 4 (2). P. 179–194.
- Martínez Varea C.M., Badal García E. Plant use at the end of the Upper Palaeolithic: archaeobotanical remains from Cova de les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante, Spain) // Veget. Hist. Archaeobot. 2017. Vol. 27 (1). P. 3–14. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0616-0>
- Martius H. Prodromus Florae mosquensis. Ed. Altera. Lipsiae, in Commercio Industriae. 16. 1817. P. 288.
- Maun M.A., Barrett S.C.H. The biology of Canadian weeds. 77. *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. // Can. J. Plant Sci. 1986. Vol. 66. P. 739–759.
- Medvecká J., Kliment J., Májeková J., Halada E., Zaliberová M., Gojdičová E., Feráková V., Jarolímek I. Inventory of the alien flora of Slovakia // Preslia. 2012. Vol. 84. P. 257–309.
- Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäische flora. Jena: Fischer Verlag, 1978. Bd. 2. 421 S.

- Miller N.F., Spengler R.N., Frachetti M. Millet cultivation across Eurasia: Origins, spread, and the influence of seasonal climate // *The Holocene*. 2016. Vol. 26(10). P. 1566–1575. <https://doi.org/10.1177/0959683616641742>
- 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 (4). P. 366–373. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040094>
- Moskal-del Hoyo M., Lityńska-Zajac M., Badal E. Archaeobotany: Agriculture and plant exploitation in the early Neolithic settlement at Moravany // *Early farmers of the easter Slovak lowland: the settlement of the Eastern Linear Pottery culture at Moravany*. Kraków, 2015. P. 197–214.
- Mosyakin S.L., Yavorska O.G. The Nonnative Flora of the Kiev (Kyiv) Urban Area, Ukraine // *Urban habitats*. 2002. Vol. 1. No. 1. P. 45–65. <http://www.urbanhabitats.org2002>
- Motley T. 1994 The ethnobotany of sweet flag, *Acorus calamus* (Araceae) // *Economic Botany*. 1994. Vol. 48(4). P. 397–412.
- Motuzaitė-Matuzevičiūtė G. The earliest appearance of domesticated plant species and their origins on the western fringes of the Eurasian Steppe // *Documenta Praehistorica*. 2012. Vol. 39. P. 1–21. <https://doi.org/10.4312/dp.39.1>
- Mueller-Bieniek A., Kittel P., Muzolf B., Muzolf P. Useful plants from the site Lutomiersk–Koziówki near Łódź (central Poland) with special reference to the earliest find of *Xanthium strumarium* L. seeds in Europe // *Journal of Archaeological Science: Reports*. 2015. Vol. 3. P. 275–284. <https://doi.org/10.1016/j.asrep.2015.06.025>
- Nedelcheva A. An ethnobotanical study of wild edible plants in Bulgaria // *Eurasian Journal of BioSciences*. 2013. Vol. 7. P. 77–94. <http://dx.doi.org/10.5053/ejobs.2013.7.0.10>
- Odonkor S., Choi S., Chakraborty D., Martinez-Bello L., Wang X., Bahri B.A., Tenaillon M.I., Panaud O., Devos K.M. QTL Mapping Combined with Comparative Analyses Identified Candidate Genes for Reduced Shattering in *Setaria italica* // *Front. Plant Sci*. 2018. Vol. 9. P. 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00918>
- Opravil E. *Xanthium strumarium* L. – ein europäischer Archäophyt? // *Flora*. 1983. Vol. 173. No. 1–2. P. 71–79. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31990-4](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31990-4)
- Patamsytė J., Naugžemys D., Čėsniėnė T., Kleizaitė V., Demina O.N., Mikhailova S.I., Agafonov V.A., Žvingila D. Evaluation and comparison of the genetic structure of *Bunias orientalis* populations in their native range and two non-native ranges // *Plant Ecology*. 2018. Vol. 219. P. 101–114. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0781-3>
- Pokorná A. Tracing the history of synanthropic flora and vegetation in the Czech Republic. PhD thesis. Prague: Department of Botany Charles University in Prague, 2017. 206 p.
- Pokorná A., Kočár P., Novák J., Šálková T., Žáčková P., Komárková V., Vaněček Z. & Sádlo J. Ancient and Early Medieval man-made habitats in the Czech Republic: colonization history and vegetation changes // *Preslia*. 2018. Vol. 90. P. 171–193. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.171>
- Portale della Flora d'Italia. (Electronic resource) // (<https://dryades.units.it/floritaly/index.php>). Accessed 23.12.2022.
- Preston C.D., Pearman D.A., Hall A.R. Archaeophytes in Britain // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2004. Vol. 145. P. 257–294.
- Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtěk J.Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K., Tichý L. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns // *Preslia*. 2012. Vol. 84. P. 155–255.
- Pyšek P., Jarošík V. Residence time determines the distribution of alien plants // Inderjit (ed.). *Invasive plants: ecological and agricultural aspects*. Basel: Birkhäuser Verlag, 2005. P. 77–96.
- Pyšek P., Krivánek M., Jarošík V. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species // *Ecology*. 2009. Vol. 90. P. 2734–2744. <https://doi.org/10.1890/08-0857.1>
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Dullinger S., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Genovesi P., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Maurel N., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D., Nowak P.M., Pagad S., Patzelt A., Pelsler P.B., Poopath M., Seebens H., Shu W.-S., Thomas J., Velayos M., Weber E., Wieringa J.J., Baptiste M.P., van Kleunen M. Naturalized alien flora of the World: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // *Preslia*. 2017. Vol. 89. No. 3. P. 203–274. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.203>
- Pyšek P., Richardson D.M., Williamson M. Predicting and explaining plant invasions through analysis of source area floras: some critical considerations // *Diversity and Distributions*. 2004. Vol. 10. P. 179–187. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00079.x>
- Qian H., Ricklefs R.E. The role of exotic species in homogenizing the North American flora // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9. P. 1293–1298.
- Rich T.C.G., Pryor K.V. *Galeopsis segetum* Neck. (Lamiaceae), Downy Hemp-nettle: native or introduced in Britain? // *Watsonia*. 2003. Vol. 24. P. 401–411.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Richner N.A. Changes in arable weed communities over the last 100 years. Dissertation (Dr. sc. nat.). University of Zurich, Faculty of Science. 2014. 173 p. <https://doi.org/10.5167/uzh-164416>
- Robinson D. Plant Remains from the Late Iron Age/Early Viking Age Settlement at Gammel Lejre // *Journal of Danish Archaeology*. 1991. Vol. 10. P. 191–198.
- Rösch M. New approaches to prehistoric land-use reconstruction in southwestern Germany // *Veget. Hist. Archaeobot.* 1996. Vol. 5. P. 65–79.



- Rösch M. New aspects of agriculture and diet of the early medieval period in central Europe: waterlogged plant material from sites in south-western Germany // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2008. Vol. 17(1). P. 225–238.
- Rösch M., Kleinmann A., Lechterbeck J., Wick L. Botanical off-site and on-site data as indicators of different land use systems: a discussion with examples from Southwest Germany // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2014. Vol. 23 (Suppl 1). P. 121–133. <https://doi.org/10.1007/s00334-014-0437-3>
- Sheng P., Shang X., Jiang H. Archaeobotanical evidence for early utilization of cockleburs (*Xanthium strumarium* L., Asteraceae) in the Xinjiang Uyghur Autonomous Region of China // *Archaeological and Anthropological Sciences.* 2019. Vol. 11. P. 2027–2038. <https://doi.org/10.1007/s12520-018-0651-5>
- SLU Artdatabanken. (Electronic resource) // (<https://artfakta.se/artbestamning>). Accessed 23.12.2022.
- Stephan F. *Enumeratio stirpium agri Mosquensis.* Moscuae, 1792. 69 p.
- Sukhorukov A.P., Danin A. Taxonomic notes on *Atriplex* sect. *Teutliopsis* and sect. *Atriplex* in Israel and Syria // *Fl. Medit.* 2009. Vol. 19. P. 15–23.
- Suominen J., Hämet-Ahti L. Archaeophytes in the flora of Finland // *Norrinia.* 1993. Vol. 4. P. 1–90.
- Tela Botanica. (Electronic resource) // (<https://www.tela-botanica.org/>). Accessed 19.12.2022.
- Terpó A., Zajac M., Zajac A. Provisional list of Hungarian archaeophytes // *Thaiszia J. Bot.* 1999. Vol. 9. P. 41–47.
- Tokarska-Guzik B. The Establishment and Spread of Alien Plant Species (Kenophytes) in the Flora of Poland. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, 2005. 211 p.
- Tuganaev V.V., Tuganaev A.V. Medieval Agroecosystems (9th–13th Centuries) in the Region of the Present-Day City of Glazov (Udmurt Republic) // *Russian Journal of Ecology.* 2002. Vol. 33. No. 6. P. 388–391.
- Turkington R.A., Cavers P.B., Rempel E. The biology of canadian weeds. 29. *Melilotus alba* Desr. and *M. officinalis* (L.) Lam. // *Can. J. Plant Sci.* 1978. Vol. 58. P. 523–537.
- van Hoof L., Dally O., Schlöffel M. Staying Home or Staying with your Cattle? Different Reactions to Environmental Changes in the Late Bronze Age of the Lower Don Area (Southern Russia) // *Landscape Archaeology. Proceedings of the International Conference Held in Berlin, 6th – 8th June 2012.* Berlin, 2012. P. 71–75.
- von Fischer F.E.L. *Catalogue du jardin des plantes de son excellence Monsieur le Comte Alexis de Razoumoffsky, à Gorenki.* Moscou: Imprimerie de N.S. Vsevolojsky, 1812. 77 p.
- Waraich E.A., Ahmed Z., Ahmad R., Ashraf M.Y., Saifullah, Naeem M.S., Rengel Z. *Camelina sativa*, a climate proof crop, has high nutritive value and multiple-uses: a review // *Australian journal of crop science.* 2013. Vol. 7(10). P. 1551–1559.
- Warwick S.I., Thompson B.K., Black L.D. Genetic variation in canadian and european populations of the colonizing weed species *Apera spica-venti* // *New phytologist.* 1987. Vol. 106. P. 301–317.
- Weaver S.E., Lechowicz M.J. The biology of Canadian Weeds. 56. *Xanthium strumarium* L. // *Can. J. Plant Sci.* 1983. Vol. 63. P. 211–225.
- Webb D.A. What are the criteria for presuming native status? // *Watsonia.* 1985. Vol. 15. P. 231–236.
- Williamson M., Dehnen-Schmutz K., Kühn I., Hill M., Klotz S., Milbau A., Stout J., Pyšek P. The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time // *Diversity and Distributions.* 2009. Vol. 15 (1). P. 158–166. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00528.x>
- Williamson M., Stout J.C., Denhen-Schmutz K., Milbau A., Hall A.R. A provisional list of Irish archaeophytes // *Irish Naturalists' Journal.* 2008. Vol. 29. No. 1. 2008. P. 30–35.
- Wittig R. The origin and development of the urban flora of Central Europe // *Urban Ecosystems.* 2004. Vol. 7. P. 323–339.
- Zajac A., Zajac M. Methodical problems in distinguishing the group of archaeophytes // *Acta Botanica Silesiaca.* 2011. Vol. 6. P. 55–62.
- Závada T., Malik R.J., Kesseli R.V. Population structure in chicory (*Cichorium intybus*): A successful U.S. weed since the American revolutionary war // *Ecol. Evol.* 2017. Vol. 7 (12). P. 4209–4219. <https://doi.org/10.1002/ece3.2994>



# ARCHAEOPHYTES IN THE FLORA OF EUROPEAN RUSSIA

© 2023 Morozova O.V.

Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017, Russia  
e-mail: [olvasmor@mail.ru](mailto:olvasmor@mail.ru)

The division of alien species into groups according to the time of invasion is widely used in biogeographic and floristic studies, but such information is not available for many regions of Russia. Based on the analysis of regional floras of European Russia (ER), 184 species of archaeophytes (i.e., alien species intentionally or unintentionally introduced by humans in the early historical period, until the end of the 16th century) were identified for ER regions. The substantiation of the prescription of their invasion was carried out by a number of criteria (type of habitat, presence of fossils and historical evidence, geographic distribution, frequency of known naturalizations, identification of possible means of introduction, human use). Some species are archaeophytes only for a part of the ER regions; in neighboring areas, they can be either species of natural flora or alien neophytes according to their status. Eighty one species of the archaeophytes are confirmed by archaeobotanical data belonged to some of the early historical periods, mostly to the Middle Ages, but from a limited number of regions. Taking into account the peculiarities of natural conditions, as well as the history of the development of anthropogenic cultures, the territory of the ER is divided into six regions: Karelian-Kola, East-Baltic, Dvina-Upper-Volga, Volga-Don and South-Eastern. For each of the big regions, the more or less unified set of archaeophytes has been proposed. For the entire group of archaeophytes in ER as a whole, it should be noted 1) the great similarity of the composition of archaeophytes with other European regions, 2) the low diversity compared to European countries, given the large area of ER, 3) the heterogeneity of the status of species in different regions and differences between different parts ER by species composition, 4) a large proportion of segetal weed species as a result of high contamination of crops with weed species at the beginning of the development of agricultural culture, 5) a significant percentage of species of Asian origin as evidence of the influence of eastern vectors on the formation of flora, including the eastern centers of agricultural culture. For a significant part of the species from the list of archaeophytes, species factsheets are presented according to the criteria mentioned above.

**Keywords:** alien species, vascular plants, archaeophytes, archaeobotanical finds, European Russia.

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРЕБНЕВИКА-ВСЕЛЕНЦА *MNEMIOPSIS LEIDYI* AGASSIZ, 1865 (СТЕНОФНОРА) НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ ОСЕНЬЮ 2021 ГОДА

© 2023 Полунина Ю.Ю.\*, Кондрашов А.А., Уткина Я.В.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997, Россия  
e-mail: \*jul\_polunina@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2022. После доработки 18.02.2023. Принята к публикации 26.02.2023

В Юго-Восточной Балтике (ЮВБ) в пределах экономической зоны РФ осенью 2021 г. были отмечены эмбрионы в яйцевой оболочке (яйца) и цидиппиды гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy*, взрослые особи не обнаружены. Приведены сведения о встречаемости и распределении гребневика на ранних стадиях развития в ЮВБ. Яйца гребневика отмечены в открытой части ЮВБ на станциях с глубинами 65–115 м в промежуточном слое и ниже верхней границы галоклина. Высокая численность яиц (51–57 экз./м<sup>3</sup>) зарегистрирована над северо-восточным склоном Гданьской впадины. Выявлено расширение района встречаемости яиц гребневика в 2021 г. по сравнению с данными за 2010–2015 гг. Значимой корреляции численности яиц с солёностью и температурой вод не выявлено. С использованием численной модели NEMO 4.0 прослежен путь проникновения вод, носящий адвективный характер, в район исследования из западных бассейнов Балтийского моря, которые, вероятно, привнесли яйца гребневика.

**Ключевые слова:** *Mnemiopsis leidy*, Балтийское море, эмбрионы в яйцевой оболочке, распределение, термохалинные показатели.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-130-138

## Введение

Гребневик *Mnemiopsis leidy* Agassiz, 1865 – типичный обитатель вод Атлантического океана у восточного побережья Северной и Южной Америки [Purcell et al., 2001]. Этот хищный эврибионтный вид выживает в широком диапазоне солёности 3.4–75 psu и температуры 1.3–32 °C. *M. leidy* – самооплодотворяющийся гермафродит. При оптимальной температуре (выше 20 °C) он быстро развивается, достигая своей половозрелости за 12 дней, может откладывать тысячи яиц в день, и при благоприятных условиях способен быстро наращивать свою численность [*Mnemiopsis leidy*..., 2022]. *M. leidy* потребляет зоопланктон, икру и даже мальков рыб. Этот вид был случайно интродуцирован в Чёрное море в 1980-х гг., затем распространился в прилегающие водоёмы, включая Азовское, Каспийское и Средиземное моря [Шиганова, 2009; Fuentes et al., 2010]. Последствия вселения этого вида для экосистемы Чёрного и Каспийского морей были неблагоприятны-

ми, временами катастрофическими. Появление вселенца привело к изменениям всех трофических уровней – от фитопланктона до морских млекопитающих [Шиганова, 2009; Камакин и др., 2018]. Гребневик повлиял на ихтиофауну, подрывая кормовую базу рыб, поедая пелагическую икру и личинок морских рыб. В Каспии гребневик вызвал резкое сокращение численности популяций каспийской кильки, которая является одним из основных видов корма для осетровых рыб, и запасы последних существенно сократились [Камакин и др., 2010, 2018].

Впервые этот вид был отмечен в водах Юго-Западной Балтики в 2006 г. [Javidpour et al., 2006], затем, в 2007 г. он распространился по большей части Балтийского моря, включая Центральную Балтику и северные заливы (Ботнический, Финский) [Kube et al., 2007; Nuwer et al., 2008]. Выявлено, что скорость размножения чужеродного гребневика значительно уменьшается в условиях низкой солёности, характерной для центральной части

Балтийского моря. Пониженная солёность является фактором, сдерживающим увеличение численности гребневи́ков в этом недавно заселённом им море [Jaspers et al., 2011]. Районы с более высокой солёностью, такие как Каттегат и в меньшей степени юго-западная Балтика, могут выступать в качестве регионов-доноров популяции *M. leidyi* в центральной части Балтийского моря, где из-за низкой солёности невозможно поддерживать самовоспроизводящуюся популяцию [Jaspers et al., 2011].

В Юго-Восточной Балтике (ЮВБ) яйца гребневи́ка *M. leidyi* были впервые обнаружены в 2010 г. [Цыбань и др., 2013]. В 2010–2015 гг. в ЮВБ яйца этого гребневи́ка отмечали в незначительном количестве локально на отдельных глубоководных станциях и при этом роста численности яиц, увеличения района обитания и, что важно, взрослых гребневи́ков за этот период не отмечено [Щука, Щука, 2016]. В глубоководной части ЮВБ осенью 2015 г., а также в Южной и Центральной Балтике в позднелетний период 2016 г. не были обнаружены ни взрослые особи, ни яйца *M. leidyi* [Полунина и др., 2019; 2021].

Балтийское море характеризуется значительными вариациями природных и антропогенных условий, в его акватории регистрируются изменения метеорологических, гидрологических и гидрохимических условий, выражающиеся в тенденции роста температуры воздуха и воды, изменении атмосферной циркуляции [Dailidienė et al., 2012; Lainela et al., 2020]. В связи с этим, в условиях меняющегося климата и окружающей среды, наблюдения за этим вселенцем, областью распространения его взрослых особей, молоди и яиц, отслеживание сроков размножения не теряют актуальности. При успешном вселении и развитии этого вида во вновь освоенных полузамкнутых внутриконтинентальных морях (напр., Чёрное, Каспийское), он способен существенно влиять на многие звенья экосистемы, в том числе пищевые цепи. Для Балтики, также полузамкнутого внутриконтинентального моря, массовое развитие этого хищного вида несёт угрозу для популяций промысловых рыб – балтийского шпрота (*Sprattus sprattus*), балтийской сельди

(салаки) (*Clupea harengus membras*) и балтийской трески (*Gadus morhua callarias*). Учитывая выявленную во многих районах Южной и Центральной Балтики тенденцию снижения общей численности зоопланктона в период 2000–2015 гг. [Wasmund et al., 2016], возможна конкуренция за пищу (зоопланктон) между гребневи́ком и рыбами-планктофагами. Поэтому наблюдение за этим видом в разных районах Балтийского моря актуально.

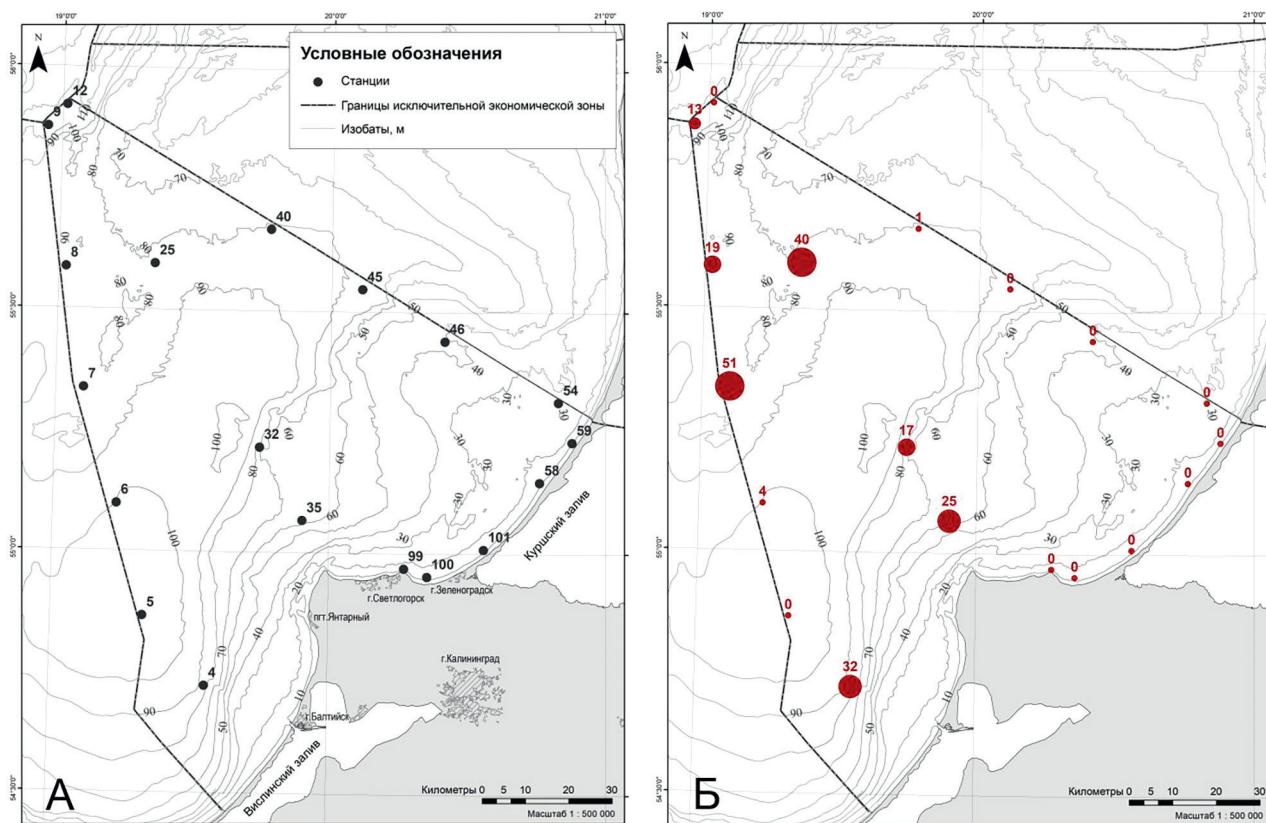
Цель исследования – оценить встречаемость, распределение и связь с термохалинными условиями гребневи́ка-вселенца *M. leidyi* на ранних стадиях развития в акватории Юго-Восточной Балтики осенью 2021 г.

### Материалы и методы

Пробы зоопланктона отбирали с 30.10.2021 по 11.11.2021 г. в 48-м рейсе НИС «Академик Борис Петров» в исключительной экономической зоне (ИЭЗ) РФ в ЮВБ, в открытой части (глубины до 112 м) и в прибрежной зоне (глубины 16–30 м) (рис. 1 А).

Измерения температуры и солёности воды производили с использованием мультипараметрического зонда Idronaut OS316 Plus. Для оценки термохалинной обстановки в районе исследования выполнен гидрофизический разрез от шведской ИЭЗ до мыса Таран (Калининградская обл.) на ходу судна при свободном падении зонда по методике, описанной в работе [Рака et al., 2019]. На каждой станции выполняли STD-зондирования для оперативного получения положения термо- и галоклина с целью определения горизонтов отбора проб зоопланктона.

Пробы отбирали в дневное время планктонной сетью WP-2 (Ø=56 см, ячея 100 мкм) с замыкателем по горизонтам: верхний квазиоднородный слой – ВКС (от верхней границы термоклина до поверхности); промежуточный слой (от верхней границы галоклина до верхней границы термоклина); придонный слой (от дна до верхней границы галоклина). Пробы фиксировали формалином до конечной концентрации 4%. Камеральную и статистическую обработку проб проводили по общепринятым методикам [Методические..., 1984], биомассу рассчитывали по зависимости массы от длины тела организ-



**Рис. 1.** Схема расположения станций отбора проб зоопланктона (А) и распределение яиц гребневика-вселенца в слое от дна до верхней границы термоклина (Б) в юго-восточной части Балтийского моря, 30.10–11.11.2021 г.

мов [Recommendations..., 1985; Виноградов, Шушкина, 1987].

Всего обработано 33 пробы зоопланктона. Яйца гребневика промерены и подсчитаны на каждой станции. Используются микроскопы МБС-10, Olympus CX41. Фото выполнены авторами цифровой камерой Levenhuk C510.

Для анализа приповерхностного ветра, скорости и направления течений в Балтийском море на период, предшествующий отбору проб, использовали данные службы мониторинга морской среды CMEMS [Коперникус..., 2023]. Служба применяет численную модель NEMO 4.0 [NEMO..., 2019], которая обеспечивает пространственное разрешение  $2 \times 2$  км и 1 м по глубине. При анализе использовалось среднесуточное осреднение данных. Проанализированы метеоусловия и среднесуточные модельные течения на период проведения исследований, а также в предшествующие несколько суток на глубинах от 45 м до дна.

Проведена стандартная статистическая обработка данных с использованием пакета Microsoft Excel.

## Результаты

**Гидрологические условия.** В период наших исследований в ЮВБ тип термической стратификации вод характеризовался осенним выхолаживанием верхнего квазиоднородного слоя и заглублением сезонного термоклина. Глубже термоклина располагался холодный промежуточный слой, а ниже – галоклин, пространственно совпадающий с перманентным пикноклином, отделяющим поверхностную воду от глубинного слоя. Термохалинная структура вод в осенний период характеризовалась неоднородностью в пределах исследуемого района ЮВБ. Глубина положения термоклина и галоклина на разных станциях варьировали.

В разных районах ЮВБ толщина ВКС изменялась в пределах 35–47 м с температурой и солёностью воды внутри данного слоя 9.8–11.8 °C и 7.1–7.4 psu. Термоклин находился на глубинах 35–55 м. Ядро холодного промежуточного слоя, определяемое по минимальной температуре воды, располагалось на глубинах 48–58 м. Значения температуры и солё-



ности воды в этом слое составляли 4.4–4.6 °C и 7.6–8.5 psu. Глубина залегания галоклина и приуроченного к нему пикноклина изменялась на станциях от 55 до 65 м. Придонный слой начинался с глубин 65–75 м и характеризовался температурой и солёностью вод 5.4–6.8 °C и 9.0–11.7 psu. Содержание растворённого кислорода в ВКС составляло около 10.0–11.5 мг/л. Начиная с верхней границы галоклина, по мере увеличения глубины его значение снижалось. На глубинах от 80 м и глубже наблюдалось содержание растворённого кислорода менее 2 мг/л, что характерно для гипоксических условий.

Термохалинная структура вод на северном склоне Гданьской впадины представлена на рис. 2.

Встречаемость и распределение планктонных организмов в Балтике во многом зависит от структуры вод и метеорологических условий.

**Гребневик-вселенец *Mnemiopsis leidyi*** был представлен ранними стадиями развития – преимущественно эмбрионами в яйцевой оболочке (embryo within the egg envelope) и единично стадией личинки цидиппида (cydippid stage larva) (рис. 3), взрослые особи этого вида не обнаружены.

Диаметр яиц варьировал от 250 до 450 мкм, составляя в среднем  $350 \pm 70$  мкм, личинки цидиппида имели размер 500 мкм.

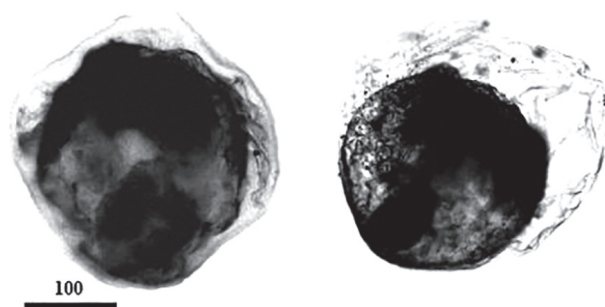


Рис. 3. Эмбрионы *Mnemiopsis leidyi* разной стадии развития (шкала 100 мкм) в Юго-Восточной Балтике, 30.10–11.11.2021 г.

Яйца гребневика не встречались в прибрежной зоне, и были отмечены только в открытой части моря, где глубины на станциях изменялись от 65 до 125 м. Вид практически не встречался в поверхностном слое, а отмечен в промежуточном горизонте и слое ниже начала галоклина. Только на отдельных станциях, где начало термоклина было глубже 42 м, были встречены единичные яйца гребневика в поверхностном слое.

Поскольку в период наших исследований были значительные вариации глубин положения слоев, мы объединили данные по промежуточному слою и слою ниже начала галоклина в один – слой от верхней границы термоклина до дна, для построения карты распределения яиц гребневика. Пространственное распределение яиц показало, что

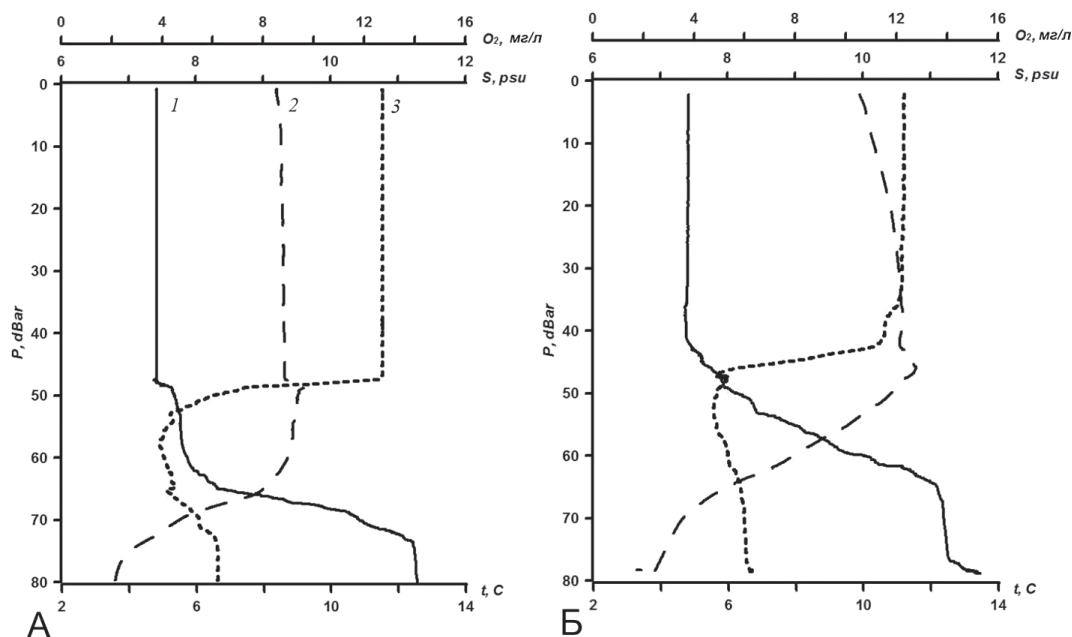


Рис. 2. Вертикальное распределение отдельных гидрофизических показателей на станциях 32 (А) и 7 (Б) в ЮВБ, 30.10–11.11.2021 г. 1 – солёность воды, psu; 2 – содержание растворенного кислорода, мг/л; 3 – температура воды, °C.

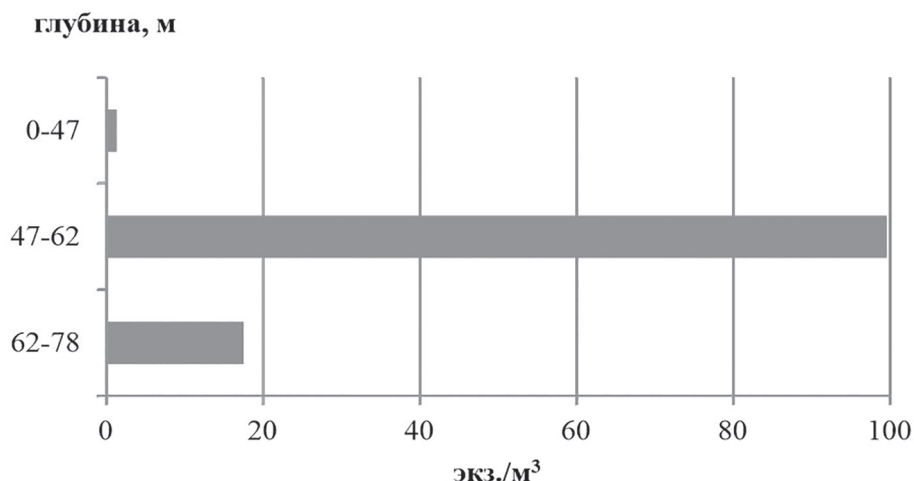


Рис. 4. Вертикальное распределение яиц гребневика *Mnemiopsis leidyi* в ЮВБ, 30.10–11.11.2021 г.

максимум их численности находился на северо-восточном склоне Гданьской впадины (ст. 7, 32), где численность яиц превышала 50 экз./м³ (рис. 1 Б).

Рассчитана корреляция между численностью яиц гребневика и средневзвешенными значениями солёности и температуры слоя воды ниже верхней границы термоклина. Значения корреляции между численностью яиц и солёностью слабо отрицательные  $R = -0.45$  (критерий Фишера  $F = 3.96$  при  $p = 0.05$  и  $F$  критическое = 4.35). Корреляция между численностью яиц и температурой воды составила  $R = -0.16$  ( $F = 6.62$  при  $p = 0.02$ ;  $F$  критическое = 4.35). Значимой зависимости численности яиц и термохалинных параметров не выявлено.

Анализ вертикального распределения яиц гребневика на ст. 32 показал их скопление в

промежуточном слое (рис. 4), который характеризовался минимальной температурой воды, но не самой высокой солёностью (рис. 2).

Учитывая, что яйца гребневика пассивно переносятся током воды, на их горизонтальное распределение оказывает влияние перемещение водных масс. Над Центральной и Юго-Восточной Балтикой с двадцатых чисел октября 2021 г. преобладали ветра западных румбов, что привело к формированию вдольберегового течения на глубинах вплоть до 80 м из центральной Балтики в Гданьский залив, и далее через российскую ИЭЗ в район Восточно-Готландской впадины (рис. 5 А). Скорость течения в слое от 45 до 80 м достигала 0.5 м/с и более. Продолжительность ветрового воздействия была достаточна для частичного обновления воды в исследуемом районе ИЭЗ РФ. Такая ситуация наблюдалась до 29

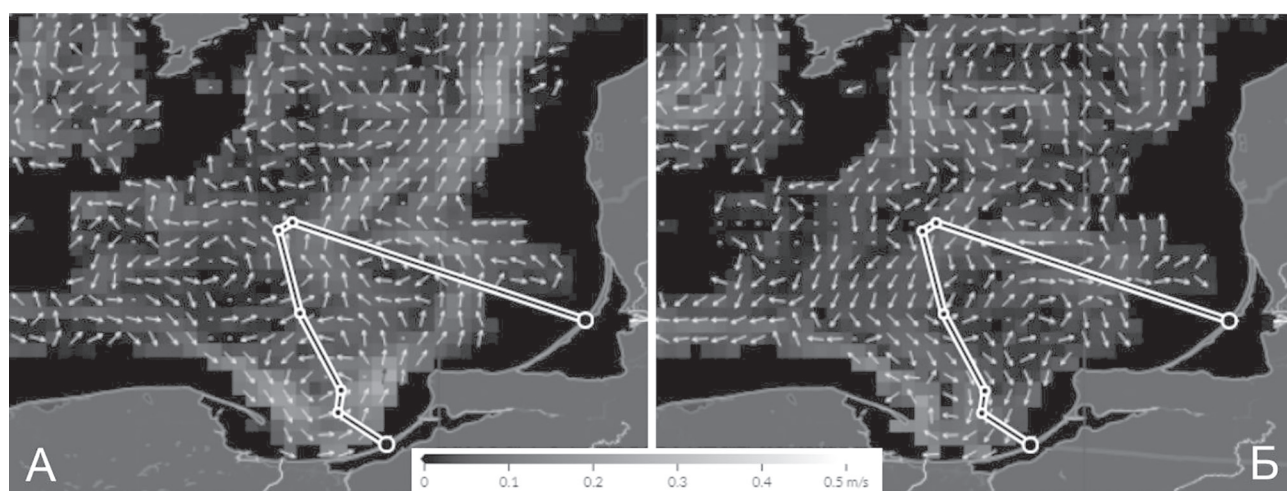


Рис. 5. Векторное представление движения воды на глубине 50 м в Центральной и Юго-Восточной Балтике: 24.10.2021 г. (А) и 01.11.2021 г. (Б). 0.0–0.5 м/с – скорость движения воды.

октября, когда произошла смена направления ветра на южное, с 01.11.2021 г. на юго-восточное. Это привело к замедлению поступления новой водной массы и формированию группы мезомасштабных циклонических вихрей. Скорость циркуляции составила менее 0.1 м/с (рис. 5 Б). Начиная с 1 ноября наблюдался отток придонных вод из южной части Готландской впадины вдоль склона Клайпедской банки, однако ввиду низкой скорости течения появление этой водной массы на момент работы на станциях маловероятно.

### Обсуждение

В Балтийском море могут встречаться несколько видов желетелых организмов [Jaspers et al., 2021]. Принадлежность гребневика-вселенца в Балтийском море к виду *M. leidyi* была подтверждена морфологическими признакам и при помощи генетических биомаркеров [Schaber et al., 2011; Ginderdeuren et al., 2012].

В Борнхольмском бассейне в 2007–2011 гг. этот вид имел наибольшую численность в весенние и осенние месяцы и лишь спорадически встречался в течение лета, а его вертикальное распределение в основном ограничивалось слоями воды ниже постоянного галоклина и значительно зависело от температуры окружающей среды [Schaber et al., 2011]. Был сделан вывод, что в центральной части Балтийского моря нет самовоспроизводящейся популяции *M. leidyi*, и что вид, скорее всего, ежегодно повторно интродуцируется в бассейн Борнхольма путём боковой адвекции из исходных популяций в западной части Балтийского моря [Schaber et al., 2011].

Выявлено, что из-за сильной и стабильной термохалинной стратификации вод Балтики (Борнхольмская впадина, Слупский жёлоб) в летний период гребневики не способны мигрировать в верхние слои воды, которые более благоприятны для питания и размножения. Однако, такая восходящая миграция гребневиков возможна осенью, когда происходит уменьшение вертикального градиента плотности за счёт перемешивания. Возможное перемещение гребневиков в верхние слои осенью не является для популяции благоприятным, так как основное их воспроизводство

уже прекратилось к этому времени года, и гребневикам уже может быть недостаточно пищи, а поверхностные воды зимой становятся холоднее, что ещё больше ухудшает условия их обитания. Поэтому часть популяции гребневиков, которая перемещается в бассейн Борнхольма и далее из западных районов, до сих пор не привела к формированию самовоспроизводящейся популяции. Все эти факторы приводят к нестабильной динамике численности *M. leidyi* в центральной Балтике [Schaber et al., 2011]. Установлено, что с момента обнаружения *M. leidyi* в Центральной Балтике в 2007–2009 гг. вид ежегодно проникал в эти воды с осенне-зимней прибрежной адвекцией из западной Балтики [Schaber et al., 2011].

В ЮВБ молодых и взрослых особей *M. leidyi* не было отмечено, однако яйца гребневика встречались периодически, начиная с 2010 г. В 2010–2015 гг. яйца в прибрежной зоне не фиксировали, а регистрировали в открытой части ЮВБ на горизонтах ниже пикноклина при температуре от 2.2 до 9.3 °С, солёности 7.2–11.9 psu, и их численность варьировала от 33 до 733 экз./м<sup>3</sup>. Расширение области встречаемости яиц и роста их численности в этот период не отмечено [Щука, Щука, 2016].

В нашем исследовании осенью 2021 г. также отмечены только яйца гребневика, преимущественно приуроченные к относительно глубоководной зоне ЮВБ, и концентрирующиеся ниже слоя ВКС. Область распространения яиц в ЮВБ была больше, чем в 2010–2015 гг. Анализ данных о циркуляции вод в Готландском и Гданьском бассейнах показал, что поступление вод с обнаруженными яйцами чужеродного вида в исследуемый сектор ЮВБ носит адвективный характер. Продолжительные ветра западных румбов, характерные для осенне-зимнего сезона, способствуют поступлению водных масс в российскую часть из центральных бассейнов Балтики через Гданьский залив. Такая ситуация наблюдалась за несколько суток до проведения исследований, после чего произошла смена направления ветра на южное и юго-восточное, что вызвало стагнацию скорости движения воды по всей толще. На выполненном

нами гидрофизическом разрезе от берега (р-н м. Таран) до центральной части Гданьской впадины выявлен рост температуры в ВКС. Это косвенно указывает на поступление более тёплой водной массы из западных бассейнов Балтики в ЮВБ посредством вдольберегового течения, что также согласуется с модельными данными.

Таким образом, в настоящий период устойчивой популяции гребневика-вселенца в ЮВБ не наблюдается. Учитывая, что яйца гребневика были также обнаружены летом и осенью 2022 г. (неопубликованные наши данные), проникновение этого вида в ЮВБ усиливается. *M. leidy* в Чёрном море не выживает в районах, где температура зимой опускается ниже 4 °С, а весной размер особей и численность популяции после холодной зимы меньше, чем после тёплой [Шиганова и др., 2001]. В Балтийском море в зимний период пониженная температура воды может быть сдерживающим фактором для развития этого вида. Однако, при благоприятных условиях среды – тёплом осенне-зимнем периоде, увеличении частоты поступления яиц и взрослых особей в ЮВБ из западной и центральной Балтики, в перспективе нельзя исключить возможность образования здесь популяции этого вида.

### Заключение

В Юго-Восточной Балтике гребневик вселенец *Mnemiopsis leidy* был представлен преимущественно эмбрионами в яйцевой оболочке (embryo within the egg envelope) и единично стадией личинки цидиппиды (cydippid stage larva), взрослых особей не обнаружено. Яйца отмечены в открытой части ЮВБ на глубинах 35–115 м, в слоях воды ниже ВКС. В прибрежной зоне ЮВБ яйца не встречались. Максимальная численность яиц зафиксирована на склоне Гданьской впадины, на глубинах около 80 м при температуре воды 4.4–6.8 °С и солёности 7.6–11.7 psu. В период исследования зависимость между численностью яиц и термохалинными характеристиками вод в ЮВБ не выявлена. Отмечено расширение района встречаемости *M. leidy* в ЮВБ по сравнению с данными за 2010–2015 гг. Проникновение этого вида в ЮВБ осенью

2021 г. обусловлено адвекцией вод из западной части Балтики согласно реконструкции течений по модели NEMO.

### Благодарности

Авторы благодарны сотрудникам лаборатории морской экологии за помощь в сборе материала, и заведующей лабораторией морской экологии Е.Е. Ежовой за ценные рекомендации при написании работы.

### Финансирование работы

Работы выполнены в рамках государственного задания ИО РАН FMWE-2021-0012.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. Наука, 1987. 240 с.
- Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidy* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. № 2. С. 33–42.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П., Парицкий Ю.А. Влияние нового вселенца гребневика на основные звенья экосистемы Каспийского моря // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2018. № 1. С. 35–48.
- Коперникус – мониторинг Земли для каждого (Электронный ресурс) // (<https://www.it-world.ru/cionews/government/168667.html>). Дата обращения 24.02.2023 г.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озёрного и речного рыбного х-ва. 1984. 33 с.
- Полунина Ю.Ю., Кречик В.А., Пака В.Т. Пространственная изменчивость зоопланктона и гидрологических показателей вод в южной и центральной части Балтийского моря в позднелетний сезон 2016 г. // Океанология. 2021. Т. 61. № 6. С. 958–968. DOI: 10.31857/S0030157421060113
- Полунина Ю.Ю., Ланге Е.К., Кречик В.А. Структура и распределение осеннего зоопланктона в Юго-восточной части Балтийского моря в 2015 г. // Океанология. 2019. Т. 59, № 1. С. 72–81. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0030-15745972-81>



- Цыбань А.В., Володкович Ю.В., Кудрявцев В.М., Кудрявцев А.В., Шука Т.А., Шука С.А. Состояние отдельных компонентов планктона экосистемы юго-восточной части Балтийского моря // Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2012 год / Под ред. акад. РАН Ю.А. Израэль и др. М.: Росгидромет, 2013. С. 134–138.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2009. 57 с.
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П. и др. Вселенец в Каспийское море – гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41. № 4. С. 542–549.
- Шука Т.А., Шука С.А. Динамика количественных характеристик чужеродных видов зоопланктона в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003–2015 гг. в связи с термохалинными условиями // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2016. Т. 27. № 1. С. 86–108.
- Dailidienė I., Davulienė L., Kelpšaitė L. et al. Analysis of the climate change in Lithuanian coastal areas of the Baltic Sea // J. Coastal Res. 2012. Vol. 28. No. 3. P. 557–569.
- Fuentes V., Dror A., Bayha K. et al. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009 // Hydrobiologia. 2010. 645: 23–37. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-010-0205-z>
- Ginderdeuren K., Hostens K., Hoffman S. et al. Distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea // Aquatic Invasions. 2012. Vol. 7. Is. 2 P. 163–169. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2012.7.2.002>
- NEMO ocean engine. Version 4.0.1 – October, 2019 (Электронный ресурс) // ([https://zenodo.org/record/3878122/files/NEMO\\_book.pdf](https://zenodo.org/record/3878122/files/NEMO_book.pdf)). Accessed on 23.11.2022.
- Huwer B., Storr-Paulsen M., Riisgård H-U., Haslob H. Abundance, horizontal and vertical distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea, November 2007 // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. Issue 4: 429–434. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.1>
- Jaspers C., Møller L.F., Kiørboe T. Salinity Gradient of the Baltic Sea Limits the Reproduction and Population Expansion of the Newly Invaded Comb Jelly *Mnemiopsis leidyi* // PLoS One. 2011. Vol. 6. Iss. 8. e24065 // (<https://backend.orbit.dtu.dk/ws/portalfiles/portal/5793835/journal.pone.0024065.pdf>). Accessed on 01.12.2022.
- Jaspers C., Bezio N., Hinrichsen H.H. Diversity and Physiological Tolerance of Native and Invasive Jellyfish/Ctenophores along the Extreme Salinity Gradient of the Baltic Sea // Diversity. 2021. 13. 57. // (<https://doi.org/10.3390/d13020057>). Accessed on 25.11.2022.
- Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1. No. 4. P. 299–302. // (<http://www.aquaticinvasions.ru>). Accessed on 25.11.2022.
- Kube S., Postel L., Honnef C., Augustin C.B. *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea – Distribution and overwintering between autumn 2006 and spring 2007 // Aquatic Invasions, 2007. Vol. 2. P. 137–145. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.2.9>
- Lainelaa S., Herkülb K., Leitoc I. et al. Contemporary trends in hydrophysical and hydrochemical parameters in the NE Baltic Sea // Estonian J. of Earth Sciences. 2020. Vol. 69. Is. 2. P. 91–108.
- Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Электронный ресурс) // (<http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Ctenophora/leidyi.html>). Accessed on 23.11.2022.
- Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Mesozooplankton biomass assessment. 1985. Edited by L. Hernroth. The Baltic marine biologists. Publication No. 10. Working Group 14.
- Paka V.T., Zhurbas V.M., Golenko M.N. et al. Innovative closely spaced profiling and microstructure measurements in the southern Baltic Sea in Summer/Autumn 2016–2018 with special reference to the bottom layer // Front. Earth Sci. 2019. Vol. 7. A. 111. <https://doi.org/10.3389/feart.2019.00111>].
- Purcell J.E., Shiganova T.A., Decker M.B., Houde E.D. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin // Hydrobiologia. 2001. No. 451. P. 145–176.
- Schaber M., Haslob H., Huwer B. et al. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea: seasonal phenology and hydrographic influence on spatio-temporal distribution patterns // Journal of plankton research. 2011. Vol. 33. No. 7. P. 1053–1065. doi: 10.1093/plankt/fbq167
- Wasmund N., Dutz J., Pollehne F. et al. Biological Assessment of the Baltic Sea 2015 / Meereswiss. Ber., Warnemünde, 2016. Vol. 102. 97 s.

# DISTRIBUTION OF INVADER *MNEMIOPSIS LEIDYI* (CTENOPHORA) IN EARLY STAGES OF DEVELOPMENT IN THE SOUTH-EASTERN BALTIC SEA IN AUTUMN 2021

© 2023 Polunina Ju.Ju.\*, Kondrashov A.A., Utkina J.V.

Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia;  
e-mail: \*jul\_polunina@mail.ru

The embryos within the egg envelope (eggs) and cydippid stage larvae of alien species of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* were recorded in the South-Eastern Baltic Sea (within the economic zone of the Russian Federation) in the autumn of 2021. The adults of *Mnemiopsis leidyi* were not found. The data on the occurrence and distribution of ctenophore in the early stages of development in the SEB were given. The ctenophore eggs were recorded in the open part of the SEB at the stations with the depths of 65–115 m in the intermediate layer and below the upper boundary of the halocline. A large number of eggs (51–57 ind./m<sup>3</sup>) were observed on the north-eastern slope of the Gdansk Deep. The area of occurrence of ctenophore eggs in 2021 increased compared to the data of 2010–2015. The significant correlation between the eggs abundance and the water salinity and temperature was not revealed. Using the NEMO 4.0 numerical model, the path of advective water penetration into the study area from the western basins of the Baltic Sea, which probably introduced the ctenophore eggs, was traced.

**Keywords:** *Mnemiopsis leidyi*, the Baltic Sea, embryo within the egg envelope, the distribution, thermal parameters.

# РАНЖИРОВАНИЕ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ БЕЛАРУСИ ПО ВЕЛИЧИНАМ ИХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ОСНОВЕ GISS (GENERIC IMPACT SCORING SYSTEM)

© 2023 Семенченко В.П.\*, Липинская Т.П.\*\*, Ризевский В.К.\*\*\*, Алехнович А.В.\*\*\*\*

Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», Минск, 220072, Беларусь  
e-mail: \*semenchenko57@mail.ru, \*\*tatsiana.lipinskaya@gmail.com, \*\*\*rvk869@mail.ru, \*\*\*\* alekhnovichav@gmail.com

Поступила в редакцию 19.12.2022. После доработки 06.02.2023. Принята к публикации 17.02.2023

Проведена сравнительная оценка опасности инвазивных видов водных беспозвоночных и рыб на основании GISS (Generic Impact Scoring System). Ранжирование видов по их суммарному экологическому и экономическому воздействию показало максимальные величины для *Faxonius limosus* и *Carassius gibelio*. Высокой инвазивной опасностью также характеризуется *Dreissena polymorpha*, в то время как балльные оценки для инвазивных видов рыб оказались относительно невысоки.

Проведён анализ уровня достоверности в ответах экспертов для тестируемых видов и выделены виды, для которых полученные результаты существенно различаются между экспертами.

**Ключевые слова:** инвазивные виды, водные беспозвоночные, рыбы.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-139-145

## Введение

Проблема оценки опасности инвазивных видов для биоразнообразия, экосистем, а также для здоровья и благополучия человека, одна из наиболее обсуждаемых в инвазивной биологии [Vilà et al., 2010; Roy et al., 2014].

Вполне очевидно, что бороться со всеми инвазивными видами практически невозможно ввиду высоких экономических затрат. В связи с этим необходимо выделение наиболее опасных видов [Дгебуадзе, 2014; Carboneras et al., 2017], которые оказывают негативное воздействие на естественные экосистемы и наносят максимальный экологический и экономический ущерб [Kumschick et al., 2012; Ricciardi et al., 2013].

Количественная оценка воздействия предполагает измерение уровня влияния вида (его опасности) на жизнеспособность и целостность популяций аборигенных видов и биоразнообразия в целом. Однако во многих случаях такого рода оценки воздействия инвазивных видов плохо изучены [Eschke et al., 2014].

Следует также отметить, что термин «воздействие (impact)», как и термин «инвазивность (invasiveness)» может различаться в зависимости от характера его использования в области менеджмента инвазивных видов [Heger et al., 2013, Boonman-Berson et al., 2014].

Воздействие инвазивных видов может иметь множественный характер, например инвазия американского полосатого рака в бассейн р. Неман, переносящего рачью чуму, с одной стороны вызывает исчезновение аборигенных видов раков [Alekhnovich, Вуїч 2017], с другой – подавляет развитие многих видов макрозообентоса [Šidagytė et al., 2017].

Основные принципы определения рисков в отношении инвазивных видов изложены в документе Европейского Парламента 2018/968 от 30 апреля 2018 г., раздел 5(1)(f). Соответственно, большинство протоколов по оценке воздействия инвазивных видов в той или иной мере учитывают эти принципы [Srebalienė et al., 2019].

Существует много различных протоколов для оценки негативных воздействий инвазив-

ных видов [Parker et al., 1999; D'hondt et al., 2015; Branquart et al., 2016; Dick et al., 2017; Roy et al., 2018]. Эти оценки могут быть качественными, полуколичественными и количественными, которые выражают опасность инвазивных видов в баллах. При этом уровень достоверности этих оценок имеет огромное значение, и он связан с имеющимися научными данными по наличию любого негативного воздействия и величинам ущерба. К примеру, классификация воздействий инвазивных видов на окружающую среду (Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT [2021])) и классификация социально-экономического воздействия инвазивных видов (Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT)) используются достаточно часто. Классификация EICAT получила международную поддержку и была рекомендована специальной группой технических экспертов по инвазивным видам Конвенции о биологическом разнообразии [CBD, 2019].

Следует отметить, что в настоящее время отсутствует универсальный протокол, а также есть необходимость увеличения уровня достоверности оценок, касающихся социальных и экономических воздействий инвазивных видов. С другой стороны, необходимость оценки опасности инвазивных видов, независимо от используемого протокола, не вызывает сомнений.

Основной целью исследований было количественно оценить величины воздействия инвазивных видов водных беспозвоночных и рыб на основании GISS-протокола (Generic Impact Scoring System), который учитывает, как экологические, так и социально-экономические последствия биологических инвазий [Nentwig et al., 2016]. По данным González-Moreno et al. [2019] и Srèbalienè et al. [2019], этот протокол является одним из наиболее удобных при такого рода оценках, так как содержит относительно небольшое количество вопросов и не требует специальных углубленных знаний по биологии тестируемых видов. Кроме того, большинство протоколов учитывают исключительно воздействия на окружающую среду, а при оценках социальных и экономических воздействий результаты ранжирования инвазивных видов сильно варьируют [González-Moreno et al., 2019].

## Материал и методы

GISS-протокол [Nentwig et al., 2016] содержит 12 вопросов (таблица 1), а также уровень достоверности в ответе на вопрос. Каждый из вопросов имеет градацию в ответах от 0 до 5 баллов, где 0 – данные отсутствуют, воздействие неизвестно, не поддается обнаружению или неприменимо; 1 – незначительные последствия, только на местном уровне, незначительные экономические потери; 2 – незначительные последствия, но более масштабные, незначительные экономические потери; 3 – средние воздействия, крупномасштабные или частые, средние экономические потери; 4 – серьезные воздействия с большим ущербом, часто происходящие или с высокой вероятностью, значительные экономические потери; 5 – серьезные последствия с полным разрушением и потерей рекреационной ценности, серьезные экономические потери. Уровень достоверности изменяется от 1 до 3 баллов (где 1 – низкий, 2 – средний, 3 – высокий). GISS-протокол реализован в Excel-файле и имеется в доступе как приложение к статье Nentwig et al. [2016].

Для оценки величин воздействий были выбраны те виды, которые получили максимальные баллы согласно протоколу ASISK (Aquatic Species Invasiveness Screening Kit) и FISK (Fish Invasiveness Screening Kit) [Semenchenko et al., 2018; Ризевский, Винцек, 2018]. Из водных беспозвоночных были проанализированы три вида амфипод (*CheLICorophium curvispinum* (Sars 1895), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894)), дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)), литоглиф (*Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828)), американский полосатый рак (*Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817)), а среди инвазивных видов рыб – бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814), ротанголовешка *Perccottus gleni* Dybowski, 1877, американский сомик *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819), карась серебряный *Carassius gibelio* (Bloch, 1782). Каждый вид оценивался при помощи GISS независимо двумя-тремя экспертами исходя из наблюдаемых воздействий на территории Беларуси в настоящее время. Отметим, что выбор экспертов соот-



**Таблица 1.** Вопросы GISS-протокола

1. Воздействия на окружающую среду
1.1. Воздействия на растения (за счёт механизмов, отличных от конкуренции)
1.2. Воздействия на животных за счёт хищничества, паразитизма или интоксикации
1.3. Воздействия на другие виды за счёт конкуренции
1.4. Воздействия за счёт переноса заболеваний или паразитов на аборигенные виды
1.5. Воздействия за счёт гибридизации
1.6. Воздействия на экосистемы
2. Экономические воздействия
2.1. Воздействия на сельскохозяйственное производство
2.2. Воздействия на животноводство
2.3. Воздействия на лесное производство
2.4. Воздействия на инфраструктуру и администрацию
2.5. Воздействия на здоровье людей
2.6. Воздействия на социальную жизнь людей

ветствовал их квалификации в области исследований по биологии инвазивных видов. Результаты экспертных оценок были выражены в баллах.

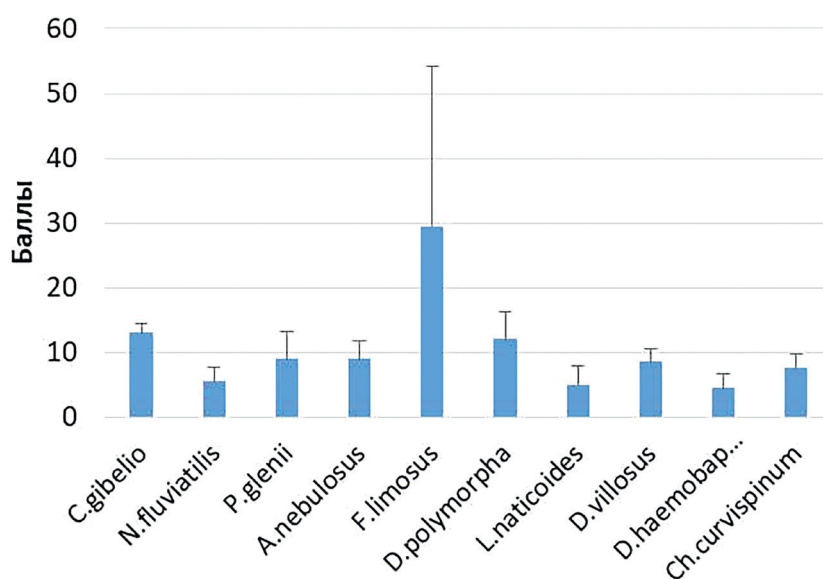
### Результаты

Для инвазивных видов водных беспозвоночных максимальные величины суммарного (экологического и социально-экономического) воздействия получены для *D. polymorpha* и *F. limosus*, а для инвазивных видов рыб – *C. gibelio* и *A. nebulosus* (рис. 1). Отметим, что суммарное воздействие инвазивных водных беспозвоночных несколько ниже тако-

вого для инвазивных видов рыб, исключая *D. polymorpha* и *F. limosus*. В то же время максимальные значения стандартного отклонения оказались велики только для одного вида – *F. limosus*.

Уровень достоверности в ответах на вопросы достаточно высок за исключением *L. naticoides*, что связано с недостаточной информацией по воздействию вида на нативную фауну (рис. 2).

Балльные оценки видов по их воздействию на нативные сообщества и окружающую среду оказались следующими (рис. 3). Максимальные баллы получены для *F.*



**Рис. 1.** Величины балльных оценок по суммарному (экологическому и социально-экономическому) воздействию инвазивных видов.

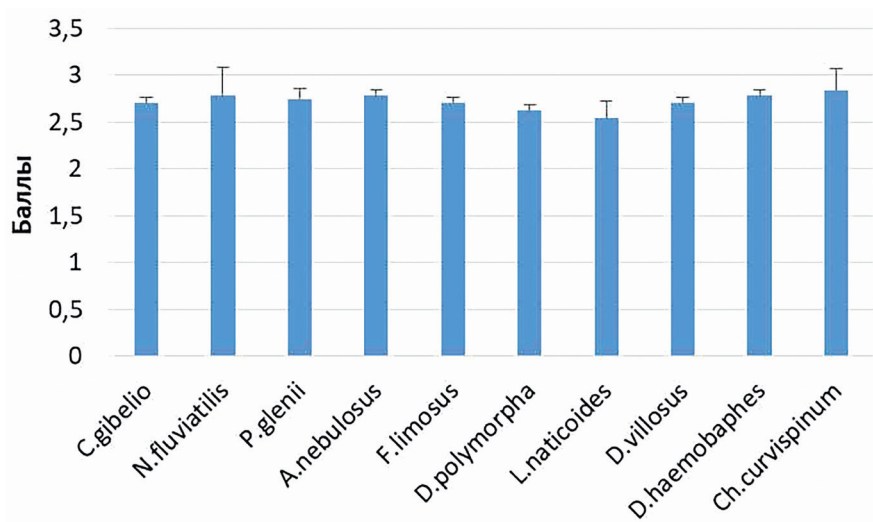


Рис. 2. Величины уровня уверенности в ответах на вопросы по суммарному воздействию инвазивных видов.

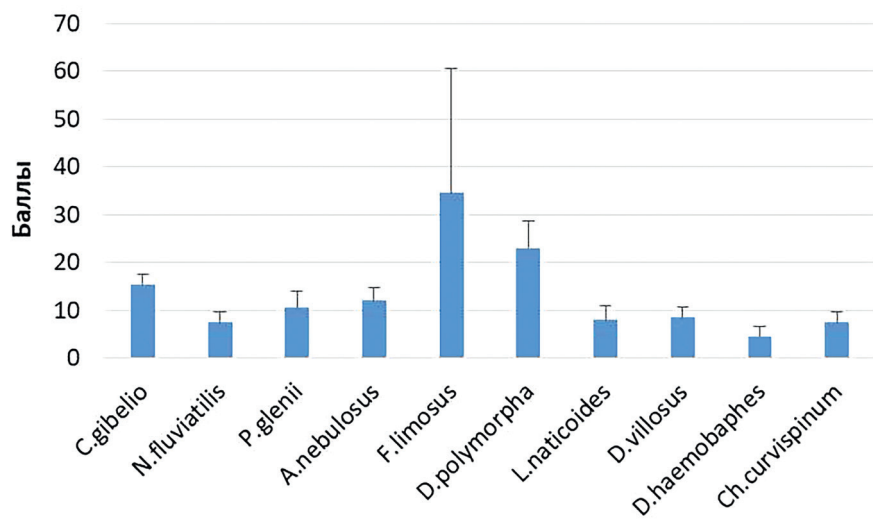


Рис. 3. Балльные оценки инвазивных видов по их воздействию на нативные сообщества и окружающую среду.

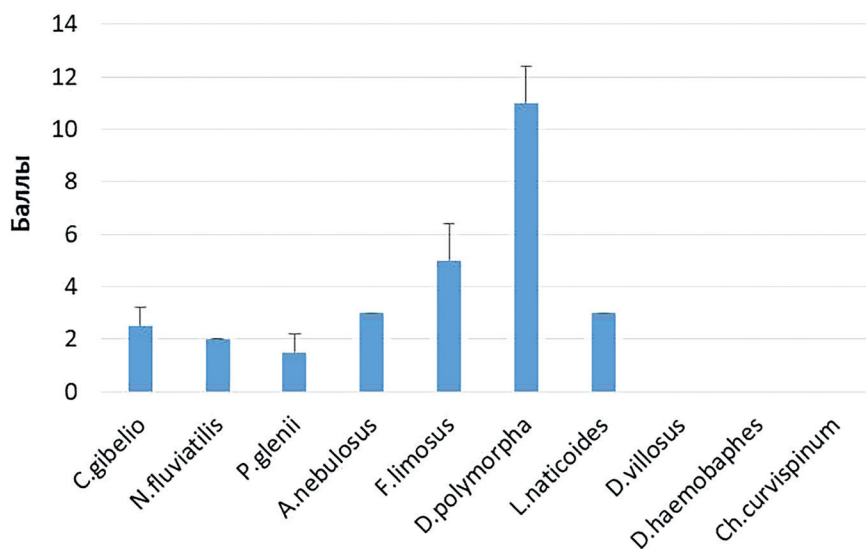


Рис. 4. Величины балльных оценок по воздействию инвазивных видов на экономику.

*limosus*, в то же время для этого вида получен максимальный разброс мнений экспертов.

Несколько иная картина складывается при рассмотрении воздействия видов на экономику. Максимальные значения, как и ожидалось, получены для *D. polymorpha*, а для трёх видов амфипод величины воздействия на экономику отсутствуют (рис. 4).

### Обсуждение

Балльная оценка для тестируемых видов водных животных показывает, что суммарная величина воздействия у двух видов водных беспозвоночных (*D. polymorpha*, *F. limosus*) превышает таковую для инвазивных видов рыб. В первую очередь это связано с высокими баллами воздействия этих видов на экономику. Так массовое развитие дрейссены не только требует очистки системы охлаждения ГРЭС (Лукомльская ГРЭС), но и приводит к снижению рыбопродуктивности в связи со снижением уровня трофности водоёмов. Вселение *F. limosus* приводит к локальному исчезновению промыслового вида *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) вследствие распространения рачьей чумы [Alekhnovich and Buřič, 2017], в связи с чем вид получил высокие балльные оценки.

Максимальные величины балльных оценок для рыб получены для *C. gibelio* и *A. nebulosus*. Интродукция *C. gibelio* в озёра Беларуси привела к резкому снижению аборигенного вида *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) в промысловых уловах, а в некоторых озёрах – к полному исчезновению этого вида вследствие конкуренции и гибридизации с *C. gibelio*. Аналогичная ситуация наблюдается для *A. nebulosus*. Интродукция этого вида практически полностью подавила аборигенную ихтиофауну в озёрах юго-запада Беларуси.

Сравнивая ранжирование видов с использованием протоколов GISS, FISK и AS-ISK, можно отметить определённое сходство результатов по их экологическому воздействию. Наблюдается достоверная корреляция между результатами GISS и FISK, AS-ISK (рис. 5).

Так к видам с высоким риском для территории Беларуси согласно AS-ISK в порядке убывания относятся *D. polymorpha*, *F. limosus* и *D. villosus* [Semenchenko, Lipinskaya, Vilizzi, 2018], что соответствует полученным данным GISS по экологическому воздействию. Среди инвазивных видов рыб согласно FISK – *Cyprinus carpio*, *C. gibelio*, *Pseudorasbora parva* [Ризевский, Винчек, 2018]. Отметим, что протокол FISK оценивает биологические особенности инвазивного вида и его способность к расширению ареала.

Sohrabi et al. [2021] провели сравнение протокола EICAT и GISS для чужеродных видов растений. Авторы приходят к выводу, что GISS является более всеобъемлющим, чем EICAT, так как этот протокол учитыва-

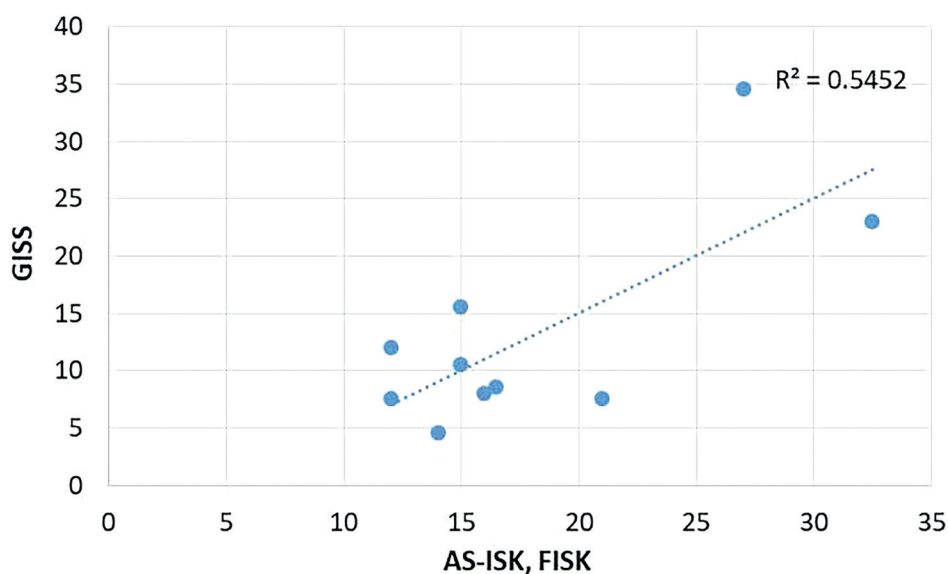


Рис. 5. Корреляционная связь между величинами воздействия согласно AS-ISK, FISK и GISS.

ет социально-экономические последствия от чужеродных видов, но, в целом, классификации, использующие эти два протокола, относительно сходны.

Многие протоколы не содержат информацию о степени уверенности эксперта в ответе на вопросы, или у эксперта может быть уровень неопределённости в отношении интерпретации информации в ответе на вопрос [Roy et al., 2018]. Результаты об уровне уверенности ответов для тестируемых видов показывают, что для некоторых из них (*C. gibelio*, *L. naticoides*) требуются специальные исследования для определения уровня их воздействия или учёт мнений большего количества экспертов, когда суммарные величины воздействия существенно различаются между экспертами (*F. limosus*).

### Благодарности

Авторы выражают признательность научным сотрудникам НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам В.В. Вежновцу и М.Д. Морозу за оказанную помощь в сборе полевого материала, а также анонимным рецензентам за их комментарии и предложения по улучшению текста статьи.

### Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке отраслевой научно-технической программы «Интродукция и инвазии» НАН Беларуси, проект №20220094.

### 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

Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Рос. журнал биол. инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.  
Ризевский В.К., Винцек Е.В. Оценка потенциальной инвазивности чужеродных видов рыб Беларуси с помощью протокола FISK // Вес. Нац. акад. наук

Беларусі. Сер. біял. навук. 2018. Т. 63. № 1. С. 83–91.  
Alekhnovich A., Buřić M. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Orconectes limosus* // From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS // (www.nobanis.org). 20.03.2017.  
Boonman-Berson S., Turnhout E., Van Tatenhove JP.-M. Invasive species: The categorization of wildlife in science, policy, and wildlife management // Land Use Policy. 2014. Vol. 38. P. 204–212.  
Branquart E., Brundu G., Buholzer S. et al. A prioritization process for invasive alien plant species incorporating the requirements of EU Regulation no. 1143/2014 // OEPP/EPPO Bulletin. 2016. Vol. 46. No. 3. P. 603–617.  
Carboneras C., Genovesi P., Vilà M. et al. A prioritised list of invasive alien species to assist the effective implementation of EU legislation // Journal of Applied Ecology. 2017. Vol. 55. P. 539–547.  
CBD, 2019. Ad hoc technical expert group on invasive alien species. / Report of the ad hoc technical expert group on invasive alien species background. CBD/IAS/AHTEG/2019/1/3. Montreal, Canada, 2–4 December 2019 // (<https://www.cbd.int/doc/c/8762/bb5b/050f-2c6e5031b9914618f366/ias-ahteg-2019-01-03-en.pdf>).  
Dick J.T.A., Laverty C., Lennon J.J. et al. Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species // J. Appl. Ecol. 2017. Vol. 54. No. 4. P. 1259–1267.  
D'hondt B., Vanderhoeven S., Roelandt S. et al. *Harmonia+* and *Pandora+*: Risk screening tools for potentially invasive plants, animals and their pathogens // Biol. Invasions. 2015. Vol. 17. P. 1869–1883. doi:10.1007/s10530-015-0843-1.  
EICAT (Environmental Impact Classification for Alien Taxa) (CBD/SBSTTA/24/3/Add.2 5 February 2021).  
Eschke J.M., Bacher S., Blackburn T.M. et al. Defining the Impact of Non-Native Species // Conservation Biology. 2014. Vol. 28. No. 5. P. 1188–1194.  
González-Moreno P., Lazzaro L., Vilà M. et al. Consistency of impact assessment protocols for non-native species // NeoBiota. 2019. Vol. 44. P. 1–25.  
Heger T., Saul W.C., Trepl L. What biological invasions 'are' is a matter of perspective // Journal for Nature Conservation. 2013. Vol. 21. P. 93–96.  
Kumschick S., Bacher S., Dawson W. et al. A conceptual framework for prioritization of invasive alien species for management according to their impact // NeoBiota. 2012. Vol. 15. P. 69–100.  
Nentwig W., Bacher S., Pyšek P., Vilà M., Kumschick S. The Generic Impact Scoring System (GISS): a standardized tool to quantify the impacts of alien species // Environmental Monitoring and Assessment. 2016. Vol. 188. No. 5. <http://doi.org/10.1007/s10661-016-5321-4>  
Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M. et al. Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders // J. Biological Invasions. 1999. Vol. 1. P. 3–19.  
Ricciardi A., Hoopes M.F., Marchetti M.P., Lockwood J.L. Progress toward understanding the ecological impacts of



- non-native species // Ecological Monographs. 2013. Vol. 83. No. 3. P. 263–282.
- Roy H.E., Peyton J., Aldridge D.C. et al. Horizon scanning for invasive alien species with the potential to threaten biodiversity in Great Britain // Global change biology. 2014. Vol. 20. No. 12. P. 3859–3871.
- Roy H.E., Rabitsch W., Scalera R. et al. Developing a framework of minimum standards for the risk assessment of alien species // Journal of Applied Ecology. 2018. Vol. 55. No. 2. P. 526–538.
- Semenchenko V., Lipinskaya T., Vilizzi L. Risk screening of non-native macroinvertebrates in the major rivers and associated basins of Belarus using the Aquatic Species Invasiveness Screening Kit // Management of Biological Invasions. 2018. Vol. 9. No. 2. P. 127–136.
- Šidagytė E., Solovjova S., Šniaukštaitė V. et al. The killer shrimp *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) invades Lithuanian waters, South-Eastern Baltic Sea // Oceanologia. 2017. Vol. 59. No. 1. P. 85–91.
- Sohrabi S., Pyšek P., Foxcroft L.C., Gherekhloo J. Quantifying the potential impact of alien plants of Iran using the Generic Impact Scoring System (GISS) and Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) // Biological Invasions. 2021. Vol. 23. P. 2435–2449.
- Srėbalienė G., Olenin S., Minchin D., Narščius A. A comparison of impact and risk assessment methods based on the IMO Guidelines and EU invasive alien species risk assessment frameworks // PeerJ 7: e6965. 2019. Mode of access: <http://doi.org/10.7717/peerj.6965>. Date of access: 10.06.2019.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P. et al. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European cross-taxa assessment // Frontiers in Ecology and the Environment. 2010. Vol. 8. P. 135–144.

## RANKING OF INVASIVE AQUATIC SPECIES OF BELARUS WITH REGARD TO THEIR IMPACTS ON THE BASIS OF GISS (GENERIC IMPACT SCORING SYSTEM)

© 2023 Vitaliy Semenchenko\*, Tatsiana Lipinskaya\*\*, Viktor Rizevski\*\*\*, Anatoly Alekhnovich\*\*\*\*

Scientific and Practical Centre for Bioresources of the NAS, Belarus, Minsk, 220072, Belarus  
e-mail: \*semenchenko57@mail.ru, \*\*tatsiana.lipinskaya@gmail.com, \*\*\*rvk869@mail.ru, \*\*\*\*alekhnovichav@gmail.com

Comparative analysis of invasive aquatic animal impact was done on the basis of GISS (Generic Impact Scoring System). Species ranking according to their resultant ecologic and economic effect showed the maximal values for *F. limosus* and *C. gibelio*. *Dreissena polymorpha* was also characterized by a high invasive threat, while the score estimates for invasive fish species were relatively low.

The analysis of the confidence level in expert conclusions for tested species was carried out, and the species, for which the results obtained were significantly different among experts, were indicated.

**Key words:** invasive species, aquatic invertebrates, fish

# УРОВЕНЬ НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ИММУННЫХ КОМПЛЕКСОВ И ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 Соколова А.С.\*, Микряков В.Р., Микряков Д.В.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 пос. Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия  
e-mail: \*Aleksandrasokol@rambler.ru

Поступила в редакцию 04.06.2022. После доработки 20.01.2023. Принята к публикации 10.02.2023

Проведено исследование содержания неспецифических иммунных комплексов и интенсивности окислительных процессов в тканях двустворчатых моллюсков-вселенцев *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis* и *Corbicula fluminea* Горьковского водохранилища. При сравнительном анализе установлены отличия количественных показателей иммунных комплексов и малонового диальдегида между *C. fluminea* и дрейссенидами. Выявленные межвидовые различия, по-видимому, связаны как с отличительными особенностями образа жизни и морфо-физиологических параметров, так и с адаптационными возможностями организма, связанными с эффективностью работы иммунной и антиоксидантной систем.

**Ключевые слова:** двустворчатые моллюски, виды-вселенцы, иммунные комплексы, перекисное окисление липидов, антиоксидантная активность, Горьковское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-146-152

## Введение

Проблема биологических инвазий чужеродных видов стала актуальной для человечества во второй половине XX в. Строительство каналов, хозяйственная деятельность по деформации природных экосистем, увеличенный объём перевозок грузов, непреднамеренная интродукция привели к гигантскому росту числа случаев расширения видами своих естественных ареалов [Дгебуадзе, 2003].

Горьковское водохранилище (вдхр.) на р. Волге, часть Волжско-Камского каскада, создано в 1955–1957 гг. плотиной Горьковского гидроузла. В Горьковском вдхр. обитают более 50 видов рыб и 400 водных беспозвоночных, из которых 60 видов относятся к типу Mollusca [Экологические проблемы..., 2001]. Значительную роль в экосистеме водохранилища играют два вида двустворчатых моллюсков: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). Это активные биофильтраторы, которые при массовом заселении водоёма за короткое время могут профильтровать весь объём воды, что приводит

к увеличению прозрачности и изменению условий среды обитания [Strayer et al., 1999; Vanni, 2002; Newell, 2004]. Оба вида относятся к моллюскам-вселенцам. *D. polymorpha* впервые был зафиксирован в Горьковском вдхр. в 1964 г. [Скальская, 2000]. *D. bugensis* в водоёмах Средней и Нижней Волги впервые найден в 1980-х гг., а в водоёмах Верхней Волги в 1996 г. [Орлова, Щербина, 2003]. *D. polymorpha*, в основном, обитает на мелководьях, тогда как *D. bugensis* чаще встречается в более глубоких местах обитания [Neumann, Jenner, 1992]. Дрейссениды способны существовать в достаточно широком диапазоне температур, при температуре 15 °C начинается нерест, а при 10 °C прекращается рост и развитие моллюсков [Алимов, 1981; Львова, Макарова, 1994]. При этом верхняя температурная граница для *D. polymorpha* составляет 32 °C [Ляхнович и др., 1994], а для *D. bugensis* – 25 °C [Farr, Payne, 2010]. По отношению к растворённому кислороду *D. polymorpha* более оксифильна, чем *D. bugensis*, критическое насыщение кислородом воды, при котором

дрейссениды переходят на анаэробное дыхание, составляет 25%, или 2.35 мг/л при температуре 20 °С [Karatajev et al., 2005]. Их расселение в пресные водоёмы лимитируется содержанием ионов кальция в воде, концентрация которых менее 0.35 ммоль/л (14 мг/л) губительна для моллюсков [Мартемьянов, 2017].

Азиатский пресноводный моллюск *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) за последние годы значительно расширил ареал по всему миру. Нативный диапазон данного вида – Центральная Азия, север Африки и северо-восточная часть Кавказа [Sousa et al., 2008]. Распределение моллюска ограничено низкими температурами [Crespo et al., 2015; Gama et al., 2016]. Начало роста и развития у *C. fluminea* происходит так же, как и у *Dreissenidae*, при температуре воды 10–11 °С, нерестится только при 13–16 °С, а верхний лимит обитания – выше 37 °С [Karatajev et al., 2005]. В 2015 г. в Горьковском вдхр. был обнаружен один ювенильный экземпляр этого вида [Perova et al., 2017], а в 2017 г. отловлены взрослые особи [Пряничникова и др., 2019]. Данный вид был обнаружен в каналах водоёма-охладителя Костромской ГРЭС, где вода подогревается и в зимний период до 20 °С. Данные условия схожи с основным ареалом моллюска, где температура воды в водоёмах колеблется от 6 до 28 °С [Stites et al., 1995]. Стремительное распространение данного вида связано с его биологическими характеристиками: быстрый рост, ранняя половая зрелость, высокая плодовитость и физиологическая толерантность, разнообразие стратегий размножения. При массовом заселении водоёма за счёт высокой скорости фильтрации и ограничения планктонной пищи *C. fluminea* способен заместить или сократить доступные места обитания других донных видов моллюсков [Karatajev et al., 2005].

Успешное расширение своих естественных ареалов вселенцами, вероятно, связано не только со скоростью роста, ранней половой зрелостью и высокой плодовитостью, но и устойчивостью организма к различным воздействиям. Однако информации об участии внутренних систем организма вселенцев в обеспечении приспособления к новой среде

обитания практически нет. Одни из важнейших регуляторов гомеостаза внутренней среды – иммунная и антиоксидантная системы. Хорошо развитые механизмы врождённого иммунитета у моллюсков позволяют своевременно обнаружить и нейтрализовать чужеродные тела. При попадании чужеродного антигена в организм различные гуморальные факторы, такие как агглютинины, лизины, бактериоцитидины, компоненты профенилоксидазной системы и лимфокиноподобные факторы и другие опсонизируют его. Далее фагоцитирующие клетки гемолимфы с помощью лизинов и гемолизинов уничтожают антиген [Галактионов, 1995]. Прооксидант-антиоксидантная система поддерживает динамическое равновесие окислительно-восстановительного баланса и регулирует метаболические процессы в организме. При воздействии стресс-факторов происходит активация окислительных процессов, которая связана с избыточным накоплением активных форм кислорода (АФК). Избыток АФК (супероксидный и гидроксильный радикалы, синглетный кислород, пероксиды и многие другие соединения) становится причиной активации перекисного окисления липидов, инактивации структур антиокислительной защиты и нарушения динамического равновесия в системе прооксидант – антиоксидант в сторону образования оксидантов. Согласно существующим представлениям, антиокислительная защита осуществляется антиоксидантной системой клеток и тканей (антиоксидантными ферментами: супероксиддисмутазой, каталазой, глутатионпероксидазой, глутатион – s-трансферазой) и низкомолекулярными антиоксидантными соединениями ( $\alpha$ -токоферолом, восстановленным глутатионом, фенольной формой коэнзима Q10,  $\beta$ -каротином, аскорбиновой кислотой и др.) [Viarengo et al., 1988; Winston, 1991; Меньшикова и др., 2008; Скулачёв, 2009; Черноморские моллюски..., 2014; Экотоксикологические исследования..., 2016].

Цель работы – сравнительная оценка содержания неспецифических иммунных комплексов и уровня окислительных процессов в тканях двустворчатых моллюсков-вселенцев Горьковского вдхр.

## Материалы и методы исследования

Материалом для исследования послужили половозрелые особи *D. polymorpha* (138 шт.), *D. bugensis* (100 шт.) и *C. fluminea* (10 шт.), отловленные в ходе комплексной гидробиологической экспедиции (август 2018 г.) на научно-исследовательском судне «Академик Топчиев» ИБВВ РАН. Моллюсков отбирали на участке Горьковского вдхр., в месте впадения канала Костромской ГРЭС (57°48.010' с. ш.; 41°12.704' в. д.). Температура воды составляла 20–21 °С. Моллюсков отлавливали с лодки при помощи драги. После вылова мягкие ткани отделяли от раковины и сразу замораживали в морозильной камере при температуре –18 °С. В лабораторных условиях непосредственно перед анализом пробы размораживали при комнатной температуре. В лабораторных условиях для дальнейших исследований из тканей готовили суммарные гомогенаты от 3–15 моллюсков одного вида и размера (15–20 мм) на 0.6%-м физрастворе в соотношении 1 : 6 (масса к объёму).

В гомогенатах исследовали содержание неспецифических иммунных комплексов (ИК), продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) и уровень антиокислительной активности (ОАА). Выбор данных показателей обусловлен тем, что они отражают реакцию гидробионтов на заражение паразитами, антропогенное загрязнение и изменение качества среды обитания [Будняк и др., 2007; Гостюхина, Головина, 2011; Довженко и др., 2014; Silkina et al., 2019].

Содержание ИК устанавливали на спектрофотометре при длине волны 450 нм методом селективной преципитации с 4%-ным полиэтиленгликолем молекулярной массой 6000 [Гриневич, Алфёров, 1981].

Об интенсивности ПОЛ судили по накоплению малонового диальдегида (МДА) – одного из конечных продуктов перекисного окисления. Концентрацию МДА определяли по количеству продуктов ПОЛ, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой и дающих с ней окрашенный комплекс. Интенсивность окрашивания оценивали спектрофотометрически по изменению максимума поглощения при длине волны 535 нм. Содержание МДА вы-

числяли с учётом коэффициента молярной экстинкции ( $1.56 \times 10^5 M^{-1} \text{ см}^{-1}$ ) и выражали в наномолях на 1 г ткани [Андреева и др., 1988].

ОАА оценивали по кинетике окисления субстрата восстановленной формы 2,6-дихлорфенолиндофенола кислородом воздуха по общепринятой методике, адаптированной для моллюсков. Сущность метода заключается в том, что чем выше скорость окисления субстрата в присутствии биологического материала, тем ниже содержание антиоксидантов в тканях. Константу ингибирования окисления субстрата (КОС), являющуюся показателем антиокислительной активности ткани, определяли относительно контроля по формуле:  $K_i = K_{\text{кон}} - K_{\text{оп}} / C$ , где  $K_{\text{кон}}$  и  $K_{\text{оп}}$  – константы скорости окисления субстрата соответственно в контроле и в опыте;  $C$  – концентрация гомогената в кювете [Семенов, Ярош, 1985].

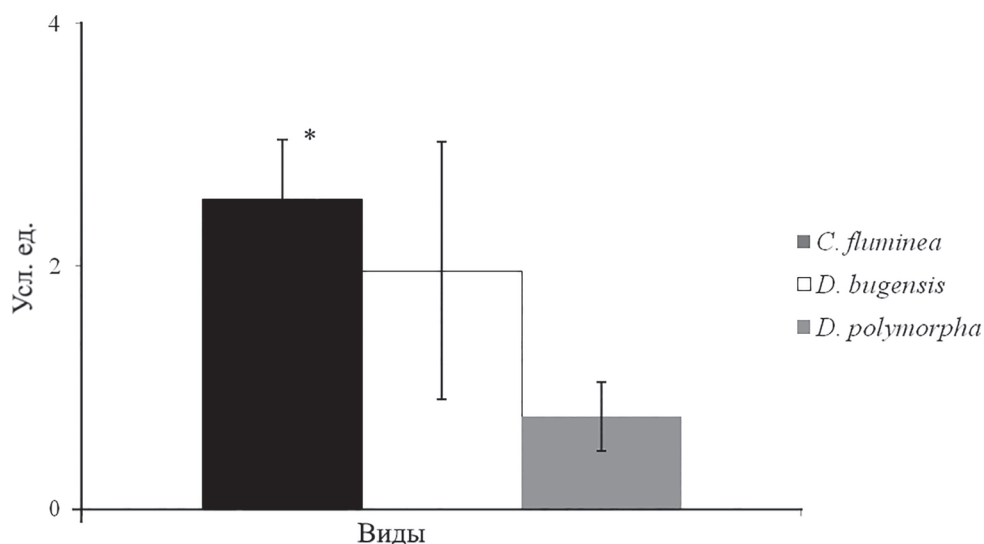
Статистическая и графическая обработка данных проведена с помощью прикладных программ Microsoft Office Excel 2003, Statistica 6.0. Для выявления видовых различий применяли непараметрический критерий U Манна – Уитни.

## Результаты и обсуждения

Анализ полученных результатов показал, что количественные характеристики ИК у *C. fluminea* превышали аналогичный показатель *D. bugensis* и *D. polymorpha* (рис. 1).

Известно, что образование ИК – комплексов антиген-антитело – составная часть нормального иммунного ответа, направленного на удаление из организма генетически чужеродных агентов. Они играют важную роль в процессах регуляции иммунных реакций, элиминации ксенобиотиков из организма и в поддержании гомеостаза. Избыточное образование ИК, как правило, происходит при насыщении организма чужеродными телами, в том числе аутоантигенами, поллютантами и инфекционными агентами вследствие снижения клиринговой функции клеток фагоцитарной системы [Ройт и др., 2000; Койко и др., 2008]. Высокий показатель ИК в экстрактах тканей *C. fluminea* свидетельствует о



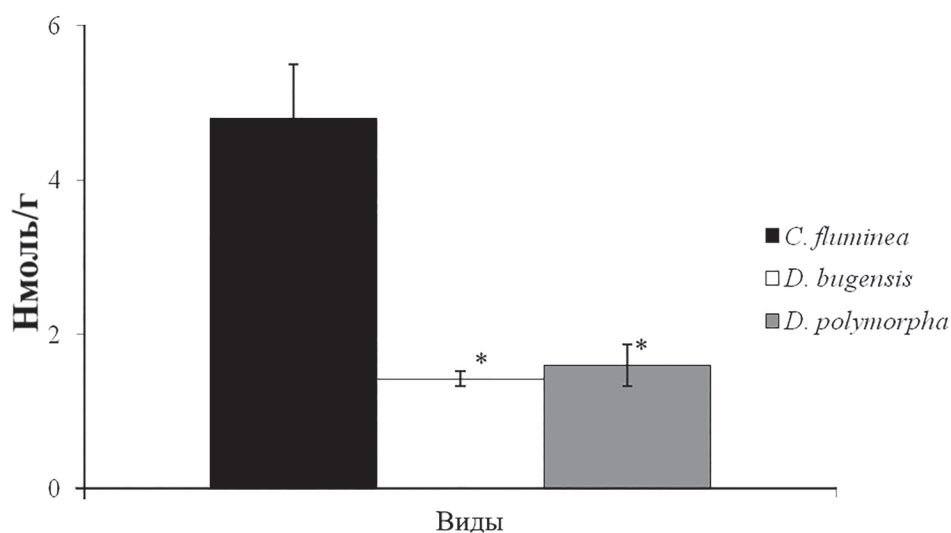


**Рис 1.** Уровень неспецифических иммунных комплексов. «\*» – достоверно относительно *D. polymorpha* при  $p \leq 0.05$ . Здесь и далее: полосы погрешности на гистограммах отражают ошибку среднего  $M \pm m$ .

накоплении этих комплексов в организме, что приводит к нарушению механизмов элиминации. Вероятно, в процессе приспособления к новой среде обитания в организм поступает значительное количество новых для *C. fluminea* чужеродных тел, на которые активно реагирует иммунная система. В организме *D. polymorpha* уровень образования ИК значимо ниже, чем у *C. fluminea*. По-видимому, отличия в уровне ИК у исследуемых видов, связаны с эффективностью работы механизмов иммунной защиты, от которых зависит успешное освоение вселенцами новых ареалов.

Сходный характер различий зафиксирован при исследовании показателей прооксидант-антиоксидантной системы. У *C. fluminea* уровень МДА и величина КОС выше, чем у дрейссенид (рис. 2, 3).

Однако значимые различия между моллюсками зафиксированы только по содержанию МДА. Образование МДА происходит в результате свободно-радикального окисления полиненасыщенных жирных кислот фосфолипидов клеточных мембран АФК. Следует отметить, что в стационарных условиях во всех клетках живого организма в небольших количествах постоянно образуются свобод-



**Рис. 2.** Содержание малонового диальдегида («\*» – достоверно относительно *C. fluminea* при  $p \leq 0.05$ .)

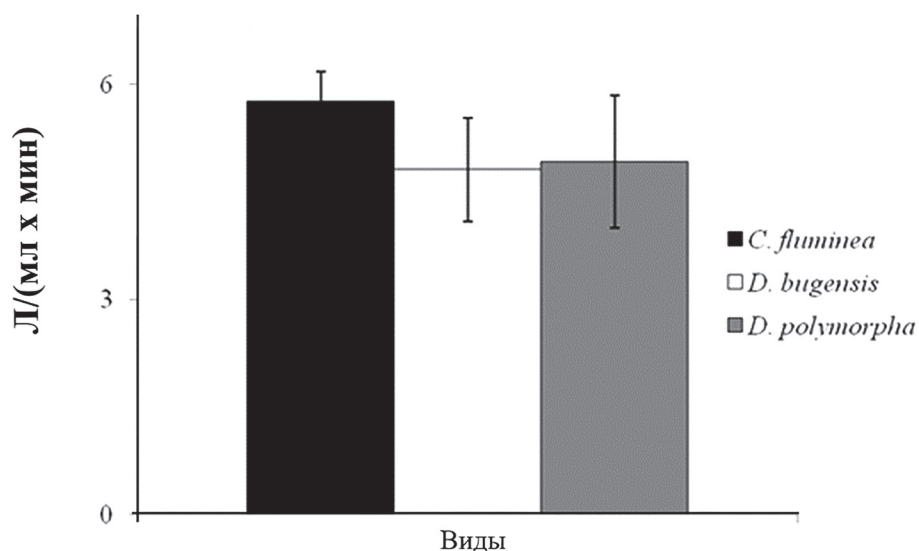


Рис. 3. Уровень антиокислительной активности.

ные радикалы или АФК, которые участвуют в процессах клеточного метаболизма. В настоящее время исследование содержания МДА в тканях моллюсков широко используется в качестве биомаркеров в экологических и экотоксикологических исследованиях для оценки качества условий среды обитания и характера реагирования на токсиканты [Будняк и др., 2007; Гостюхина, Головина, 2011; Довженко и др., 2014; Черноморские моллюски..., 2014; Экотоксикологические исследования..., 2016; Климова, Чуйко, 2017; Klimova et al., 2020].

При воздействии негативных стресс-факторов происходит активация процессов окислительного стресса, которая связана с избыточным накоплением АФК, и как следствие нарушение динамического равновесия окислительно-восстановительного баланса (или редокс-потенциала), обеспечиваемое прооксидант-антиоксидантной системой. Негативное влияние АФК на клетки нейтрализуется ферментными и неферментными антиоксидантами, об уровне содержания которых судили по величине КОС. Высокое содержание МДА в тканях *C. fluminea*, вероятно, связано со стрессовым состоянием организма, возникающим в процессе освоения нового места обитания. Однако незначительные отличия показателя КОС между *C. fluminea* и дрейсенидами свидетельствуют об эффективной работе антиоксидантной системы у всех ис-

следуемых видов вселенцев, что, возможно, способствует успешному освоению новых акваторий.

Зафиксированное отличие некоторых исследуемых показателей в организме *C. fluminea*, вероятно, связано с процессами адаптации к новым условиям среды обитания: гидрологическим характеристикам, температурному режиму, количественному и качественному разнообразию планктонной пищи, содержанию микроэлементов и кислорода в воде и т. д.

### Заключение

Проведенное исследование показало отличия показателей ИК, МДА и КОС между *C. fluminea* и дрейсенидами. Выявленные различия, вероятно, связаны как с межвидовыми отличиями образа жизни, питания, физиологии, так и с уровнем адаптации к условиям обитания. Это выражается в скорости нейтрализации антигенов с помощью механизмов иммунной системы и интенсивности окислительных процессов в организме *C. fluminea*.

### Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН: в. н. с. Карабанову Д.П., н. с. Павлову Д.Д., н. с. Сабитовой Р.З. за помощь в отборе проб.

## Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 121050500046-8).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Андреева Л.И., Кожемякин Н.А., Кишкун А.А. Модификация методов определения перекисей липидов в тесте с тиобарбитуровой кислотой // Лабораторное дело. 1988. № 11. С. 41–43.
- Будняк А.К., Захариева З.Е., Сорокин А.В. Петров С.А. Состояние окислительно-восстановительной системы в органах Черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* в присутствии солей цинка и меди в среде обитания // Вестник ОНУ. 2007. Т. 12. № 5. С. 19–24.
- Галактионов В.Г. Очерки эволюционной иммунологии. М.: Наука, 1995. С. 256.
- Гостюхина О.Л., Головина И.В. Состояние антиоксидантного комплекса и перекисного окисления липидов в тканях мидии из Севастопольских бухт в ранневесенний период // Экологическая химия. 2011. № 20 (4). С. 211–217.
- Гриневиц Ю.А., Алфёров А.Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лабораторное дело. 1981. № 8. С. 493–496.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // В сб.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Мат. российско-американского симпозиума / Под. ред. Д.С. Павлова, Ю.Ю. Дгебуадзе, Л.Г. Корневой, Ю.В. Слынько. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003 г. С. 26–34.
- Довженко Н.В., Бельчева Н.Н., Челомин В.П. Реакция антиоксидантной системы мидии Грея *Mytilus grayanus* как индикатор загрязнения прибрежных акваторий (залив Петра Великого в Японском море) // Вестник МГОУ. Сер. естественные науки. 2014. № 4. С. 57–66.
- Климова Я.С., Чуйко Г.М. Показатели системы антиоксидантной защиты у двустворчатых пресноводных моллюсков *D. polymorpha* (Pallas) из участков Рыбинского водохранилища с различной степенью антропогенного загрязнения // Вода: химия и экология. 2017. № 5 (107). С. 38–43.
- Койко Р., Саншайн Д., Бенджамини Э. Иммунология: Учебное пособие. М.: Академия, 2008. 368 с.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Гаметогенез, репродуктивный цикл // В кн.: Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 138–149.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарева В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигин Ю.В., Протасов А.А., Тишиков Г.М. Условия обитания // В кн.: Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 109–119.
- Мартемьянов В.И. Современные представления о механизмах транспорта ионов натрия пресноводными гидробионтами из внешней среды // Биологические мембраны. 2017. Т. 34. № 2. С. 79–90.
- Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К., Ланкин В.З., Бондарь И.А., Труфакин В.А. Окислительный стресс: патологические состояния и заболевания. Новосибирск: АРТА, 2008. 284 с.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие пути распространения // В сб.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Мат. российско-американского симпозиума / Под. ред. Д.С. Павлова, Ю.Ю. Дгебуадзе, Л.Г. Корневой, Ю.В. Слынько. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003 г. С. 152–154.
- Пряничникова Е.Г., Ворошилова И.С., Сабитова Р.З. Вселение *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) (*Mollusca*: *Bivalvia*: *Corbiculidae*) в бассейн Волги // Биология внутренних вод. 2019. № 2. С. 95–98.
- Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. Иммунология. М.: Мир, 2000. 592 с.
- Семенов В.Л., Ярош А.М. Метод определения антиоксидантной активности биологического материала // Украинский биохимический журнал. 1985. Т. 57. № 3. С. 50–51.
- Скальская И.А. Дрейссена (*Dreissena Polymorpha* (Pall.)) Верхней Волги: расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности // Биология внутренних вод. 2000. № 3. С. 68–78.
- Скулачёв В.П. Новые сведения о биохимическом механизме запрограммированного старения организма и антиоксидантной защите митохондрий // Биохимия. 2009. Т. 74. № 12. С. 1718–1721.
- Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии / Под ред. Г.Е. Шульмана, А.А. Солдатова. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. 323 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Экотоксикологические исследования прибрежной черноморской ихтиофауны в районе Севастополя / Руднева И.И. М.: ГЕОС, 2016. 360 с.
- Crespo D., Dolbeth M., Leston S., Sousa R., Pardal M.A. Distribution of *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) in the invaded range: a geographic approach with notes on species traits variability // Biological Invasions. 2015. Vol. 17. No. 7. P. 2087–2101.

- Farr M.D., Payne B.S. Environmental Habitat Conditions Associated with Freshwater *Dreissenids*. Vicksburg: Engineer research and development center vicksburg ms environmental lab, 2010. 32 p.
- Gama M., Crespo D., Dolbeth M., Anastacio P. Predicting global habitat suitability for *Corbicula fluminea* using species distribution models: the importance of different environmental datasets // Ecological Modelling. 2016. Vol. 319. P. 163–169.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems. Dordrecht: Springer, 2005. P. 239–262.
- Klimova Y.S., Chuiko G.M., Pesnya D.S., Ivanova E.S. Biomarkers of oxidative stress in freshwater Bivalve mollusks (review) // Inland Water Biology. 2020. Vol. 13. No. 4. P. 674 – 683.
- Neumann D., Jenner H.A. The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. Stuttgart, Jena, New York, 1992. 262 p.
- Newell R.I.E. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review // Journal of Shellfish Research. 2004. Vol. 23. P. 51–61.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhigareva N. N. Invasive species in the makrozoobenthos of the Volga reservoirs // Invasion of alien species in Holarctic. The V International Symposium / Ed. Yu. Yu. Dgebuadze. Филигрань, 2017. P. 88.
- Silkina N.I., Mikryakov D.V., Mikryakov V.R., Sokolova A.S. Influence of anthropogenic contamination on the content of Immune complexes and lipids and on the oxidative processes in *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Hydrobiological Journal. 2019. Vol. 55. No. 3. 53–58 p.
- Sousa R., Antunes R.C., Guilhermino L. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview // Annales De Limnologie International Journal of Limnology. 2008. Vol. 44. P. 85–94.
- Stites D.L., Benke A.C., Gillespie D.M. Population dynamics, growth, and production of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a Blackwater River // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1995. Vol. 52. P. 425–437.
- Strayer D.L., Caraco N.F., Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves – A case study of zebra mussels in the Hudson River // BioScience. 1999. Vol. 49. P. 19–28.
- Vanni M.J. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2002. Vol. 33. P. 341–370.
- Viarengo A., Pertica M., Canesi I., Biasi F., Cecchini G., Orunesu M. Effects of heavy metals on lipid peroxidation in mussel tissues // Marina Environmental Research. 1988. Vol. 24. No. 1–4. P. 354–358.
- Winston G.W. Oxidants and antioxidants in aquatic animals // Comparative Biochemistry Physiology. 1991. Vol. 100. No. 1–2. P. 173–176.

## THE LEVEL OF NONSPECIFIC IMMUNE COMPLEXES AND OXIDATIVE PROCESSES IN THE TISSUES OF BIVALVE MOLLUSKS-INVADERS OF THE GORKY RESERVOIR

© 2023 Sokolova A.S.\*, Mikryakov V.R., Mikryakov D.V.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,  
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl Region, 152742, Russia  
e-mail: \*Aleksandrasokol@rambler.ru

The content of nonspecific immune complexes and the intensity of oxidative processes in the tissues of invasive bivalve molluscs *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, and *Corbicula fluminea* of the Gorky Reservoir were studied. Comparative analysis revealed differences in the quantitative parameters of immune complexes and malondialdehyde between *C. fluminea* and Dreissenidae. The identified interspecies differences seem to be associated both with the distinctive features of the lifestyle and morphological and physiological parameters, and with the adaptive capabilities of the body associated with the efficiency of the immune and antioxidant systems.

**Key words:** bivalve mollusks, invaders, immune complexes, lipid peroxidation, antioxidant activity, Gorky reservoir.



## МОНИТОРИНГ ФИТОСАНИТАРНОГО СТАТУСА КОЛЮЧЕСЕМЯННИКА КОРОТКОЩЕТИНИСТОГО В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

© 2023 Сухолозова Е.А.<sup>a, \*</sup>, Орлова Ю.В.<sup>b, \*\*</sup>, Кулакова Ю.Ю.<sup>b, \*\*\*</sup>,  
Кулаков В.Г.<sup>b, \*\*\*\*</sup>, Хорина Н.А.<sup>c, \*\*\*\*\*</sup>, Языкова Г.И.<sup>c, \*\*\*\*\*</sup>,  
Сухолозов Е.А.<sup>d, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Пензенский филиал ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений»  
г. Пенза, 440014, Россия;

<sup>b</sup> ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений, Быково, Московская обл., 140150, Россия;

<sup>c</sup> Приморский филиал ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений»,  
г. Владивосток, 690014, Россия;

<sup>d</sup> Управление Россельхознадзора по Республике Мордовия и Пензенской области,  
г. Пенза, 440014, Россия;

e-mail: \*E\_kobozeva@mail.ru, \*\*orl-jul@mail.ru, \*\*\*thymus73@mail.ru, \*\*\*\*vitaliyk2575@mail.ru,  
\*\*\*\*\*markovka-@mail.ru, \*\*\*\*\*yazykova.g@mail.ru, \*\*\*\*\*e.sukholozov@mail.ru

Поступила в редакцию 24.01.2022. После доработки 13.02.2023. Принята к публикации 23.02.2023

В статье приведены данные проведённого в 2020–2021 гг. мониторинга опасного южноамериканского сорного вида *Acanthospermum hispidum* DC. на территории Приморского края. Обследованы территории первоначального выявления вида на Дальнем Востоке, пункты его вероятной случайной интродукции с импортируемой подкарантинной продукцией, посевы сельскохозяйственных культур с повышенным риском натурализации вида, рудеральные сообщества. Проанализированы региональные и общероссийские флористические списки за последние 30 лет, данные по засорённости посевов. В результате проделанной работы установлен статус вида как отсутствующий на территории РФ. Однако, сохраняется большая вероятность повторного проникновения плодов колючесемянника короткощетиного с импортируемой сельскохозяйственной продукцией из стран широкого распространения вида и его успешной натурализации в подходящих условиях.

**Ключевые слова:** *Acanthospermum hispidum*, колючесемянник короткощетиный, непреднамеренная интродукция, Приморский край, фитосанитарный статус, мониторинг вида.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-153-165

### Введение

В 1980 г. на территории Приморского края был впервые обнаружен колючесемянник короткощетиный (*Acanthospermum hispidum* DC.) – тропический и субтропический сорный однолетник семейства Asteraceae. Это крупное (до 130 см) сильно ветвящееся растение с обильно опушённым побегом и колючими семянками, хорошо цепляющимися за шерсть животных и одежду, произрастает на пастбищах и других открытых пространствах, занимает рудеральные местообитания (дорожные обочины, пустыри, насыпи и т. п.), поля. Вид засоряет посевы таких важнейших культурных растений, как соя, подсолнечник, кукуруза, рис, хлопок, фасоль, арахис, са-

харный тростник, ананас и др., приводя при значительном обилии к существенным потерям урожая, например, арахиса – до 50% [Walker et al., 1989], сои – до 60 % [Chivinge, 1990]. Ощутимый вред растение приносит животным при попадании семянок на копыта, что вызывает хромоту и может провоцировать развитие инфекции, также при загрязнении колючими семянками снижается качество овечьей шерсти [Holm et al., 1991]. *A. hispidum* считается альтернативным хозяином для многих вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур, например, *Euschistus heros* и *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) – вредителей сои [Panizzi, Rossi, 1991; Mourão, Panizzi, 2000],

*Verticillium albo-atrum* – патогена, вызывающего увядание ряда культур [Silva, Tokeshi, 1979] и пр.

Регион-донор колючесемянника короткощетиного – Южная Америка, где он распространён повсеместно [Blake, 1921, Lorenzi, 1982]. Случайная интродукция вида произошла в начале XIX в., когда он попал в первый регион-реципиент – Северную Америку, в США (во Флориду, Джорджию, Южную Каролину, Колумбию, Делавер) [Ravenel, 1882; САВІ, 2022]. По мнению Х.В. Равенел [Ravenel, 1882], этот вид попал на Североамериканский континент с корабельными грузами, например шерстью, поставлявшейся на фабрики Огасты (Джорджия) и другой продукцией и затем распространился далее железнодорожным транспортом. К началу XX в. аналогичным путём *A. hispidum* проник в новые регионы-реципиенты: Австралию, африканские страны, Индию. К настоящему времени зарегистрирован в более чем 60 странах, во многих из которых вид успешно натурализовался [САВІ, 2022], о чём свидетельствуют в частности его находки на заповедных территориях [Asase, Oteng-Yeboah, 2007; Prakash, Balasubramanian, 2018].

Во многих странах *A. hispidum* включён в списки контролируемых видов разных уровней: Китай (вид входит в список регулируемых организмов согласно фитосанитарным требованиям к кукурузе, рису, сое, экспортируемым из РФ в КНР) [Протокол..., 2022], Узбекистан (вид включён в Перечень карантинных организмов страны (A1) [Международная..., 2022; Rosselkhoznadzor, 2022], Иран (вид включён в Перечень карантинных организмов страны (A1) [Международная..., 2022], Туркменистан (вид включён в список экономически опасных организмов Перечня вредителей, болезней растений и сорняков, имеющих карантинное значение для Туркменистана) [Соглашение..., 2022a], Йемен (весь род *Acanthospermum* Schrank включён в перечень карантинных объектов) [Руководство..., 2022], Мексика (вид включён в список карантинных объектов, регулируемых в Мексике) [Международная..., 2022].

В СССР *A. hispidum* был включён в список экономически опасных организмов «Пе-

речня вредителей, болезней растений и сорняков, имеющих карантинное значение для СССР» (1987) [Соглашение..., 2022b]. В 2017 г. по итогам проведённого анализа фитосанитарного риска и повторно в 2021 г. вид был предложен к включению в Единый перечень карантинных объектов Евразийского Экономического союза. Цель исследований – актуализация данных о фитосанитарном статусе вида на территории РФ.

## Материал и методы

Обследования полей, рудеральных местобитаний и других подкарантинных объектов проводили в 2020–2021 гг. маршрутным методом в 11 районах Приморского края (рис. 1, табл. 1).

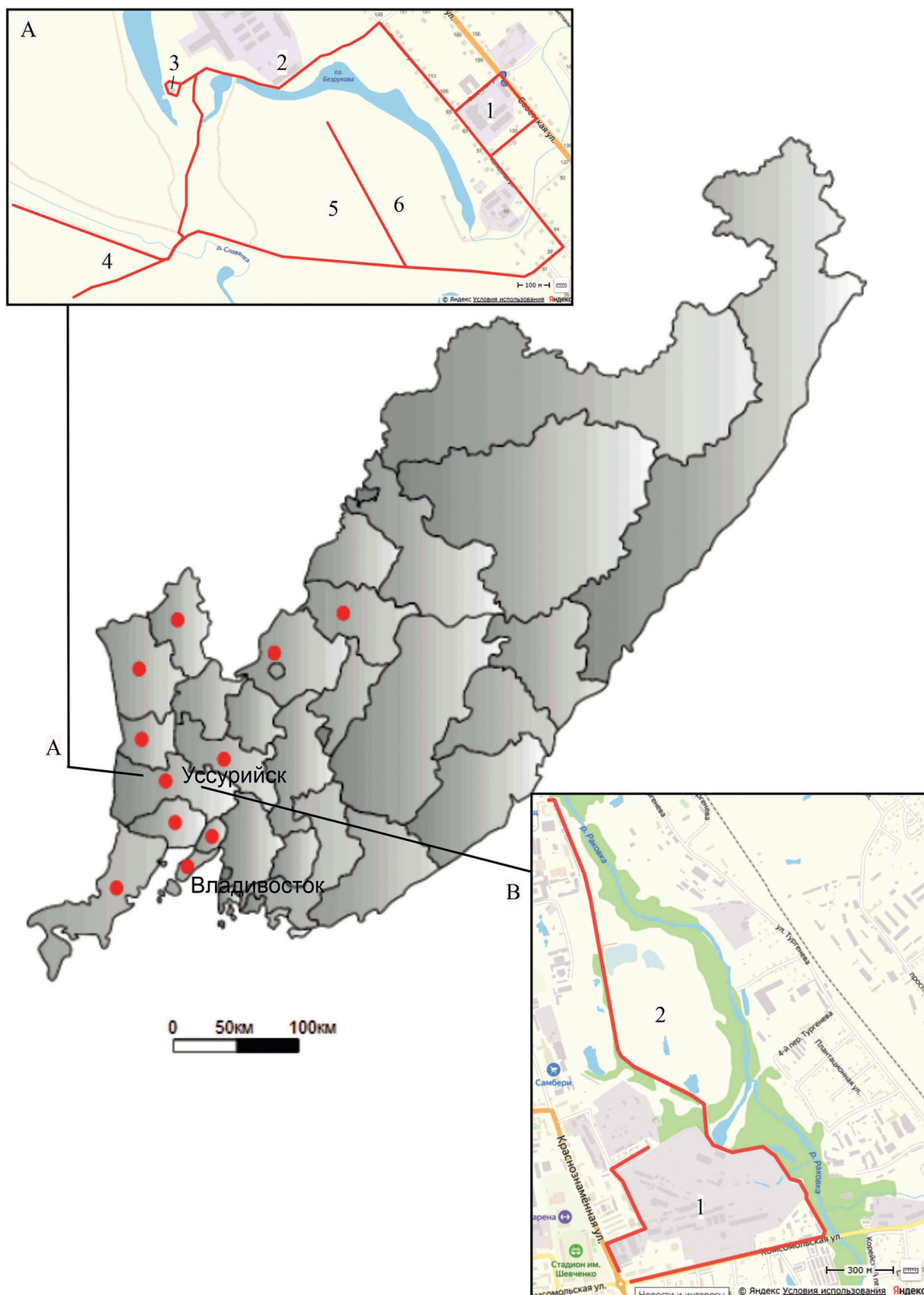
Для сравнительно-морфологического анализа плодов *A. hispidum* использовали все доступные гербарные и карпологические образцы, хранящиеся в научных фондах России: Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), г. Москва; Гербарий МГУ (MW), г. Москва; Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) (LE), г. Санкт-Петербург; Гербарий и карпологическая коллекция Приморского филиала ФГБУ «ВНИИКР», г. Владивосток (табл. 2).

В связи с тем, что число доступных карпологических образцов растений рода *Acanthospermum* было очень ограничено, для оценки различий между независимыми малыми выборками по уровню какого-либо признака, измеренного количественно, использовали U-критерий Манна – Уитни.

Макрофотосъёмку плодов проводили при помощи фотоаппарата Canon EOS 5D MkIV и стереомикроскопа Carl Zeiss SteREO Discovery.V20. В дальнейшем снимки послойно комбинировались в программе Zerene Stacker.

В статье применяются следующие термины с соответствующими определениями [Федеральный закон..., 2014–2021].

Анализ фитосанитарного риска – определение способности или неспособности объекта быть карантинным объектом, необходимости регулирования распространения карантинного объекта и (или) принятия в



**Рис. 1.** Районы, исследованные в рамках мониторинга *Acanthospermum hispidum* в Приморском крае в 2020–2021 гг. и некоторые схемы обследований подкарантинных объектов: **А.** Территория обнаружения вида в 1984 г. в с. Ново-Никольское (сейчас с. Новоникольск Уссурийского городского округа), август 2021 г.: 1. Элеватор ООО СХП «Коммунар». 2. Свинотоварная ферма. 3. Территория бывшей кормокухни свинотоварной фермы. 4. Поля сои. 5. Посадки картофеля. 6. Поле овса. **В.** Территория обнаружения вида в 1984 г. в г. Уссурийск вокруг масложирового комбината, август 2021 г.: 1. Территория масложирового комбината. 2. Территория отстойника масложирового комбината.

Таблица 1. Мониторинг *Acanthospergum hispidum* DC. в Приморском крае в 2020–2021 гг.

Год обследований	Обследованные территории	Местоположение обследованных территорий				Исследователи
		Район	Культура	Координаты		
2020	Железнодорожные пути и станции	г. Владивосток	–	43.2125° с.ш.; 131.93877° в.д.; 43.4619° с.ш.; 132.28035° в.д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
	Рудеральные сообщества	Уссурийский городской округ	–	43.20378° с. ш.; 131.93825° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
	Газоны	Газон возле карантинной лаборатории, г. Уссурийск*	–	43.842879° с. ш.; 131.936317° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
	Территория вокруг предприятий по переработке с/х продукции	г. Уссурийск, масложировой комбинат**	–	43.80777° с. ш.; 131.96829° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
	Поля с/х культур	Михайловский р-н, окрестности с. Михайловка	соя	43.88582° с. ш.; 132.04962° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
		Уссурийский городской округ, окрестности с. Степное	кукуруза	43.90384° с. ш.; 131.81679° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
		Октябрьский муниципальный округ, окрестности с. Покровка		43.95336° с. ш.; 131.71288° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
		Уссурийский городской округ, окрестности с. Дубовый Ключ.	овощи	43.65294° с. ш.; 132.14564° в. д.	Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г.	
	Территория вокруг предприятий по переработке с/х продукции	г. Уссурийск, масложировой комбинат	–	43.810472° с. ш.; 131.961184° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.	
	Территория вокруг с/х предприятий	Уссурийский городской округ, с. Новоникольск, территория вокруг свиноварной фермы***	–	43.859105° с. ш.; 131.842025° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.	
Уссурийский городской округ, с. Новоникольск, территория вокруг СХП «Коммунар»		–	43.857343° с. ш.; 131.853634° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.		
Порты	г. Владивосток. Владивостокский морской торговый порт,	–	43.099036° с. ш.; 131.868021° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.		
	г. Владивосток. Владивостокский морской рыбный порт,	–	43.099476° с. ш.; 131.884050° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.		
Поля с/х культур	Уссурийский городской округ, окрестности с. Новоникольск	соя	43.852680° с. ш.; 131.882169° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.		
		соя	43.853989° с. ш.; 131.891333° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.		
		овес	43.854447° с. ш.; 131.884206° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.		



2021	Поля с/х культур	Спасский район, окрестности с. Воскресенка	соя	44.57780° с. ш.; 132.72285° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			соя	44.58851° с. ш.; 132.72346° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			соя	44.59788° с. ш.; 132.73064° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			соя	44.606462° с. ш.; 132.749604° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			соя	44.608732° с. ш.; 132.764416° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			кукуруза	44.59938° с. ш.; 132.73257° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
		Спасский район, окрестности с. Воскресенка Пограничный район, окрестности с. Бойкое	морковь	44.577260° с. ш.; 132.724222° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			свёкла столовая	44.577580° с. ш.; 132.722962° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			картофель	44.577931° с. ш.; 132.721476° в. д. 44.577931° с. ш.; 132.721476° в. д.	Сухолозова Е.А., Сухолозов Е.А.
			кукуруза	44.3598229° с. ш.; 131.4090771° в. д.	Хорина Н.А.
			соя	44.359264° с. ш.; 131.410877° в. д.	Хорина Н.А.
		Октябрьский муниципальный округ	соя	44.3605109° с. ш.; 131.7181634° в. д.	Хорина Н.А.
			кукуруза	44.1240176° с. ш.; 131.7072674° в. д.	Хорина Н.А.
			кукуруза	44.1006575° с. ш.; 131.7305857° в. д.	Хорина Н.А.
			кукуруза	44.0099907° с. ш.; 131.7667591° в. д.	Хорина Н.А.
			кукуруза	43.9773886° с. ш.; 132.1975198° в. д.	Хорина Н.А.
		Михайловский район, окрестности с. Осиновка	кукуруза	43.983103° с. ш.; 132.1713859° в. д.	Хорина Н.А.
соя	43.9773886° с. ш.; 132.1975198° в. д.		Хорина Н.А.		

Таблица 1. Окончание

2021	Поля с/х культур	Кировский район, окрестности с. Крыловка	соя	44.944822° с. ш.; 133.703062° в. д.	Хорина Н.А.
			соя	44.930714° с. ш.; 133.708956° в. д.	Хорина Н.А.
			соя	44.916259° с. ш.; 133.706526° в. д.	Хорина Н.А.
			соя	44.929645° с. ш.; 133.651064° в. д.	Хорина Н.А.
			соя	44.901289° с. ш.; 133.758890° в. д.	Хорина Н.А.
	Личные подсобные хозяйства (ЛПХ)	г. Артём, окрестности	подсолнечник	44.909891° с. ш.; 133.758074° в. д.	Хорина Н.А.
			подсолнечник	44.938599° с. ш.; 133.657921° в. д.	Хорина Н.А.
			подсолнечник	44.916046° с. ш.; 133.819078° в. д.	Хорина Н.А.
	Сенокосы	Хасанский район, окрестности с. Овчинниково	кукуруза, тыква, капуста	43.339369° с. ш.; 132.183322° в. д.	Касаткин Д.Г.
			–	43.210894° с. ш.; 131.448044° в. д.; 43.234908° с. ш.; 131.374297° в. д.	Касаткин Д.Г.
Рудеральные сообщества (обочины дорог, газоны и т.п.)	Спасский р-н, окрестности с. Зеленовка;	–	44.555244° с. ш.; 133.047878° в. д.	Касаткин Д.Г.	
	Хасанский р-н, дорога между пос. Барабаш, и пгт. Приморский	–	43.138786° с. ш.; 131.585717° в. д.	Касаткин Д.Г.	

Примечания: \* Место первого обнаружения *A. hispidum* DC. в 1980 г. [Буч, Швыдкая, 1989]; \*\* Место второго обнаружения *A. hispidum* DC. 24.08.1984 г. (гербарий БИН, LE 01081350); \*\*\* Место третьего обнаружения *Acanthospernum hispidum* DC. 01.10.1984 г. (гербарий Приморского филиала ФГБУ «ВНИИКР», [Пробатова и др., 2006]).

Таблица 2. Образцы растений рода *A. hispidum*, хранящиеся в научных фондах России, которые были использованы для выполнения работы

Научный фонд хранения образца	Шифр гербарного образца	Место сбора	Год сбора	Число отобранных карпологических образцов, шт.
МГУ (MW)	MW 0 590 908	Гвинея	1854	0
	MW 0 590 909	Мали	1964	0
	MW 0 749 382	Непал	2005	0
	MW 0 983 273	Намибия	2017	0
	MW 0 975 027	Кабо-Верде	2017	3
	MW 0 580 787	Куба	1987	0
ГБС РАН (MHA)	MHA 0 143 038	Аргентина	1947	4
БИН РАН (LE)	LE 01072604	Боливия	1859	12
	LE 01072608	Бразилия	1841	12
	LE 01081350	СССР, Уссурийск	1984	0
Приморский филиал ФГБУ «ВНИИКР»	б/н	СССР, Уссурийск	1984	7
	б/н	СССР, Уссурийск	1984	0

отношении его карантинных фитосанитарных мер путём оценки биологических или других научных данных, экономических данных, осуществляемое федеральным органом исполнительной власти, осуществляющим функции по контролю и надзору в области карантина растений, в порядке, установленном Правительством Российской Федерации.

Вредный организм – жизнеспособное растение любых вида, сорта или биологического типа, животное либо болезнетворный организм любых вида, биологического типа, которые способны нанести вред растениям или продукции растительного происхождения.

Карантинный объект – вредный организм, отсутствующий или ограниченно распространённый на территории Российской Федерации и внесённый в единый перечень карантинных объектов.

Подкарантинная продукция – растения, растительная продукция, тара, упаковка, в том числе упаковочные материалы, грузы, почва, организмы или материалы, которые могут быть носителями карантинных объектов и (или) способствовать их распространению и в отношении которых необходимо принятие карантинных фитосанитарных мер.

Подкарантинные объекты – земельные участки любого целевого назначения, здания, строения, сооружения, резервуары, места складирования (помещения), оборудование,

транспортные средства, контейнеры, иные объекты, которые способны являться источниками проникновения на территорию Российской Федерации и (или) распространения по ней карантинных объектов.

## Результаты

Находки *A. hispidum* в России по данным литературных источников и гербарным сборам

*A. hispidum* был впервые обнаружен на территории СССР Т.Г. Буч и В.Д. Швыдкой [1989] в Приморском крае в 1980 г. Популяцию этого вида они наблюдали в течение трёх лет на газоне возле карантинной лаборатории г. Уссурийска [Буч, Швыдкая, 1989]. К 1983 г. растение в этом местообитании было полностью уничтожено карантинной службой [Буч, Швыдкая, 1989]. В 1984 г. вид был обнаружен снова: в Уссурийске на территории масложирового комбината (МЖК) и в Уссурийском районе, в с. Новоникольск, на территории фермы колхоза «Коммунар» (рис. 1) [Буч, Швыдкая, 1989; Пробатова и др., 2006]. Появление южноамериканского вида на территории вокруг сельскохозяйственных предприятий и предприятий по переработке сельскохозяйственной продукции Т.Г. Буч и В.Д. Швыдкая [Буч, Швыдкая, 1989] связывали с ввозимой сюда из США, Мексики и Аргентины соей, отходы которой скармливались жи-

вотным или хранились в компостных буртах. Сведения об этих находках приводятся в работах разных лет [Буч, Швыдкая, 1989; Нечаева, 1984, 1998; Пробатова и др., 2006; Кожевников, Кожевникова, 2011; Kozhevnikov et al., 2019]. Вероятно, в эти годы отходы засорённой колочесемянником сои не проходили должной обработки для лишения семян жизнеспособности, в следствие чего семянки *A. hispidum* смогли прорасти.

Анализ региональных флористических работ не выявил упоминаний о новых находках *A. hispidum* в Приморском крае в частности и в России в целом [Аистова, 2009, 2011; Антонова, 2009, 2010, 2012; Aistova, 2012; Кожевников, Кожевникова, 2014; Кожевникова, Кожевников, 2016, 2017; Мороховец и др., 2017; Дарман, 2019]. Кроме того, в чек-листе инвазионных видов российского Дальнего Востока, составленном коллективом авторов в 2020 г. [Vinogradova et al., 2020], *A. hispidum* отсутствует. Анализ работ по засорённости посевов сои и зерновых культур, выполненных в Приморском крае с 2006 по 2016 г. [Мороховец, 2017], с 2018 по 2020 г. [Сухолозова и др., 2020]), в Амурской области с 2003 по 2005 г. [Аистова, 2011], также свидетельствует об отсутствии *A. hispidum* на исследованных территориях. В связи с тем, что с момента последней находки вида прошло 37 лет, а семена этого вида теряют жизнеспособность на девятый год [Schwerzel, Thomas, 1979; Voll et al., 2001], предполагаем, что существовавшие ранее его популяции безвозвратно исчезли.

### **Собственные полевые исследования 2020–2021 гг.**

Авторами настоящей работы были обследованы подкарантинные объекты по следующим направлениям (рис. 1, табл. 1).

1) Места первоначального обнаружения вида в Приморском крае согласно этикеткам гербарных образцов (рис. 1) и литературным данным [Буч, Швыдкая, 1989; Пробатова и др., 2006].

2) Места возможного вселения вида с импортируемой подкарантинной продукцией (железнодорожные пути, станции, порты, территория вокруг международного аэропорта).

3) Посевы сельскохозяйственных культур с повышенным риском акклиматизации вида (соя, кукуруза).

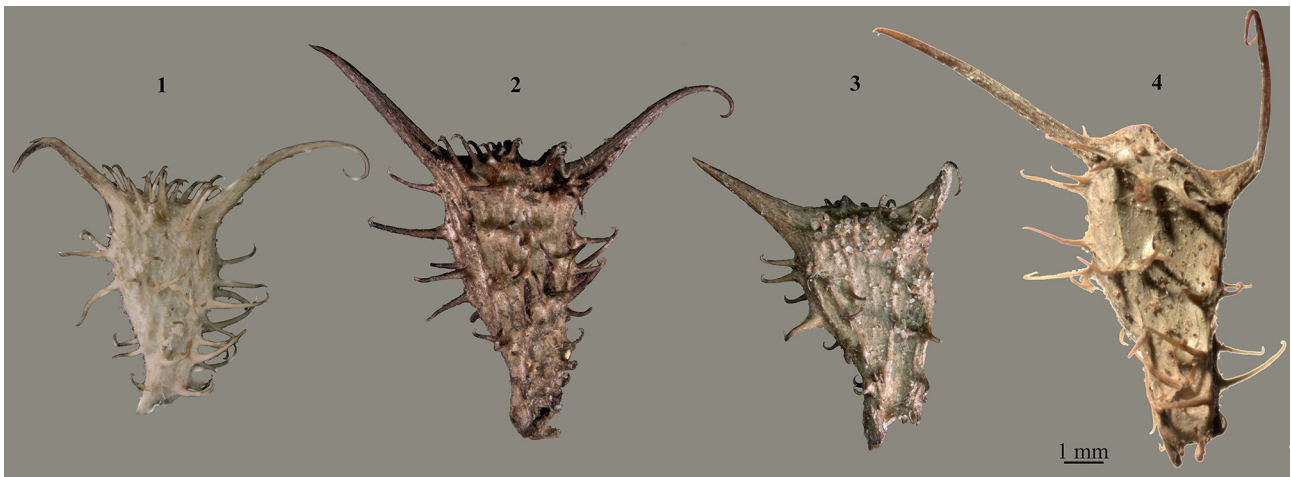
4) Рудеральные сообщества (обочины дорог, газоны и т. п.) с повышенным риском распространения инвазионных растений.

В результате проведённых обследований указанных территорий (рис. 1, табл. 1) в 2020–2021 гг. *A. hispidum* в Приморском крае не обнаружен.

### **Анализ гербарных и карпологических образцов *A. hispidum***

Единственный образец *A. hispidum*, собранный в Приморском крае 24.08.1984 г. на территории Масложирового комбината г. Уссурийска (LE 01081350) хранится в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (табл. 2). При детальном рассмотрении видно, что растение собрано в конце цветения – начале плодоношения, так как плоды ещё не выполнены. По такому образцу трудно спрогнозировать успешность завершения плодоношения в условиях климата Приморья. Два гербарных образца *A. hispidum*, собранных в Приморском крае 1.10.1984 г. на ферме колхоза «Коммунар», хранятся в лаборатории Приморского филиала ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» (табл. 2). Один из них представлен молодым растением и не содержит плодов, второй – растением в состоянии плодоношения. Карпологические образцы, имеющиеся на гербарном листе также, как и образцы из разных стран, хранящиеся в отечественных гербарных фондах (MW, LE, MNA), треугольно-клиновидной формы, сильно сплюснутые с боков (рис. 2). На всей поверхности плодов расположены крючкообразно загнутые шиповидные выросты, а на их вершине – 2 более длинные загнутые ости. Длина плодов из Приморского края варьировала от 6.6 до 9.9 мм, а у плодов, собранных из остальных стран, – от 5.8 до 7.7 мм; длина плодов без остей из Приморского края варьировала от 4.5 до 6.7 мм, а в других странах – от 4.0 до 5.1 мм; ширина в верхней части плодов из Приморского края варьировала от 2.2 до 2.5 мм, в других странах – от 2.2 до 2.9 мм; толщина плода из Приморского края варьировала от 0.8 до 1.0 мм, в других стра-





**Рис. 2.** Образцы плодов *Acanthospermum hispidum* из разных стран. 1. Кабо-Верде (год сбора – 2017, № MW 0 975 027); 2. Бразилия (год сбора 1841, № LE 01072608); 3. Аргентина (год сбора – 1947, № МНА 0 143 038); 4. СССР, г. Уссурийск (год сбора – 1984, без номера). Фото авторов.

нах – от 0.9 до 1.1 мм. Статистическое сравнение показало, что в целом промеры плодов *A. hispidum* с российского Дальнего Востока находятся в диапазоне промеров плодов вида, полученных из разных стран. Единичные достоверные различия в промерах плодов не выделяют растения Приморского края из общей видовой массы (табл. 3).

Таким образом, с учётом морфологического анализа и выполненных промеров плодов *A. hispidum*, происходящих из географически различных частей ареала, можно предположить, что климатические условия Приморского края подходят для натурализации этого вида. В некоторые годы растения колюче-семянника короткощетиного формировали выполненные, полноценные плоды, не отличающиеся от плодов, собранных с растений из зоны естественного произрастания и широкого распространения вида. Для окончательной оценки возможности / невозможности успешной интродукции данного вида на

территории российского Дальнего Востока необходимо проводить глубокий эколого-географический анализ и использовать методы биоклиматического моделирования.

#### **Обнаружение плодов *Acanthospermum hispidum* в подкарантинной продукции**

Анализ отчётов о работе карантинных лабораторий Пограничных Госинспекций по карантину растений Госагропрома СССР по Ленинградской области и Приморскому краю за 1983–1998 гг. выявил неоднократные обнаружения *A. hispidum* в подкарантинной продукции (табл. 4). При этом более половины случаев обнаружения (22 из 32 случаев) было зафиксировано в сое и продуктах её переработки.

В работе Г.П. Москаленко и Б.И. Юдина [1999] приводятся сведения об обнаружении вида в импортных партиях кукурузы.

В отчётах учреждений, подведомственных Россельхознадзору, о фитосанитарных экспертизах, проводимых при ввозе импортных

Таблица 3. Значения U-критерия Манна – Уитни ( $p < 0.05$ ) при сравнении плодов *A. hispidum* из Приморского края ( $n=5$ ) и из других стран

Страна	Значения U-критерия Манна – Уитни			
	Длина плодов	Длина плодов без остей	Ширина	Толщина
Бразилия (n=12)	50	65	18	8
Кабо-Верде (n=3)	2	0	6	7
Аргентина (n=4)	0	6	18	18
Боливия (n=12)	49.5	66	10	32

\* Серым цветом выделены достоверные различия.

Таблица 4. Обнаружение плодов *A. hispidum* при досмотре импортных подкарантинных материалов специалистами пограничных лабораторий, 1983–1998 гг.

Местоположение пограничной карантинной лаборатории	Год обнаружения	Вид подкарантинной продукции	Страна происхождения	Количество случаев обнаружения
г. Ленинград	1986	соевые бобы	США	1
	1987	шрот соевый	Бразилия	2
			ФРГ	3
Приморский край	1983	соя	США	1
		шрот соевый	Бразилия	1
	1984	соя	США	6
		сорго	Аргентина	6
	1985	сорго	Аргентина	2
		рис	КНДР	2
	1986	шрот соевый	Бразилия	2
	1987	шрот соевый	Бразилия	2
			Аргентина	1
	1989	шрот соевый	США	1
1993	соя	Аргентина	1	
1998	шрот соевый	Бразилия	1	
Всего случаев обнаружения				32

партий подкарантинной продукции (соевые бобы, семена кукурузы, арахиса и риса и пр.) за последние годы, выявлений плодов колюче-семянника короткощетиного не отмечено. Однако, ввоз подкарантинной продукции, с которой наиболее вероятно вселение вида продолжается. Так, по данным Федеральной таможенной службы России [Federal..., 2021], из такой продукции на территорию Российской Федерации в 2018–2021 гг. были импортированы: шкуры овечьи, соевые бобы, кукуруза, рис, подсолнечник, фасоль, арахис. При этом из вышеназванного списка соевые

бобы практически полностью поступают в РФ из стран естественного происхождения и широкого распространения *A. hispidum* (табл. 5).

Отсутствие обнаружений *A. hispidum* в подкарантинной продукции с высоким риском засорения его плодами связано, вероятно, с обязательным контролем и фиксацией в образцах продукции в первую очередь карантинных объектов ЕПКО ЕАЭС. Отсутствие данного вида в списке регулируемых объектов ведёт к неполному контролю над сорняком и повышает фитосанитарные риски его интродукции.

Таблица 5. Ввоз соевых бобов несемennого назначения для переработки в РФ (по данным Федеральной таможенной службы России, 2018–2021 гг.)

Объём ввоза	Объём ввозимой продукции в РФ в год, тыс. т			
	2018	2019	2020	2021
Общий	2240.09	2028.52	2072.06	1694.16
Из стран широкого распространения <i>A. hispidum</i>	2211.27	1851.39	1833.94	1600.33
из них:				
Аргентина	95.00	88.99	113.59	130.92
Бразилия	1224.03	939.30	1092.52	845.44
Парагвай	892.24	823.10	627.83	623.97

## Заключение

Таким образом, на основе проведённых обследований подкарантинных объектов в Приморском крае в 2020–2021 гг., в результате анализа региональных и общероссийских флористических списков, данных по засорённости посевов сои и зерновых культур, мы считаем вид *Acanthospermum hispidum* в настоящий момент отсутствующим на территории Российской Федерации. Своевременное обнаружение отсутствующего ранее во флоре Приморья колючесямянника в 1980–1984 гг. и установление связи этого вида с типом ввозимой подкарантинной продукции было крайне важным для организации успешной работы карантинной службы. Проведение регулярных обследований перерабатывающих сою предприятий, мест складирования отходов и возможных просыпей продукции позволило предотвратить распространение сорняка. Однако, сохраняется высокий риск повторной интродукции плодов колючесямянника короткощетиного с импортируемой сельскохозяйственной продукцией из стран, где вид широко распространён, и его успешной интродукции в подходящих условиях, особенно с учётом положительного опыта случайной натурализации вида в Приморском крае в 1980–1984 гг.

## Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность Д.Г. Касаткину за предоставленные материалы по фитосанитарному статусу вида в Приморском крае в 2021 г. и конструктивное обсуждение текста статьи.

Авторы признательны сотрудникам гербариев LE, МНА, MW за предоставленные карпологические материалы из научных фондов: М.Б. Шелудяковой (гербарий БИН РАН), М.В. Легченко (гербарий БИН РАН), Н.Ю. Степановой (гербарий им. А.К. Скворцова ГБС РАН), Н.С. Гамовой (гербарий им. Д.П. Сырейщикова биологического факультета МГУ).

## Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания НИОКТР № ААА-А-А20-120072060002-6

## 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

- Аистова Е.В. Конспект адвентивной флоры Амурской области // *Turczaninowia*. 2009. Вып. 12 (1–2). С. 17–40.
- Аистова Е.В. Динамика изменения видового состава сеgetальных растений в посевах сои и зерновых культур Амурской области // *Вестник КрасГу*. 2011. № 1. С. 57–60.
- Антонова Л.А. Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2009. 93 с.
- Антонова Л.А. Новые адвентивные виды во флоре Хабаровского края // *Turczaninowia*. 2010. Вып. 13 (1). С. 113–116.
- Антонова Л.А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // *Российский журнал биологических инвазий*. 2012. № 4. С. 2–9.
- Буч Т.Г., Швыдка В.Д. Новые и редкие для флоры СССР и Приморского края адвентивные виды // *Ботанический журнал*. 1989. Т. 74 (10). С. 1512–1517.
- Дарман Г.Ф., Аистова Е.В., Крещенок И.А., Старченко В.М. Флористические находки в Амурской области // *Ботанический журнал*. 2019. Т. 104 (3). С. 471–478.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры // *Комаровские чтения*. 2011. Вып. 58. С. 5–36.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Чужеродные виды растений во флоре российского Дальнего Востока и региональные закономерности их географической дифференциации // *Вестник ДВО РАН. Секция Биология, экология*. 2014. № 3. С. 12–19.
- Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. Новые и редкие заносные виды во флоре Приморского края // *Комаровские чтения*. 2016. Вып. 64. С. 208–218.
- Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. Новые и редкие виды заносных растений для флоры российского Дальнего Востока // *Комаровские чтения*. 2017. Вып. 65. С. 89–101.
- Международная конвенция по защите и карантину растений. 2022 // (<http://www.ippc.int/ru>). Проверено 19.01.2022.
- Мороховец Т.В., Мороховец В.Н., Басай З.В. Оценка обилия сорных растений в посевах сельскохозяйственных культур Приморского края // *Успехи современной науки*. 2017. № 11. С. 233–244.
- Москаленко Г.П., Юдин Б.И. Атлас семян и плодов сорных растений, встречающихся в подкарантинных

- грузах и материалах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 264 с.
- Нечаева Т.И. Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. 1984. Вып. 31. С. 46–88.
- Нечаева Т.И. Адвентивные растения Приморского края. Владивосток: Сафоновская типография, 1998. С. 198–199.
- Пробатова Н.С., Кожевников А.Е., Баркалов В.Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока: Дополнение и изменение к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток: Дальнаука, 2006. 456 с.
- Протокол между Федеральной службой по ветеринарному и фитосанитарному надзору и Главным государственным управлением по контролю качества, инспекции и карантину Китайской Народной Республики о фитосанитарных требованиях к кукурузе, рису, сое, рапсу, экспортируемым из Российской Федерации в Китайскую Народную Республику от 17 декабря 2015 года. 2022 // ([https://www.fsvps.ru/fsvps-docs/ru/importExport/china/files/protokol\\_rf\\_china.pdf](https://www.fsvps.ru/fsvps-docs/ru/importExport/china/files/protokol_rf_china.pdf)). Проверено 08.01.2022.
- Руководство по карантинным процедурам досмотра ввозимых грузов. 2022. // (<http://www.plant-protection-uef.org/content.php?id=20>). Проверено 08.01.2022.
- Соглашение между Правительством Российской Федерации и Правительством Туркменистана о сотрудничестве в области карантина растений (Москва, 18 мая 1995 г.). 2022а. // (<http://docs.cntd.ru/document/1901010>). Проверено 08.01.2022.
- Соглашение между Правительством Союза Советских Социалистических Республик и Правительством Французской Республики о сотрудничестве в области карантина и защиты растений (Париж, 11 марта 1987 г.). 2022б. // (<https://docs.cntd.ru/document/901785613>). Проверено 08.01.2022.
- Сухолозова Е.А., Орлова Ю.В., Кулакова Ю.Ю., Кулаков В.Г., Кожевникова З.В., Курдюкова Е.А. *Acanthospermum hispidum* DC. (Asteraceae). Потенциальная угроза для сельского хозяйства России // Аграрная наука. 2020; 343 (11): 118–121. <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2020-343-11-118-121>.
- Федеральный закон «О карантине растений» от 21.07.2014 №206-ФЗ (в ред. Федеральных законов от 13.07.2015 №213-ФЗ, от 13.07.2015 №233-ФЗ, от 28.12.2017 №429-ФЗ, от 23.04.2018 №101-ФЗ, от 13.07.2020 №194-ФЗ, от 08.12.2020 №429-ФЗ, от 29.12.2020 №475-ФЗ, от 11.06.2021 №170-ФЗ).
- Aistova E.V. Alien flora in Amur region (historical pattern of formation and research) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. P. 116–121.
- Asase A., Oteng-Yeboah Alfred A. Assessment of plant biodiversity in Wechiau community hippopotamus sanctuary in Ghana // Journal of the Botanical Research Institute of Texas. 2007. 1 (10). P. 549–556.
- Blake S.F. Revision of the genus *Acanthospermum* // Contributions from the United States National Herbarium. 1921. 20 (10). P. 383–392.
- CABI. Invasive Species Compendium. *Acanthospermum hispidum* (bristly starbur). 2022 // (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/2465>). Accessed on 08.01.2022.
- Chivinge O.A. The interaction of soyabean (*Glycine max* (L.) Merrill) and upright starbur (*Acanthospermum hispidum*) // Zimbabwe Journal of Agricultural Research. 1990. 28 (1). P. 71–74.
- Federal customs service. Customs statistic of foreign trade. 2021. // (<http://stat.customs.ru/>). Проверено 30.12.2021.
- Holm L.G., Pancho J. V., Herberger J.P., Plucknett D.L. A Geographical Atlas of World Weeds. New York, USA: John Wiley & Sons Ltd., 1991. 391 pp.
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Kwak M., Lee B.Y. Illustrated flora of the Primorsky Territory. Russian Far East. Incheon: National Institute of Biological Resources, 2019. P. 160.
- Lorenzi H. Plantas daninhas de Brasil, terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais. Nova Odessa, Brazil: 1982. 425 pp.
- Mourão A.P.M., Panizzi A.R. Diapause and different seasonal morphs of *Euschistus heros* (Fabr.) (Hemiptera: Pentatomidae) in northern Paraná State // Anais da Sociedade Entomológica do Brasil. 2000. 29 (2). P. 205–218.
- Panizzi A.R., Rossi C.E. The role of *Acanthospermum hispidum* in the phenology of *Euschistus heros* and of *Nezara viridula* // Entomologia Experimentalis et Applicata. 1991. 59 (1). P. 67–74.
- Prakash L., Balasubramanian P. Invasive Alien Flora of Sathyamangalam Tiger Reserve in Southern Eastern Ghats, India // Indian Forester. 2018. 144 (9). P. 857–862.
- Ravenel H.W. The migration of weeds // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1882. Vol. 9 (9). P. 112–114.
- Roselkhoz nadzor / Official site Federal Service for Veterinary and Phytosanitary Surveillance. 2022 // (<https://www.fsvps.ru>). Проверено 08.01.2022.
- Schwerzel P.J., Thomas P.E.L. Effects of cultivation frequency on the survival of seeds of six weeds commonly found in Zimbabwe Rhodesia // Zimbabwe Rhodesia Agricultural Journal. 1979. 76 (5). P. 195–199.
- Silva G.S. da, Tokeshi H. Reaction of some weeds to *Verticillium albo-atrum* // Summa Phytopathologica. 1979. Vol. 5 (1–2). P. 85–89.
- Vinogradova Y.K., Aistova E.V., Antonova L.A. et al. Invasive plants in flora of the Russian Far East: checklist and comments // Botanica Pacifica. 2020. 9 (1). P. 103–129.
- Voll E., Torres E., Brighenti A.M., Gazziero D.L.P. Weed seedbank dynamics under different soil management systems // Planta Daninha. 2001. 19 (2). P. 171–178.
- Walker R.H., Wells L.W., McGuire J.A. Bristly starbur (*Acanthospermum hispidum*) interference in peanuts (*Arachis hypogaea*) // Weed Science. 1989. 37 (2). P. 196–200.



# MONITORING OF THE PHYTOSANITARY STATUS OF THE HISPID STARBUR IN THE PRIMORSKY TERRITORY

© 2023 Sukholozova E.A.<sup>a,\*</sup>, Orlova J.V.<sup>b</sup>, Kulakova Yu.Yu.<sup>b</sup>, Kulakov V.G.<sup>b</sup>,  
Horina N.A.<sup>c</sup>, Yazykova G.I.<sup>c</sup>, Sukholozov E.A.<sup>d</sup>

<sup>a</sup>Penza branch of All-Russian Center for Plant Quarantine, Penza, 440014, Russia

<sup>b</sup>All-Russian Center for Plant Quarantine, Bykovo, Moscow region, 140150, Russia

<sup>c</sup>Primorsky Branch of All-Russian Center for Plant Quarantine, Vladivostok, 690014, Russia

<sup>d</sup>Rosselkhozadzor Directorate for the Republic of Mordovia and the Penza, Penza, 440014, Russia  
e-mail: \*E\_kobozeva@mail.ru

Monitoring results on undesirable South American weed *Acanthospermum hispidum* DC conducted in the Primorsky Territory in 2020–2021 are presented. The territories of the first detections of the species in the Far East, the sites of its probable introduction connected with imported products, crops and ruderal communities were examined. Regional and All-Russian floristic check lists published for the last 30 years as well as data on the contamination of crops were analyzed. The study confirmed the status of the species as being absent in the territory of the Russian Federation. However, high probability of the entering of the pest fruits as contaminant of imported agricultural products from the countries of wide pest distribution and its successful naturalization in suitable conditions remains.

**Keywords:** *Acanthospermum hispidum*, unintentional introduction, Primorsky Territory, phytosanitary status, monitoring of species.

# ИНВАЗИИ НОВЫХ МОРФОТИПОВ *CORBICULA FLUMINALIS* И *CORBICULA FLUMINEA* (BIVALVIA: CORBICULIDAE) В БАССЕЙНЕ ДАГЕСТАНСКОГО РАЙОНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ

© 2023 Хлопкова М.В.<sup>a, \*</sup>, Бархалов Р.М.<sup>a, b, \*\*</sup>, Гусейнов К.М.<sup>a, \*\*\*</sup>,  
Гасанова А.Ш.<sup>a, c \*\*\*\*</sup>, Зурхаева У.Д.<sup>a, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Махачкала, 367025, Россия;

<sup>b</sup> Государственный природный заповедник «Дагестанский», Махачкала, 367010, Россия;

<sup>c</sup> Махачкалинский филиал Московского автомобильно-дорожного государственного технического университета (МАДИ), Махачкала, 367000, Россия;

e-mail: \*hlopkovam@mail.ru; \*\*barkhalov.ruslan@yandex.ru; \*\*\*kais61@mail.ru; \*\*\*\*aicha67@yandex.ru; \*\*\*\*\*zurkhaeva81@mail.ru

Поступила в редакцию 21.02.2022. После доработки 18.02.2023. Принята к публикации 23.02.2023

В статье сообщается об обнаружении популяций моллюсков *Corbicula* на юге европейской части России (43° с. ш., 47° в. д). Представители рода *Corbicula* включены в 100 самых активно распространяющихся вселенцев. Целью исследования было выявление новых видов и морфотипов в бассейне Каспийского моря. Впервые на территории российского побережья Каспийского моря в устье р. Сулак в ноябре 2019 г. обнаружено 2 живых экземпляра нового морфотипа В/Rlc *Corbicula fluminea* (восточная корбикула, Asian Clam) (O.F. Müller, 1774). В ноябре 2021 г. в Юзбаш-Сулакском коллекторе найдено 26 живых особей морфотипа А/R *C. fluminea*; в Присулакском канале 13 особей морфотипа А/R и 90 экземпляров морфотипа С/S *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774). Исследование морфометрических параметров раковин показало, что найденные корбикулы относятся к разным морфотипам, с хорошо различимыми конхиологическими признаками. Полученные данные расширяют представление о морфологической изменчивости корбикул. Проведено исследование размерно-возрастного состава популяций. Выявлено, что обнаруженные на дагестанском побережье *C. fluminea* и *C. fluminalis* – это новые виды и морфотипы корбикул для российского сектора Каспийского моря. В исследованных выборках *C. fluminea* преобладают моллюски размерно-возрастных групп, соответствующих возрасту от 1.5 до 3 лет, что свидетельствует о недавнем вселении в новый для них водоём. В популяциях *C. fluminalis*, исследованных с 2017 по 2021 г. преобладали моллюски в возрасте 5–6 лет, что свидетельствует о более раннем вселении этого вида. Высокая физиологическая толерантность в сочетании с разными стратегиями размножения представителей рода *Corbicula* дают основания предполагать высокую вероятность успешной натурализации в эстуарных и пресноводных экосистемах дагестанского района Каспийского моря.

**Ключевые слова:** *Corbicula* (Asian Clam), инвазии, бассейн Каспийского моря.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-166-179

## Введение

В XXI в., в условиях глобализации, изменения климата и увеличения антропогенной нагрузки скрытые биологические угрозы расселения чужеродных видов становятся более опасными.

Представители семейства *Corbiculidae* обитают в пресных и солоноватых водах субтропиков и тропиков, являясь чётким показателем тёплых климатических условий [Сон, 2007; Tiemann et al., 2017]. *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Veneroida: Corbiculidae),

также известная под названием восточная корбикула (Asian Clam), с типовым местообитанием в Китае и нативным ареалом в пресноводных водоёмах Африки, Юго-Восточной Азии [Жадин, 1952] – это один из активно распространяющихся чужеродных организмов.

*C. fluminea* и *C. fluminalis* обладают способностью к разнообразным репродуктивным стратегиям, что объясняет их успешную колонизацию новых территорий в Северной и Южной Америке и Европе [Araujo et al.,

1993; Rajagopal et al., 2000; Skuza et al., 2009; Pigneur et al., 2011, 2014; Crespo et al., 2015]. В 1938 г. была отмечена первая экспансия в Северной Америке, далее *C. fluminea* проникла в Южную Америку [McMahon, 1982], а начиная с 1980-х гг. расселилась в Европе [Morton, 1987; Elliott, Ermgassen, 2008; Habenov et al., 2013].

*C. fluminea* впервые найдены на европейской части побережья Атлантического океана, в том числе, в реках Франции и Португалии. В 1988 г. моллюски обнаружены в бассейне Северного моря, затем в реках других европейских стран, Чёрного (в Румынии, Болгарии, Украине), и Средиземного морей (в Северной Италии) [Rajagopal et al., 2000; Сон, 2007; Elliott, Ermgassen, 2008]. В последние годы *C. fluminea* активно расселяются по пресноводными эстуарным экосистемам всей Евразии. В настоящее время *C. fluminea* включена в группу 100 наиболее опасных инвазивных видов Европы [Сон, 2007; Skuza et al., 2009; Crespo et al., 2015].

На территории Российской Федерации обитал только один вид корбикул на Дальнем Востоке – *Corbicula japonica*. С 2015–2017 гг. вселенец *C. fluminea* отмечен на Европейской части России. Этот чужеродный вид обнаружен также в бассейне Белого моря, в р. Северная Двина [Bespalaya et al., 2018, 2021].

В 2015 г. на участке Горьковского водохранилища впервые обнаружен живой ювенильный экземпляр *C. fluminea*, в 2017 г. – крупное поселение. По морфологическим и генетическим признакам моллюск идентифицирован как *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774) [Ворошилова и др., 2020]. В 2017 г. *C. fluminea* зарегистрирована в нижнем течении Дона, что раскрывает новый вектор её дальнейшей экспансии – освоение соединяющихся через Волго-Донской канал речных систем [Zhivoglyadova, Revkov, 2018]. По этому миграционному коридору *C. fluminea* расширяет свой ареал и быстро осваивает новые для обитания территории.

Водные вселенцы распространяются с морским судоходством в балластных водах (на стадии пелагической личинки), в обрастании или в толще корпуса судна [McMahon, 1982]. Инвазия чужеродных видов в морские

экосистемы происходит обычно в эстуариях и основных руслах крупных речных бассейнов. Случайное проникновение в Каспийское море инвазивных видов происходило на протяжении голоцена и продолжается в настоящее время.

После открытия Волго-Донского канала Каспийское море теряет свою уникальность изолированного солоноватоводного водоёма из-за постоянного проникновения чужеродных организмов по северному инвазионному коридору. Достаточно вспомнить инвазию гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийское море с конца прошлого века, которая привела к разрушению структуры бентосных экосистем. При интеграции чужеродных видов первыми под удар попадают стенобионтные местные виды. Вселенцы обычно эвригалины, осваивая те же биотопы, они во многих комплексах вытесняют автохтонную фауну [Хлопкова, Гасанова, 2017].

Морские вселенцы, при появлении в Каспийском море, оказываются в благоприятных биотопических условиях, а отсутствие серьёзной конкуренции со стороны аборигенной фауны позволяет им занимать доминирующее положение [Карпинский, 2009].

Каспийское море использовалось в качестве полигона для интродукции новых видов рыб и ценных кормовых объектов с целью увеличения рыбопродуктивности водоёма. В море вселены, благополучно прижились и встречаются 7 видов планктонных беспозвоночных, 6 видов из обрастаний, 9 видов бентосных организмов, 2 вида рыб. Около 18 интродуцированных видов рыб и беспозвоночных не прижились в Каспийском море. Самым удачным примером преднамеренной интродукции было вселение в Каспийском море *Abra ovata* и *Nereis diversicolor* в 1940–1950 гг. для повышения кормовой базы рыб [Карпинский, 2009; Зарбалиева и др., 2016]. В настоящее время моллюски-вселенцы *Abra ovata*, *Mytilaster lineatus* и *Cerastoderma glaucum* доминируют в каспийских биоценозах, являясь основными пищевыми компонентами промысловых рыб [Карпинский, 2009; Хлопкова и др., 2018].

Вселение *Mytilaster lineatus* (1918 г.) привело к вытеснению двух эндемичных видов

– *Dreissena elata* и *D. caspia*, которые к настоящему времени полностью исчезли в Каспийском море. Под воздействием митилястера сократились численность и ареалы 13 видов каспийских кардиид [Карпинский, 2009; Зарбалиева и др., 2016; Хлопкова, Гасанова, 2017].

В результате интродукции *Acartia tonsa* в экосистемах побережья дагестанского района исчезли *Calanoida*, *Cladocera*. Но, несмотря на ощутимый ущерб биоразнообразию гидрофауны Каспийского моря, рачок *A. tonsa*, является основным пищевым объектом для рыб [Османов и др., 2017].

Непреднамеренная интродукция *Balanus improvisus* привела к значительному снижению ракообразных в море, это характерный вид сообщества обрастания гидротехнических сооружений (тоннами прирастает к днищам морских судов, приводя к затратам по их очистке и миллионным убыткам). Но помимо отрицательного воздействия наряду с крабами и двустворчатыми моллюсками этот вид имеет пелагическую личинку, которая составляет основную часть зоопланктона, тем самым являясь важным кормовым объектом рыб.

Долгие годы были попытки интродуцировать в Каспийском море разных видов рыб, в том числе камбалу *Platichthys flesus* (1930–1940-е гг.) и лососёвых *Oncorhynchus keta*, *O. gorbushche* (1960–1970-е гг.). Значительные затраты на выращивание молоди не оправдались, выпущено около 1 млн мальков, но они не прижились [Шихшабеков, Гаджимурадов, 2009].

Нежелательными компонентами экосистем, которые наносят вред местной фауне, питаются икрой и личинками промысловых видов рыб, являются также непреднамеренно вселившиеся виды. Это амурский чебачок (*Pseudorasbora parva*), попавший из Китая в бассейны Чёрного и Азовского морей, единичные особи которого были обнаружены и в реках бассейна Каспийского моря; рыба-игла (*Syngnathus abaster*), расселившаяся в водохранилищах и реках; трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* [Зарбалиева и др., 2016].

Только за последние 3 года в бассейн Каспийского моря наряду с представителями

*Corbiculidae*, проникли японская креветка *Macrobrachium nipponense*, гребневик *Beroe cf. ovata* и полихета *Marenzelleria arctica* [Афанасьев и др., 2020; Востоков и др., 2020; Михайлова и др., 2021].

В 2015–2017 гг. на побережье Каспийского моря найдены пустые раковины *Corbicula fluminalis* [Набоженко, Набоженко, 2016; Хлопкова и др., 2018]. В 2018 г. в бассейне дагестанского сектора Каспийского моря нами впервые обнаружены живые особи *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774) в северной части Аграханского залива [Khlopkova et al., 2019]. Обнаружение живых разноразмерных особей близкородственного вида *C. fluminea* в 2021 г. свидетельствует о расширении ареала нового, более агрессивного вселенца на дагестанском побережье Каспийского моря.

В связи с вышесказанным, целью нашей работы было описание и анализ морфологических особенностей и размерно-возрастной структуры проникших в бассейн Среднего Каспия видов и морфотипов *C. fluminea* и *C. fluminalis*.

## Материалы и методы

Работа основана на результатах гидробиологических съёмов, выполненных с апреля по ноябрь в 2017–2021 гг. в прибрежной зоне дагестанского побережья Каспийского моря – в районе Кара-Мурза северной части Аграханского залива, в Кубякинском Банке (миграционный тракт), в оз. Кузнечонок, в устьевой части р. Сулак, в Юзбаш-Сулакском коллекторе и Присулакском канале, который обводняет Мехтебское оз. Моллюсков собирали с помощью прямоугольной драги на глубине до 2 м и гидробиологическим скребком. Собранные пробы фиксировали 96%-м спиртом.

Изучены морфометрические и аллометрические параметры раковин на основе анализа около 250 экземпляров. Камеральную обработку проводили по общепринятым методикам [Скарлато, 1981]. Измеряли длину раковин половозрелых особей  $L_{ad}$ , длину раковин молодых моллюсков  $L_{juv}$ , высоту  $H$  и выпуклость двух раковин  $dv_2$  штангенциркулем, с точностью до 0.01 мм. Рассчитывали коэффициенты удлинения –  $L/H$  и выпуклости –  $dv_2/L$ , характеризующие форму раковины,



число рёбер на 10 мм длины раковины. Проведено исследование размерно-возрастного состава моллюсков. С целью идентификации обнаруженных морфотипов использовали различные признаки раковины, такие как скульптура, количества рёбер на поверхности раковин, общий габитус, цвет наружной и внутренней поверхности раковин.

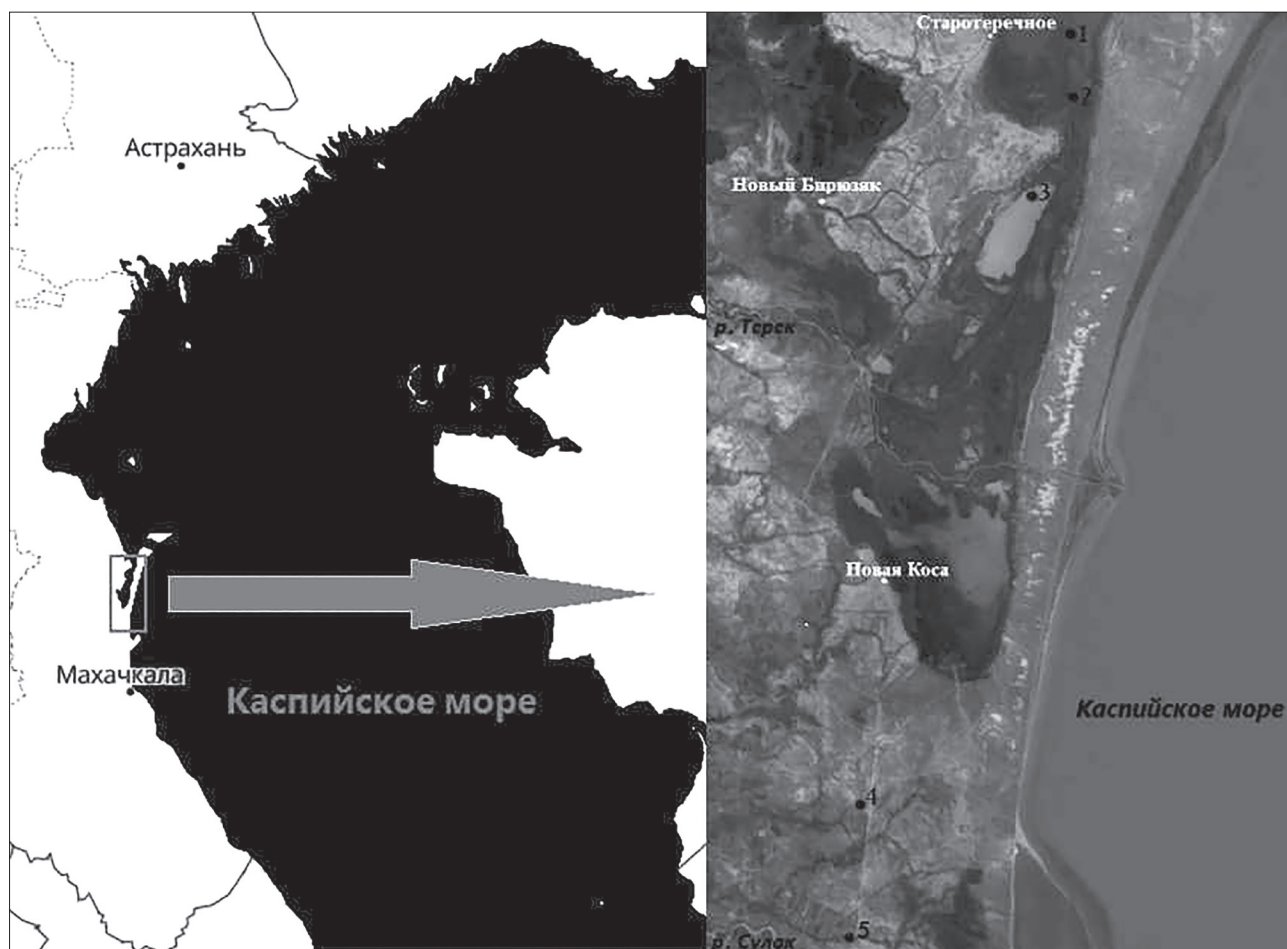
Мы использовали понятие «морфотип» как внутривидовую категорию, обозначающую разновидность одного вида, отличающуюся своей морфологией, обособленность которой не подтверждена генетически. Описание морфотипов корбикул проводилось с использованием европейской и американской классификаций [Britton, Morton, 1986; Korniushev, 2004; Marescaux et al., 2010;

Tiemann et al., 2017]. Морфотипы *C. fluminalis* мы обозначили как C/S, C/Rlc, C/S<sub>1</sub>. Морфотипы *C. fluminea* A/R, B/Rlc.

## Результаты

В бентосных пробах, собранных в период ноябрьской съёмки 2021 г. в районе исследования были обнаружены моллюски рода *Corbicula*. Раковины их треугольно-округлой формы, с концентрическими рёбрами, почти равносторонние. В каждой створке – по три кардинальных зуба, длинные, поперечные, пластинчатые передние и задние латеральные зубы; мантийная линия цельная или с очень коротким синусом.

Места находок новых видов и морфотипов, координаты отмечены на карте (рис. 1).



**Рис. 1.** Карта нахождения моллюсков *Corbicula* в Дагестане, Юг Европейской части России; осенняя съёмка 2021 г. (космический снимок)

Станции: **1** – Кубякинский Банк (43°51'29.2" – 43°51'31.9" с. ш.; 47°30'38.4" – 47°31'30.1" в. д.); **2** – район Кара-Мурза в северной части Аграханского залива (43°49'42.7" – 43°49'57.4" с. ш.; 47°32'22.5" – 47°32'40.3" в. д.); **3** – оз. Кузнечонок (43°45'45.2" – 43°46'06.5" с. ш.; 47°29'57.4" – 47°30'07.1" в. д.); **4** – Юзбаш-Сулакский коллектор (43°24'31.3" – 43°25'09.5" с. ш.; 47°21'29.3" – 47°22'29.0" в. д.); **5** – канал Присулакский (43°19'36.5" – 43°19'41.4" с. ш.; 47°20'30.5" – 47°21'09.6" в. д.).

В Юзбаш-Сулакском коллекторе (рис. 1, станция 4) в донных отложениях обнаружено 26 живых экземпляров нового, ранее не встречающегося в биоценозах бассейна Среднего Каспия вида. Все моллюски, проанализированные нами, отнесены к морфотипу A/R *C. fluminea*, с массивными раковинами, с выпуклыми рёбрами, 10–13 на 10 мм поверхности створки. Длина раковины наиболее крупного из найденных экземпляров, весом 7.23 г, составила 26.2 мм. Возраст моллюсков колебался от 1 года до 4 лет. При этом встречались две годовалые особи, L<sub>juv</sub> = 12–13 мм и H 10–12 мм. Средний возраст популяции составил 2 года.

Среди 103 живых моллюсков из проб Присулакского канала (рис. 1, станция 5) 13 особей мы определили, как морфотип A/R *C. fluminea*. Раковины имели грубые рёбра, в количестве 10–14 на 10 см длины раковины. Максимальная длина взрослой особи весом 5.3 г – 23.1 мм. Раковины *C. fluminea* треугольно-округлой формы, L/H = 1.03–1.08 (n=13).

Остальные моллюски из Присулакского канала определены как C/S морфотип *C. fluminalis*. Раковины имели тонкие, слабо выраженные, скученно расположенные рёбра, с небольшими промежутками, в количестве 17–23 на 10 мм длины раковины (количество изученных особей, n=90). Максимальная Lad = 29.1 мм, H = 26.5 мм, dv2 18.3 мм, максимальный возраст моллюсков 5 лет. Необходимо отметить, что в июне 2017 г., мае 2018 г. и сентябре 2021 г. были также найдены более 100 пустых раковин C/S морфотипа *C. fluminalis* на побережье моря, в 25 км севернее Махачкалы.

В бентосных пробах в июне и сентябре 2021 г. в Кубякинском Банке (рис. 1, станция 1) на глубине до 2 м найдено 6 живых экземпляров и 24 пустые раковины C/S<sub>1</sub> морфотипа *C. fluminalis*. Максимальная Lad = 27.4 мм, H = 27.3 мм, dv2 = 17.1 мм. В районе Кара-Мурза и оз. Кузнечонок (рис. 1, станции 2, 3) в ноябре 2021 г. также были обнаружены экземпляры C/S<sub>1</sub> морфотипа *C. fluminalis*.

В ноябре 2019 г. в устьевой части р. Сулак были обнаружены 2 живые особи корбикул нового B/Rlc морфотипа *C. fluminea*.

Корбикулы обитают на глубинах от уреза воды до 10 м, как при быстром течении, так и в слабопроточных водоёмах. Определяющую роль играют температура, оксигенация, реофильность, характер грунта и солёность воды. Резкие колебания солёности являются естественной преградой к широкому расселению корбикул [Явнов, Раков, 2002; Paunović et al., 2007; Skuza et al., 2009]. Известно, что солоноватоводный двустворчатый моллюск *C. fluminalis* может обитать в воде с солёностью до 5‰, и кратковременно выдерживать до 14‰, переносит температуры в пределах +2...+34 °С (оптимальная температура для размножения моллюсков *Corbicula* от +6 до +15 °С) [Явнов, Раков, 2002; Skuza et al., 2009], поэтому вполне вероятно в ближайшее время его интродукция в северную часть дагестанского побережья Каспийского моря.

#### Краткое описание выявленных морфотипов

**C/S морфотип *Corbicula fluminalis*** (O.F. Müller, 1774) обнаружен нами впервые на побережье Каспийского моря, в 25 км севернее г. Махачкала (06.2017. 43.08568° с. ш., 47.28512° в. д.) (рис. 2 А). Периостракум тёмно-коричневый. Створки моллюсков имеют все признаки эстуарных восточных корбикул – раковины высокие, треугольной, реже треугольно-округлой формы, с широкими кардинальными пластинами, симметричные, массивные, с сиреневым гипостракумом (рис. 3 А). Латеральные зубы утолщённые, пильчатые. Макушка вздутая, центральная. L/H = 1.05–1.08, раковина выпуклая vp2/L = 0.57–0.80. Концентрические рёбра тонкие, слабо выступающие, расположенные близко, их количество на 10 мм 17–22 (n=109). Lad = 13 до 23 мм (в среднем 18.6 мм). L<sub>juv</sub> = 9–12 мм. H = 15 до 20 мм (в среднем 17.1 мм; n=109). Передние мускульные отпечатки продольно-овальные, задние округлые. В ноябре 2021 г. отмечено расширение ареала этого вида, найдены живые особи (n=90) в Присулакском канале. Максимальный возраст особей в выборке составил 5 лет, при Lad 29.1 мм.

A

B



C

**Рис. 2.** *Corbicula fluminalis*. **A** – морфотип *C/S*, в 2017 г. впервые обнаружен в 25 км от г. Махачкала. Расширение ареала – Присулакский канал, 2021; **B** – морфотип *C/S*, оз. Кузнечонок, 2018. Расширение ареала – Кубякинский Банк, 2021; **C** – морфотип *C/Rlc*, Кубякинский Банк, 2018. Расширение ареала – Кара-Мурза, 2021.

***C/S*, морфотип *C. fluminalis*** (рис. 2 В). Место первого обнаружения – северная часть Аграханского залива, оз. Кузнечонок (04–06.2018. 43.45452° с. ш., 47.29574° в. д.). Периостракум чёрный блестящий, реде с тёмно-коричневым участком, ближе к макушке, внутренняя поверхность раковин серо-голубоватая. Раковины крупные, треугольно-округлые, уплощённые, не высокие, менее массивные, по сравнению с первым морфотипом, макушка центральная, максимальные размеры раковин  $L = 27.2$  мм,  $H = 25.3$  мм. Коэффициент выпуклости ( $vr2/L$ ) 0.74–0.78, коэффициент удлинения  $L/H$  1.0–1.13. Количество концентрических рёбер на 10 мм 18–20 ( $n=25$ ). Максимальный возраст моллюсков 6 лет. В ноябре 2021 г. наблюдается расширение ареала в северной части Аграханского залива, найдены в Кубякинском Банке.

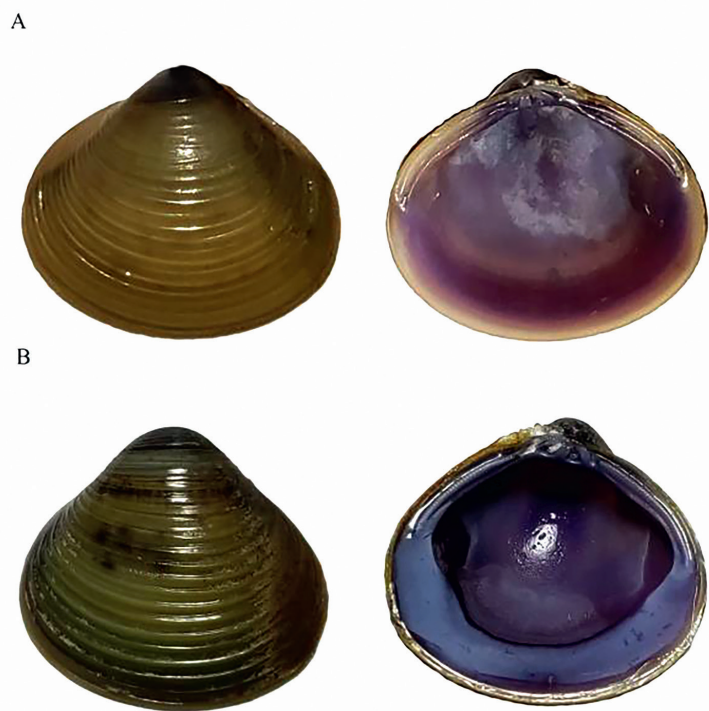
***C/Rlc* морфотип *C. fluminalis***. Место первого обнаружения – северная часть Аграханского залива, Кубякинский Банк (06.2018. 43.51292° с. ш., 47.30384° в. д.), количество рёбер на 10 мм 14–17 ( $n=3$ ). Раковина овально-треугольная, с заострённой прозогидной, центральной макушкой и тонкими карди-

нальными зубами, уплощённая  $vr2/L = 0.72–0.74$ . (рис. 2 С). Периостракум светло-коричневый, блестящий, внутренняя поверхность бледно-сиреневая, створки на просвете светло-коричневые. Раковина удлинённая –  $L/H = 1.19–1.25$ , предельный возраст особей в выборке составил 6 лет. В ноябре 2021 г. *C/Rlc* морфотип *C. fluminalis* найден в северной части Аграханского залива – в районе Кара-Мурза ( $n=5$ ).

***B/Rlc* морфотип *C. fluminea*** (O.F. Müller, 1774) (рис. 3 А). Место первого обнаружения – в устьевом участке р. Сулак (11.2019. 43.25936° с. ш., 47.54503° в. д.). Раковины тонкостенные, симметричные, периостракум оливково-жёлтый, гипосторакум фиолетово-пурпурный, с пурпурными кольцами до и после мантийной линии. Форма раковины овально-треугольная. Макушка маленькая, центральная, серо-болотного цвета. Размеры самого крупного экземпляра:  $L = 15.3$  мм,  $H = 13.0$  мм,  $vr2 = 10.0$  мм. Количество рёбер 14 на 10 мм,  $L/H = 1.15$ ,  $vr2/L = 0.65$ , максимальный возраст 3 года.

***A/R* морфотип *C. fluminea*** (рис. 3 В). Место первой находки отмечено в Юзбаш-Су-





**Рис. 3.** *Corbicula fluminea*. **А** – морфотип *B/Rlc*, район устья р. Сулак, 2019; **В** – морфотип *A/R*, Юзбаш-Сулакский коллектор, 2021.

лакском коллекторе (11.2021. 43.24313° с. ш., 47.21293° в. д.).  $Lad = 26.2$  мм,  $H = 25.3$  мм,  $vp2 = 20.1$ , максимальный возраст 4 года. Раковины толстостенные, округло-треугольные, высокие; наружный слой жёлто-оливкового или серо-оливкового цвета, блестящий, с чёткими выступающими рёбрами, в количестве 10–13 на 10 мм поверхности раковины; гипосторакум ярко-фиолетовый,  $L/H = 1.0–1.2$ ,  $vp2/L = 0.67–0.79$  ( $n=26$ ). *A/R* морфотип *C. fluminea* обнаружен нами и в Присулакском канале (11. 2021. 43.19365° с. ш., 47.20305° в. д.), тёмно-оливковые раковины  $Lad = 23.1$  мм,  $H = 22.5$  мм,  $vp2/L = 16.0$  мм, максимальный возраст моллюсков 3 года.

### Обсуждение

Изучение видового состава и распространения пресноводных двустворчатых моллюсков в водоёмах Дагестана, а также анализ литературных данных с 1960 по 2015 г. показали, что здесь обитают 15 видов двустворчатых моллюсков [Исрапов и др., 2008; Абдулмеджидов и др., 2017], но о представителях рода *Corbicula* до 2016 г. [Набоженко, Набоженко, 2016] не было никаких сведений.

**Таксономический статус.** В работе исследовались выявленные нами в водоёмах дагестанского побережья Каспийского моря с 2017 по 2021 г. морфотипы *Corbicula fluminea* и *C. fluminalis*. Известно, род *Corbicula* включает около 14 видов. Систематика рода усложнена тем, что не установлены чёткие видовые признаки, а наличие гермафродитных инвазионных линий затрудняет различение отдельных морфотипов.

По границам нативных ареалов выделяли западную корбикулу – *C. fluminalis* и восточную корбикулу *C. fluminea* [Жадин, 1952; Сон, 2007], отмечая, что первый вид относится к типично эстуарным видам, а второй – к пресноводным, но, несмотря на это, их ареалы часто перекрываются, как показывают исследования в Европе и Америке [McMahon, 1982; Renard et al., 2000]. В дагестанском районе бассейна Каспийского моря, в Присулакском канале, мы также наблюдаем, что эти эвригалитные виды обитают совместно. Поэтому различать виды, основываясь на степени галофильности этих обитателей литоральной зоны, в настоящее время нецелесообразно.



Таксономический статус корбикул сложен и часто изменяется, исследователи в своих обсуждениях не пришли к единому мнению относительно количества видов, о происхождении тех или иных инвазионных линий, зарегистрированных в Америке и Европе. Так, некоторые авторы предполагают, что такие виды, как *C. leana*, *C. manilensis*, *C. consobrina* и *C. africana*, принадлежат к подвидам *C. fluminea*, в то время как *C. japonica* принадлежит к группе *C. fluminalis* [Kamburska et al., 2013; Komaru et al., 2013]. Следует также упомянуть, что при сравнении морфологии и экологии видов корбикул некоторые исследователи предполагают, что *C. fluminalis*, *C. japonica* и *C. sandai* – один и тот же вид или три родственных вида, так как зачастую они трудно различимы [Morton, 1987; Korniushev, 2004; Skuza et al., 2009].

Известно, что в Европе существуют симпатрические популяции *C. fluminalis* и *C. fluminea*, они могут иметь одинаковые требования к среде обитания [Karatajev et al., 2007]. Так, в Польше в нижней части р. Одра и в итальянском оз. Гарда *C. fluminalis* встречается вместе с *C. fluminea* [Raunović et al., 2007; Skuza et al., 2009]. Во французских реках обнаружено 3 таксона рода *Corbicula*, однако данные морфометрических и молекулярно-биологических методов не совпадали [Renard et al., 2000]. Зачастую обнаруживается одинаковый гаплотип у моллюсков, но они различаются по окраске раковин и другим морфологическим признакам, что свидетельствует о разном происхождении популяций. Случаи с преобладанием чужеродного гаплотипа известны во многих инвазионных популяциях корбикул [Pigneur et al., 2014]. Подобная ситуация прослеживалась и с морфотипами корбикул в р. Северная Двина, в бассейне Белого моря. «Первая линия принадлежала к морфотипу R1c по морфологии раковины, но имеет гаплотип, который обычно регистрируется в морфотипе R, а вторая линия обнаруживает морфологию раковины морфотипа R, но гаплотип, который обычно встречается у особей морфотипа S» [Bespalaya et al., 2018, 2021]. Несомненно, углублённые генетические исследования прольют свет на существование многообразия морфотипов корбикул.

Инвазионные популяции, по-видимому, состоят исключительно из бесполой клональной линии, что затрудняет придание им таксономического статуса [Renard et al., 2000; Marescaux et al., 2010; Komaru et al., 2013; Tiemann et al., 2017; Bespalaya et al., 2018; Ворошилова и др., 2020; Bespalaya et al., 2021]. Таким образом, проблемным в научном плане является вопрос разнообразия морфотипов корбикул, который требует тщательного изучения. Но тем не менее применение морфологических и аллометрических параметров также позволяет с большой долей вероятности определять морфотипы корбикул.

Проведённое нами исследование морфометрических параметров раковин показало, что найденные корбикулы относятся к разным морфотипам, с хорошо различимыми конхиологическими признаками. Как видно по рисункам 2, 3 и описанию морфотипов, они чётко различаются по наружной и внутренней окраске раковин, количеством рёбер на поверхности, а также коэффициентами удлинения и выпуклости.

Морфотипы корбикул С и S, известны в Северной и Южной Америке, в Европе. «Раковины *C. fluminalis* имеют более тонкие гребни и фиолетовую внутреннюю поверхность, тогда как *C. fluminea* имеет более грубые гребни с бледной внутренней поверхностью» [Kamburska et al., 2013]. Основными видовыми отличиями раковин *C. fluminalis* и *C. fluminea* являются характер и количество концентрических рёбер поверхности раковины: у первого вида от 13 до 28, у второго от 7 до 14 рёбер на 10 мм. Так, у моллюсков из бассейна рек Волга и Дон были выступающие рёбра с широкими промежутками, не более 10–12 на 1 см поверхности раковины [Zhivoglyadova, Revkov, 2018; Ворошилова и др., 2020].

В наших исследованиях *C. fluminea* из двух выборок имеет от 10 до 14 выпуклых крупных рёбер на поверхности раковин. Раковины из Юзбаш-Сулакского коллектора (n=26) и Присулакского канала (n=13) соответствуют описанным ранее *C. fluminea*, обнаруженных в реках Дон и Волга. Отсутствие сеголеток и крупных особей в выборках может свидетельствовать о недавнем вселении моллюсков.

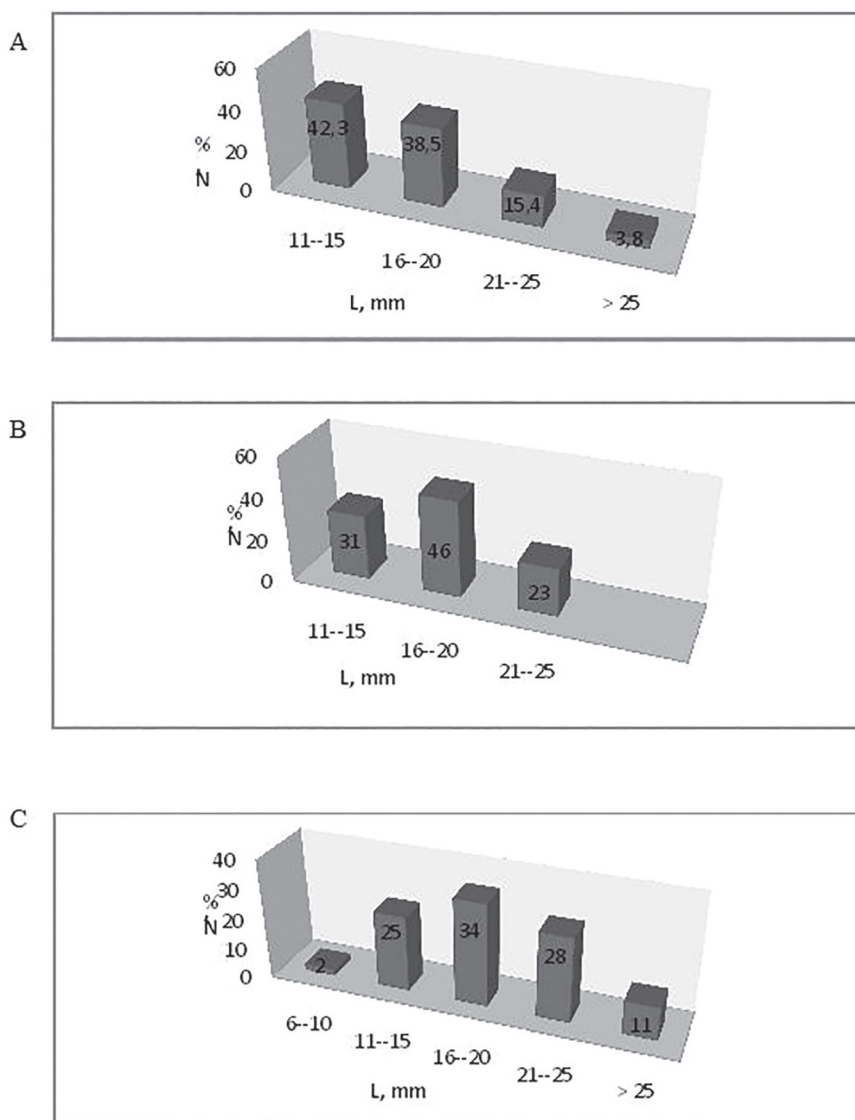
Изученные нами моллюски соответствовали морфотипу A/R., преобладающему в большинстве выборок *C. fluminea* из Европы, Северной и Южной Америки [Morton, 1987; Renard et al., 2000].

В выборках A/R морфотипа *C. fluminea* из Юзбаш-Сулакского коллектора преобладали размерные группы 11–15 и 16–20 мм, что соответствует возрасту 1.5–2 года. (рис. 4 А). В выборке A/R морфотипа из Присулакского канала доминируют особи с длиной раковины 16–20 мм, что соответствует возрасту 2 года (рис. 4 В). Малое количество корбикул с L>26 мм возможно объясняется небольшой численностью популяции в начальном периоде интродукции.

В выборке C/S<sub>1</sub> морфотипа *C. fluminalis* из Присулакского канала также преобладают размерные группы с длиной раковины 16–20 мм и 21–25 мм, что соответствует возрасту 2–3 года (рис. 4 С).

Таким образом, с учётом обнаружения разновозрастных особей моллюсков, мы предполагаем, что в Юзбаш-Сулакском коллекторе и Присулакском канале начинают формироваться популяции корбикул.

Как показывают исследования ряда авторов, не всегда генетический анализ точно отражает различия в морфотипах достаточно различающихся внешне корбикул [Renard et al., 2000; Pigneur et al., 2011; Tiemann et al., 2017; Bepalaya et al., 2018; Ворошилова и



**Рис. 4.** Размерные структуры выборок, ноябрь 2021. **А** – Морфотип A/R *Corbicula fluminea* из Юзбаш-Сулакского коллектора; **В** – морфотип A/R *C. fluminea* из Присулакского канала; **С** – морфотип C/S *C. fluminalis* из Присулакского канала.

др., 2020]. Поэтому необходим комплексный подход, учитывающий фенотипические, генотипические и биохимические характеристики исследованных моллюсков.

**Влияние абиотических условий на плотность популяции и размеры раковин.** *Corbicula fluminalis* встречается как в реках, озёрах, каналах, так и осолонённых водоёмах [Жадин, 1952]. Мы обнаружили морфотипы *Corbicula fluminalis* в осолонённом оз. Кузнечонок и *C. fluminea* в пресноводных канале и коллекторе.

Согласно нашим результатам, морфотип *C. fluminea* быстро адаптировался к местным условиям окружающей среды, в то время как морфотипы *C. fluminalis* встречаются в небольшом количестве несмотря на то, что интродукция их произошла раньше.

Важным фактором является тип субстрата. Для обитания корбикул подходят грунты любого типа – от алевритовых илов до мелкой гальки и щебня [Явнов, Раков, 2002; Skuza et al., 2009]. Следует отметить, что в нашем исследовании плотность поселения моллюсков была более высокой до 25 экз/м<sup>2</sup> для реофильного A/R морфотипа *C. fluminea* и C/S морфотипа *C. fluminalis*, обитающих в Присулакском канале симпатрически, на глубине 30–80 см, на грунте с мелким гравием. Мы предполагаем, что активная циркуляция воды в канале насыщает отложения кислородом, что способствует быстрому росту численности моллюсков.

В слабопроточном Юзбаш-Сулакском коллекторе на плотном илисто-мелкопесчаном грунте, на глубине 40–90 см, плотность популяции *C. fluminea* составляла около 12 экз/м<sup>2</sup>. Для сравнения, плотность корбикул в оз. Маджоре составляет 87–1249 экз/м<sup>2</sup>, [Kamburska et al., 2013]. Ряд авторов пишут, что плотность *C. fluminea* обычно превышает 1000 экз/м<sup>2</sup>, [McMahon, 1982; Дуленина, Дуленин, 2009; Scuza et al., 2009]. Характер грунта как показатель среды обитания влияет на плотность и структуру популяции. Так, в Кубякинском Банке в северной части Аграханского залива, в плотном илистом грунте и на мягких илисто-мелкопесчаных отложениях в оз. Кузнечонок плотность *C. fluminalis* морфотипа C/S<sub>1</sub> составляла 2–3 экз/м<sup>2</sup>, а в

Присулакском канале на плотном песчаном грунте плотность *C. fluminalis* морфотипа C/S составляла 6–8 экз/м<sup>2</sup>. В оз. Кузнечонок мы обнаружили моллюсков, зарывшимися в грунте, на глубине 12–15 см. Известно, что они могут закапываться от 8 до 45 см [Явнов, Раков, 2002]. Моллюски толерантны к гипоксии, кратковременно могут переносить высыхание водоёма.

C/S<sub>1</sub> и C/Rlc обитали в осолонённом оз. Кузнечонок, в Кубякинском Банке симпатрически. Морфотип *C. fluminalis* C/S<sub>1</sub> сходен с *C. japonica*, являющимся наиболее известным из 5 видов рода, обитающих на Дальнем Востоке.

Максимальные размеры раковин корбикул, найденных нами в выборках в Юзбаш-Сулакском коллекторе L = 26, в Аграханском заливе L = 27.2 мм. Крупные корбикулы встречались в болгарском Дунае L = 40.79 мм В Соединенных Штатах были зарегистрированы крупные экземпляры *C. fluminea* L = 50–65 мм [McMahon 1982; Hubenov et al., 2013]. *C. japonica* достигает на юге Приморья L = 62 мм, тогда как в лимане р. Амур редко встречались особи с L > 30 мм [Дуленина, Дуленин, 2009]. Корбикулы из разных мест обитания различаются характеристиками роста, что следует из сравнения наших и литературных данных. Моллюски растут с разной интенсивностью в соответствии с изменчивостью факторов среды обитания в данном месте обитания. Максимальные размеры достигаются при условиях близких к оптимальным по температуре, вследствие высоких темпов роста. Температура воды в канале и коллекторе в ноябре 2021 г. в целом удовлетворяла экологическим требованиям *Corbicula*.

Вопрос о путях проникновения исследованных морфотипов *C. fluminalis* и *C. fluminea* в водоёмы и каналы дагестанского побережья Каспийского моря открыт. Основным путём распространения вселенцев считается речное судоходство (в первую очередь путём замены балластной воды), а также вместе с интродукцией азиатских видов рыб. Распространение корбикул может быть естественное (перенос по течению), птицами и связанное с рекреационной деятельностью: транспортировка песка и гравия, заготовка рыбы в водохрани-

лищах. О пассивном движении вверх по течению в качестве возможного механизма распространения *C. fluminea*, сообщалось также в р. Эльба в Чехии, р. Рейн в Швейцарии, ручьях в Соединенных Штатах [MnMahon, 1982; Hubenov et al., 2013; Kamburska et al., 2013; Crespo et al., 2015]. Однако, Присулакский канал и Юзбаш-Сулакский коллектор не являются судоходными, поэтому можно предположить наиболее вероятные векторы распространения *C. fluminalis* и *C. fluminea*: это перемещение вверх по течению, не исключена и транспортировка песка и гравия. А в пересыхающем оз. Кузнечонок возможен перенос мигрирующими птицами.

Учитывая сообщения о находках *C. fluminea* разными авторами с 2015 по 2019 г. в речных системах Дона и Волги и то, что, как правило, с этим видом проникает и *C. fluminalis*, мы предполагаем, что проникновение A/R и B/Rlc морфотипов *C. fluminea* и C/S, C/S<sub>1</sub>, R/C морфотипов *C. fluminalis* происходит именно по северному инвазионному коридору через Волго-Донский канал.

Влияние новых вселенцев на экосистему неоднозначно. Корбикулы, как и все двустворчатые моллюски, положительно воздействуют на экосистему водоёма, так как являются биофильтраторами, их используют как биоиндикаторы загрязняющих веществ, а личинки и молодь – кормовые объекты для рыб. Неспособность быстро отреагировать на инвазии *C. fluminea* и *C. fluminalis* может привести к вытеснению ряда аборигенных моллюсков и изменению структуры сообществ. С учётом высокой физиологической толерантности корбикул, разнообразия стратегий размножения и наличия планктонной личинки в ближайшее время возможен быстрый рост популяций новых вселенцев и проникновение их в другие водоёмы дагестанского побережья. Экологическую роль морфотипов *C. fluminea* и *C. fluminalis* в функционировании прибрежных пищевых цепочек ещё предстоит выяснить. Поэтому необходим постоянный мониторинг бассейна рек и каналов дагестанского побережья Каспийского моря для своевременного выявления инвазийных видов.

## Выводы

1. В дагестанском районе Среднего Каспия появились саморасселившиеся *C. fluminalis* и *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774) – новые виды двустворчатых моллюсков для российского побережья Каспийского моря, а также всей европейской части России. За период с 2017 по 2021 г. в процессе мониторинга бассейна Каспийского моря, в частности, в северной части Аграханского залива, Присулакского канала и Юзбаш-Сулакского коллектора, устья р. Сулак, авторами выявлено 5 морфотипов, относящихся к 2 видам представителей *Corbiculidae*.

2. По результатам проведённых нами исследований предполагается, что C/S, C/S<sub>1</sub>, C/Rlc морфотипы *C. fluminalis* вселились около 10 лет назад, за это время образовалась популяция в северной части Аграханского залива. Моллюски A/R морфотипа *C. fluminea* проникли, по-видимому, относительно недавно в Юзбаш-Сулакский коллектор и Присулакский канал и сформировали там за 2–3 года новые популяции. В Присулакском канале встречаются моллюски морфотипов C/S и A/R. Единичные особи B/Rls морфотипа, обнаружены в устье р. Сулак. На данный момент времени латентный этап пройден – выявленные морфотипы видов *C. fluminea* и *C. fluminalis* частично натурализовались в изученных нами водоёмах Дагестана (иногда ареалы их перекрываются) и могут стать источником дальнейшей инвазии в новых для них районах обитания.

3. К чему приведёт интродукция новых вселенцев на данном этапе – сложно прогнозировать. Но учитывая предыдущие инвазии, можно с уверенностью сказать, что отразится это на аборигенных видах не лучшим образом. Пресноводный моллюск *C. fluminea* очень быстро размножается и растёт, увеличивая биомассу, заполняет коллекторы, рыбоводные каналы, каналы-охладители ГРЭС, полностью забивая все водоёмы, попав в новые для него условия обитания, не встречая конкурентов.

4. Из положительных моментов инвазии следует отметить, что двустворчатые моллюски являются фильтраторами и аккумулируют вредные вещества из донных осадков. Известно также, что основным объектом пи-



тания амурского осетра *Acipenser schrenskii* (Brandt, 1869) является *C. japonica*, родственный вид *C. fluminalis*, поэтому не исключено появление нового кормового объекта у осетровых, обитающих в Каспийском море.

5. На наш взгляд, наиболее вероятным источником популяций морфотипов *C. fluminea* и *C. fluminalis*, обнаруженных авторами в прибрежной зоне дагестанского побережья Каспийского моря, служат моллюски, проникшие из водоёмов бассейна р. Волга. Высокий инвазивный потенциал представителей *Corbiculidae* определяет необходимость дальнейшего мониторинга акваторий российского сектора Каспия, исследования влияния этих вселенцев на автохтонные каспийские виды, а многообразие морфотипов приводит к необходимости проведения их генетического анализа.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность инспекторам подведомственного заказника «Аграханский» Государственного природного заповедника «Дагестанский», оказавших полную техническую поддержку на местах проведения работ.

### Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках темы № ААА-А19-119101590064-1: «Ресурсный потенциал и структура популяций промысловых рыб, современные тренды динамики экосистем дагестанского района Каспия и закономерности их формирования» по Государственному заданию Министерства образования и науки Прикаспийскому институту биологических ресурсов Дагестанского Федерального исследовательского центра РАН, в лаборатории морской биологии.

### 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

- Абдулмеджидов А.А., Исрапов И.М., Гаписова У.А. Видовой состав и распространение двустворчатых моллюсков (Bivalvia) и брюхоногих (Gastropoda) моллюсков в пресных водоёмах Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2017. Т. 12. № 3. С. 43–52. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-3-43-52.
- Афанасьев Д.Ф., Живоглядова Л.А., Небесихина Н.А., Магомедов М.А., Муталлиева Ю.К., Велибекова Б.Д., Мирзоян А.В. Обнаружение японской креветки *Macrobrachium nipponense* (De Naan, 1849) в нижнем течении реки Терек (бассейн Каспийского моря) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 2. С. 2–9.
- Ворошилова И.С., Пряничникова Е.Г., Прокин А.А., Сабитова Р.З., Карабанов Д.П., Павлов Д.Д., Курина Е.М. Морфологические и генетические особенности первой инвазионной популяции восточной корбикулы *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774), натурализовавшейся в бассейне Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 45–54. DOI:10.1134/S2075111721010148
- Востоков С.В., Гаджиев А.А., Востокова А.С., Рабазанов Н.И. Гребневик *Beroe cf. ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа эволюции Каспийской экосистемы? // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. № 4. С. 21–35. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-4-21-35>
- Дуленина П.А., Дуленин А.А. Распределение и биологические показатели корбикулы японской (*Corbicula japonica*) в Амурском лимане // Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием стока реки Амур. Владивосток: Дальнаука. 2009. С. 176–183.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Касимов А.М., Надиров С.Н., Гусейнова Г.Г. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в прибрежных водах Азербайджана // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 2. С. 33–48.
- Исрапов И.М., Абдулмеджидов А.А., Гаписова У.А. Моллюски пресных вод Дагестана. Махачкала. 2008. 155 с.
- Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 2–8.
- Михайлова А.В., Попова Е.В., Шипулин С.В., Максимов А.А., Плотников И.С., Аладин Н.В. О вселении представителей рода *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) в бассейн Каспийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 3. С. 45–49. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-3-45-49.
- Набоженко М.В., Набоженко С.В. *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) – новый для Российского сектора Каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // Наука юга России (Вестник Южного научного центра). 2016. Т. 12. № 1. С. 61–64.
- Османов М.М., Амаева Ф.Ш., Абдурахманова А.А. Влияние инвазий на формирование зоопланктонных

- комплексов дагестанского побережья Каспийского моря // Вестник ДНЦ РАН. 2017. № 65. С. 83–90.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Хлопкова М.В., Гасанова А.Ш. Некоторые аспекты исследования влияния интродукции вселенцев на биоценозы каспийских моллюсков // Вестник дагестанского научного центра. 2017. № 65. С. 91–96.
- Хлопкова М.В., Гусейнов М.К., Гусейнов К.М., Гасанова А.Ш. К фауне двустворчатых моллюсков дагестанского побережья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13. № 2. С. 9–21. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2018-2-9-21>
- Шихшабеков М.М., Гаджимурадов Г.Ш. Атлас рыб Среднего Каспия и Дагестана. Махачкала, 2009. 128 с.
- Явнов С.В., Раков В.А. Корбикула. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2002. 145 с.
- Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe. // American Malacological Bulletin. 1993. Vol. 10. P. 39–49.
- Bespalaya Y., Aksenova O., Kropotin A., Shevchenko A. and Travina O. Reproduction of the Androgenetic Population of the Asian Corbicula Clam (Bivalvia: Cyrenidae) in the Northern Dvina River Basin, Russia // Diversity 2021. 13. 316. P. 1–11. <https://doi.org/10.3390/d13070316>
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V., Kondakov A.V., Gofarov M.Y., Laenko E., Sokolova S.E., Shevchenko A.R., Travina O.V. Aliens are moving to the Arctic frontiers: An integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia // Biol. Invasions. 2018. Vol. 20. P. 2227–2243. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1698-z>
- Britton J.C., Morton B. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from North America // Malacological Review. 1986. Vol. 19. P. 1–43.
- Crespo D., Dolbeth M., Leston S., Sousa R., Pardal A. Distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the invaded range: A geographic approach with notes on species traits variability // Biol. Invasions. 2015. Vol. 17. P. 2087–2101.
- Elliott P., Ermgassen P.S. The Asian clam (*Corbicula fluminea*) in the River Thames, London, England // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. No. 1. P. 54–60.
- Hubenov Z., Trichkova T., Kenderov L., Kozuharov D. Distribution of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Corbiculidae) over an eleven-year period of its invasion in Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 2013. Vol. 65 (3). P. 315–326 // ([https://www.researchgate.net/publication/287597355\\_Distribution\\_of\\_Corbicula\\_fluminea\\_Mollusca\\_Corbiculidae\\_over\\_an\\_eleven-year\\_period\\_of\\_its\\_invasion\\_in\\_Bulgaria](https://www.researchgate.net/publication/287597355_Distribution_of_Corbicula_fluminea_Mollusca_Corbiculidae_over_an_eleven-year_period_of_its_invasion_in_Bulgaria)). Accessed 07.11.2022.
- Kamburska L., Lauceri R., Beltrami M., Boggero A., Cardecchia A., Guarneri I., Manca M. and Riccardi N. Establishment of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) in Lake Maggiore: a spatial approach to trace the invasion dynamics // BioInvasions Records. 2013. Vol. 2. Issue 2. P. 105–117. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2013.2.2.03>
- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economies and trade: The potential spread of exotic freshwater bivalves // Biol. Invasions. 2007. Vol. 9. P. 161–180.
- Khlopkova M.V., Guseinov K.M., Gasanova A.Sh., Barkhalov R.M., Zurkhaeva U.D., Guseinov M.K. First Record of Live Clams of *Corbicula fluminalis* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Dagestan Sector of the Caspian Sea Basin // Russian Journal Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 79–82. <http://doi.org/10.1134/s2075111719010089>
- Komaru A., Yamada M., Houki S. Relationship between two androgenetic clam species, *Corbicula leana* and *Corbicula fluminea*, inferred from mitochondrial cytochrome b and nuclear 28S rRNA markers // Zool. Sci. 2013. Vol. 30. P. 360–365.
- Korniushin A.V. A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections // Hydrobiologia. 2004. Vol. 529. P. 255–270.
- Marescaux J., Pigneur L.-M., Van Doninck K. New records of *Corbicula* clams in French rivers // Aquat Invasions. 2010. Vol. 5. P. 35–39.
- McMahon R.F. The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), in North America: 1924–1982 // Nautilus. 1982. Vol. 96. P. 134–141.
- Morton B. Polymorphism In *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Hong Kong. // Malacological Review. 1987. Vol. 20. P. 105–127.
- Paunović M., Csányi B., Knežević S., Simić V., Nenadić D., Jakovčev-Todorović D., Stojanović B., Cakić P. Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia // Aquatic Invasions. 2007. 2(2). P. 99–106.
- Pigneur L.-M., Etoundi E., Aldridge D.C., Marescaux J., Yasuda N., Van Doninck K. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic *Corbicula* clams // Mol. Ecol. 2014. 23. P. 5102–5116.
- Pigneur L.-M., Marescaux J., Roland K. et al. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western-Europe // BMC Evol. Biol. 2011. Vol. 11. 15 p. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-147>. Accessed on 10.01.2021.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Bij de Vaate A. Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the River Rhine // Arch. Hydrobiol. 2000. Vol. 149. P. 403–420.
- Renard E., Bachmann V., Cariou M.L., Moreteau J.C. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) suggest the presence of three taxa in French rivers // Molecular Ecology. 2000. Vol. 9. P. 2009–2016.

Skuza L., Labecka A. and Domagala J. Cytogenetic and Morphological Characterization of *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Veneroidea: Corbiculidae): Taxonomic Status Assessment of a Freshwater Clam // Folia biologica. 2009. Vol. 57. No. 3–4. doi:10.3409/fb57\_3-4.177-185.

Tiemann J.S, Haponski A.E., Sarah A. et al. First record of a putative novel invasive *Corbicula* lineage discovered in the Illinois River, Illinois, USA // BioInvasions Records. 2017. Vol. 6. No. 2. P. 159–166.

Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K. First records of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) from the Lower Don // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 17. P. 46–52.

## INVASIONS OF NEW MORPHOTYPES OF *CORBICULA FLUMINALIS* AND *CORBICULA FLUMINEA* (BIVALVIA: CORBICULIDAE) TO THE BASIN OF THE DAGESTAN REGION OF THE CASPIAN SEA

© 2023 Khlopkova M.V.<sup>a, \*</sup>, Barkhalov R.M.<sup>a, b, \*\*</sup>, Guseynov K.M.<sup>a, \*\*\*</sup>, Gasanova A.Sh.<sup>a, c\*\*\*\*</sup>, Zurkhaeva U.D.<sup>a, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Precaspian Institute of Biological Resources of Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367025, Russia

<sup>b</sup> Dagestan State Nature Reserve, Makhachkala, 367010, Russia

<sup>c</sup> Makhachkala Branch of the Moscow Automobile and Road Construction State Technical University (MADI), Makhachkala, 367000 Russia

e-mail: \*hlopkovam@mail.ru; \*\*barkhalov.ruslan@yandex.ru; \*\*\*kais61@mail.ru; \*\*\*\*aicha67@yandex.ru; \*\*\*\*\*zurkhaeva81@mail.ru

The article reports the discovery of populations of *Corbicula* mollusks in the south of the European part of Russia (N 43°, E 47°). Representatives of the genus *Corbicula* are included in the 100 most actively spreading invasive species. The aim of the study was to identify species and morphotypes in the Caspian Sea basin.

For the first time on the territory of the Russian coast of the Caspian Sea at the mouth of the Sulak River in November 2019, 2 live specimens of the new morphotype B/Rlc *Corbicula fluminea* (Eastern corbicula, Asian Clam) (O.F. Müller, 1774) were found. In November 2021, 26 live individuals of the A/R *C. fluminea* morphotype were found in the Yuzbash-Sulak reservoir; 13 individuals of the A/R morphotype and 90 specimens of the C/S *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) morphotype in the Prisolak canal were found. A study of the morphometric parameters of the shells showed that the corbicules found belonged to different morphotypes, with well-distinguishable conchiological signs. The data obtained expand the understanding of the morphological variability of corbicules. A study of the species and size-age composition of populations was carried out. It was revealed that *C. fluminea* and *C. fluminalis* discovered on the Dagestan coast were new species and morphotypes of corbicules for the Russian sector of the Caspian Sea. The studied samples were dominated by mollusks of size and age groups corresponding to the age from 1.5 to 3 years, which indicated a recent settlement into a new reservoir for them. The populations of *C. fluminalis* studied from 2017 to 2021 were dominated by mollusks aged 5–6 years, which indicated an earlier introduction of this species. High physiological tolerance combined with different breeding strategies of the representatives of the genus *Corbicula* give grounds to assume a high probability of their successful naturalization in estuarine and freshwater ecosystems of the Dagestan region of the Caspian Sea.

**Keywords:** *Corbicula* (*Asian Clam*), invasions, Caspian Sea basin.

# THE FIRST RECORD OF THE EUROPEAN WEATHERFISH *MISGURNUS FOSSILIS* (COBITIDAE) IN KAZAKHSTAN WATERS

© 2023 Krainyuk V.N.\*, Ivanov K.P., Sereda Yu.I.

Northern Branches of the Center for Fisheries Research and Production; Kenessary str., 43, Astana, 010000, Kazakhstan  
e-mail: \*krainyuk@fishrpc.kz

Received 6.06.2022; revised February 12, 2023; accepted February 17, 2023

**Abstract** The weatherfish was found in the Ivy Pond which belongs to the watershed of the River Koluton in the Akmola region of Kazakhstan. The weatherfish had a type of coloration (clearly expressed longitudinal stripes, no spots) which unambiguously connected it to the European weatherfish *M. fossilis* (Linnaeus, 1758). They were also characterized by the absence of *lamina circularis*. It is likely that the European weatherfish was accidentally introduced into the watershed of the River Koluton.

**Key words:** weatherfish, introduction, invasion, distribution range, disjunction

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-180-181

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

## References

- All fishes reported from Kazakhstan (<https://www.fishbase.se/country/CountryChecklist.php?resultPage=2&code=398&vhabitat=all2&cpresence=present>) Electronic version accessed 11.10.2022.
- Belle C. C., Stoeckle B. C., Cerwenka A. F., Kuehn R., Mueller M., Pander J., Geist J. Genetic species identification in weatherfish and first molecular confirmation of Oriental Weatherfish *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) in Central Europe // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.*, 2017. 418(31). <https://doi.org/10.1051/kmae/2017025>
- Berg L. S. The fishes of freshwater of USSR and adjacent countries. Vol. 2. Moscow, Leningrad: Ac. Sci USSR Publ. 1949. 469-925.
- Bogdanov V. D., Bolshakov V. N., Gos'kova O. A. Fish of Middle Ural waters. Ekaterinburg: Sokrat. 2006. 208 p.
- Chibilev A. A., Debelo P. V. Fish of Ural-Caspian region. Series: Natural diversity of the Ural-Caspian region. Vol. 2. Ekaterinburg: Ural Branch of Russian Academy of Science. 2009. 227 p.
- Dukravetz G. M., Mamilov N. Sh., Mitrofanov I. V. Fish of Kazakhstan: annotated list, corrected and supplemented (accessed 31 December 2016) // *Selevinia*. 2016. 24: P. 47-71.
- Fricke R., Eschmeyer W. N., van der Laan R. (eds) Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 09.08.2021.
- Gerasimov Yu. V. (ed.) Fish of the Rybinsk reservoir: Population dynamic and ecology. Yaroslavl: Filigran. 2015. 418 p.
- Ivanchev V. P., Sarychev V. S., Ivancheva E. Yu. Composition of ichthyofauna of the upper Don watershed. // *Jour. Ichthyol.* 2013. 53(5). P. 326-332. <https://doi.org/10.1134/S003294521303003X>
- Interesova E. A., Yadrenkina E. N., Vasil'eva E. D. The first record of *Misgurnus nikolskyi* (Cobitidae) in the South of Western Siberia. // *Jour. Ichthyol.* 2010. 50(3). P. 281–284. <https://doi.org/10.1134/S0032945210030082>
- Karpov V. E. The list of fishes and cyclostomes of Kazakhstan. // *Fishery research in the Republic of Kazakhstan: History and modernity*. Almaty: Bastau. 2005. P. 152-168.
- Keller R. P., Lake P. S. Potential impacts of a recent and rapidly spreading coloniser of Australian freshwaters: Oriental weatherloach (*Misgurnus anguillicaudatus*). // *Ecol. Freshwat. Fish.* 2007. 16(2): 124–132 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00204.x>
- Koetsier P., Urquhart A. N. Desiccation Tolerance in a Wild Population of the Invasive Oriental Weatherfish *Misgurnus anguillicaudatus* in Idaho, USA. // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 2012. 141(2): 365-369. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.664946>
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Kottelat, Cornol and Freyhof. 2007. 646 p.
- Luzhnyak V. A. Materials on the ichthyofauna of the Middle Don basin. // *Jour. Ichthyol.* 2010. 50(9). P. 750-756. <https://doi.org/10.1134/S0032945210090079>
- Mitrofanov V. P., Dukravetz G. M., Markova E. L., Lysenko N. F., Lim R. M., Dikansky V. YA., Shustov A. I. The Fishes of Kazakhstan. Vol. 4. Alma-Ata: Nauka. 1989. 312 p.
- Nakajima J., Hashiguchi Y. A new species of the genus *Misgurnus* (Cypriniformes, Cobitidae) from Ryukyu Islands, Japan. // *Zootaxa*. 2022. 5162(5): 525-540.
- Podolyako S. A., Fedorovich V. V., Litvinov K. V. (2017) Fishes of the Astrakhan Nature Reserve: An updated checklist with comments of recent records. // *Zoosystematica Rossica*, 2017. 26(1). P. 182-195.



- Pravdin N. F. Guide to the study of fish. Moscow: Pischevaya promyshlennost. 1966. 376 p.
- Romanenko G. A., Zalenzov N. V. The Nickolsky's weatherfish (*Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001) – a new species in Altay region (West Siberia, Russia) ichthyofauna. // Amur Zool. Journ. 2020. 12(1). P. 56-61. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2020-12-1-56-61>
- Schmidt R. E., Schmidt A. J. Observations on Oriental Weatherfish (*Misgurnus anguillicaudatus*), an Exotic Species in the Hudson River Valley, New York. // Northeastern Naturalist. 2010. 21(1). P. 134-145 <https://doi.org/10.1656/045.021.0113>
- Shedko S. V., Vasil'eva E. D. A New Species of the Pond Loaches *Misgurnus* (Cobitidae) from the South of Sakhalin Island. // Jour. Ichthyol. 2022. 62(3). P. 1-17. <https://doi.org/10.1134/S0032945222030158>
- Vasil'eva E. D., Mamilov N. Sh., Magda I. N. New species of Cypriniform fishes (Cypriniformes) in the fauna of the Balkhash–Ili watershed, Kazakhstan. // Jour. Ichthyol. 2015. 55(4). P. 447-453. <https://doi.org/10.1134/S0032945215040141>
- Zavialov E. V., Ruchin A. B., Shkyakhtin G. V. Distribution and abundance of species and gynogenetic forms of Pisces, Cobitidae in Northern Lower-Volga region and adjacent territories. // Bull. Saratov Univ. Part: Chemistry, Biology, Ecology. 2008. 8(2). P. 58-62.

# EXPANSION OF *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA IS CONTINUING

© 2023 Sazhnev A.S.<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Yaroslavl Region, Borok, 152742 Russia  
<sup>\*</sup>e-mail: [sazh@list.ru](mailto:sazh@list.ru)

Received: October 9, 2022; revised: February 12, 2023; accepted: February 17, 2023

**Abstract:** In the European part of Russia, the first records of multicoloured Asian ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) were observed in 2004 from the territory of the Belgorod Region. In recent years (2018–2020) *H. axyridis* has quickly spread across the Volga Region and the center of European Russia, and this expansion is continuing. In 2021–2022 *H. axyridis* was recorded in Saint-Petersburg, Leningrad, Sverdlovsk, Vologda Regions and Mari El Republic for the first time. The findings of *H. axyridis* from Ekaterinburg are the first record for Trans-Urals territory and the easternmost locality known in invasive (European) part of the species range.

**Keywords:** invasion; harlequin ladybird; multicoloured Asian lady beetle; range.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-182-183

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

## REFERENCES

- Binkovskaya, O.V., The role of forest shelter belts in the protection of Coccinellids as biological pest control agents on agricultural crops, Ecological problems of agricultural production: proceedings of the international scientific-practical conference (Voronezh, 3–4 June 2004), Voronezh: Edit House of Voronezh Agr. Univ., 2004, 117–118.
- Egorov, L.V., Podshivalina, V.N., Borisova, N.V. and Ruchin, A.B., *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) a new alien species for the Volga region fauna, *Eversmannia*, 2019, vol. 59–60, p. 73.
- Korotyaev, B.A., On high abundance of the harlequin lady beetle, *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae), in the plains of the Northwestern Caucasus, Russia. *Entomological Review*, 2015, vol. 95, no. 9, pp. 1317–1319.
- Krivosheina M.G. 74. *Harmonia axyridis* Pallas, 1773 – Harlequin ladybird in, *the most dangerous invasive species of Russia (TOP-100)*. Dgebuadze, Yu.Yu., Petrosyan, V.G., and Khlyap L.A., eds. Moscow: KMK Scientific Press, 2018, pp. 487–492.
- Orlova-Bienkowskaja, M.Ja., The dangerous invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) in European Russia, *Russian Journal of Biological Invasions*, 2013, vol. 4, no. 3, 190–193. DOI: 10.1134/S2075111713030107.
- Orlova-Bienkowskaja, M.Ja., The outbreak of harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) in the Caucasus and possible sources of invasion. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2014, vol. 5, no. 4, pp. 275–281. DOI: 10.1134/S2075111714040055.
- Orlova-Bienkowskaja M.Ja., Bieńkowski A.O., Alien Coccinellidae (Ladybirds) in Sochi National Park and its vicinity, Russia. *Nature Conservation Research*, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 96–101. DOI: 10.24189/ncr.2017.044.
- Ruchin, A.B., Egorov, L.V., Lobachev, E.A., Lukiyarov, S.V., Sazhnev, A.S. and Semishin, G.B., Expansion of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) to European part of Russia in 2018–2020, *Baltic Journal of Coleopterology*, 2020, vol. 20, no. 1, pp. 51–60.
- Sazhnev, A.S., Anikin, V.V. and Zolotukhin, V.V. Overwintering and new records of invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) after mass expansion to European part of Russia in 2018–2019. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2020, vol. 5, no. 4, pp. 1–6. DOI: 10.21685/2500-0578-2020-4-4.
- Sazhnev, A.S., Vlasov, D.V., Rusinov, A.A. and Titov, V.D. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) – expansion to the north: first records of invasion species in Yaroslavl and Novgorod Regions, *Ecosystem Transformation*, 2021, vol. 4, no. 4, pp. 3–6. DOI: 10.23859/estr-210906.
- Ukrainsky, A.S., The multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) in North Caucasus, Russia. *Euroasian Entomol. J.*, 2013, vol. 12, no. 1, pp. 35–38.

- Ukrainsky, A.S. and Shapovalov, M.I., Family Coccinellidae, in *Coleoptera insects (Insecta, Coleoptera) of the Republic of Adygea (annotated catalog of species). Synopsis of the fauna of Adygea. No. 1*. Zamotaylov, A.S. and Nikitsky, N.B., eds., Maykop, 2010, pp. 199–201.
- Zakharov, I.A., *Harmonia* in Moscow, *Priroda* (Moscow), 2015, no. 11, pp. 92–93.
- Zakharov, I.A., Goryacheva, I.I. and Suvorov, A., Mitochondrial DNA polymorphism in invasive and native populations of *Harmonia axyridis*, *European Journal of Environmental Sciences*, 2011, vol. 1, no. 1, pp. 15–18.
- Zakharov, I., Ruchin, A., Egorov, L., Romanov, D. and Sazhnev, A., Invasion of the Asian Ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) in the European Part of Russia, *Frontiers in Conservation Science*, 2021, vol. 2, 739313. DOI: 10.3389/fcosc.2021.739313.